



HAL
open science

**Grands herbivores de la fin du Pléistocène moyen au
début du Pléistocène supérieur dans le sud de la France.
Implications anthropologiques pour la lignée
néandertalienne**

A. Uzunidis

► **To cite this version:**

A. Uzunidis. Grands herbivores de la fin du Pléistocène moyen au début du Pléistocène supérieur dans le sud de la France. Implications anthropologiques pour la lignée néandertalienne. Paléontologie. Aix-Marseille Université (AMU), 2017. Français. NNT : . tel-01900703

HAL Id: tel-01900703

<https://hal.science/tel-01900703>

Submitted on 22 Oct 2018

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.

Discipline : Préhistoire

Thèse

présentée pour obtenir le grade universitaire de docteur par

Antigone UZUNIDIS-BOUTILLIER

**Grands herbivores de la fin du Pléistocène moyen au début
du Pléistocène supérieur dans le sud de la France. Implications
anthropologiques pour la lignée néandertalienne.**

Large herbivores from the end of Middle Pleistocene to the Upper Pleistocene in
the South of France. Anthropological implications for Neanderthal lineage.

Tome 1/2



Sous la direction de :

Jean-Philip Brugal, Directeur de recherche au CNRS

Soutenue le 21/11/2017 devant le jury :

Jean-Luc Guadelli, Directeur de recherche au CNRS	Rapporteur
Florent Rivals, Professeur à l'Institut Humana i Evolucio Social (IPHES)	Rapporteur
Jean-Philip Brugal, Directeur de recherche au CNRS	Directeur de thèse
Pierre-Olivier Antoine, Professeur à l'université de Montpellier 2	Examineur
Sandrine Costamagno, Directrice de recherche au CNRS	Examinatrice
Jean-Pierre Bracco, Professeur à Aix-Marseille Université	Examineur

Numéro national :

Remerciements



C'est avec un grand plaisir que je tiens à remercier les personnes qui m'ont soutenue, accompagnée et qui ont rendu possible l'aboutissement de ce travail.

Je tiens, tout d'abord, à remercier Jean-Philip Brugal pour m'avoir accordé sa confiance et accepté de diriger ce travail. Merci beaucoup pour votre soutien, votre patience, vos corrections et les nombreuses discussions que nous avons pu avoir. Pour les séjours alpins et espagnols... J'espère que notre collaboration qui dure déjà depuis ma Licence continuera encore longtemps !

J'adresse mes remerciements et ma reconnaissance aux membres du jury qui me font l'honneur de juger ce travail. A l'occasion de la fouille de Pradayrol, j'ai eu l'occasion de croiser Jean-Luc Guadelli qui m'a instantanément transmis le virus des chevaux (et je ne sais pas vraiment si je dois le remercier pour ça). Merci pour le reste (et c'est beaucoup) : pour les discussions sur la taxinomie, la morphologie, les étoiles et les héros d'autrefois. Merci également d'avoir accepté de m'héberger à Bordeaux lorsque je suis venue étudier une collection. J'adresse également toute ma gratitude à Florent Rivals qui a accepté de m'enseigner l'art de lire l'email des dents. Merci pour ton accueil en Espagne et tes nombreux conseils. Merci également d'avoir accepté de me transmettre les données de l'usure dentaire des ongulés de Payre. Je suis très honorée que Pierre-Olivier Antoine et Sandrine Costamagno aient accepté d'être membres de ce jury et d'apporter leurs regards sur mon manuscrit. J'espère encore enrichir ce travail de leurs points de vues respectifs. Enfin, je remercie également Jean-Pierre Bracco pour m'avoir accueillie au sein du LAMPEA, d'avoir donné à chacun des doctorants les meilleures conditions de travail possibles et accepté de juger ce travail.

La réalisation de ce travail de thèse n'aurait pas été possible sans l'aide financière du ministère de la culture *via* l'obtention d'un contrat doctoral de trois ans. Je souhaite également remercier l'université d'Aix-Marseille et l'école doctorale 355 (espace, culture, société) pour leur soutien.

Cette thèse de doctorat n'aurait pas été possible sans le soutien du LAMPEA et de ses membres, notamment Sandrine Cabut pour son aide inestimable quant à la réalisation des tests statistiques. Je tiens également à remercier Anna Degioanni pour ses indications bibliographiques sur les Pré-Néandertaliens ainsi que Pierre Magniez pour ses nombreux conseils sur l'étude des faunes. Toute ma reconnaissance va également à Vincent Ollivier qui a accepté de « jeter un coup d'œil » à mes graviers et qui m'a fourni de très nombreuses informations sur les climats quaternaires. Encore merci ! Je n'oublie pas bien sûr Philippe Fernandez, désolée pour toutes ces irrptions inopinées dans ton bureau et un grand merci pour toutes ses discussions sur les faunes, les statistiques, les statistiques, les faunes,... Merci également d'avoir bien voulu me transmettre les données métriques des chevaux de Payre. Merci à Estelle Herrscher pour le soutien et à Marie-Françoise Bonifay pour toutes les informations sur Lunel-Viel et tous les tirés-à-part ! Enfin, je suis infiniment reconnaissante à Dominique Commelin et Nicolas Léglise pour toute ces fois où ils ont miraculeusement sortis de leurs chapeaux les ouvrages « introuvables » que je cherchais.

J'adresse toute ma reconnaissance à Gilles Escarguel qui m'a ouvert les portes de son bureau à Lyon pour m'enseigner tous les mystères du VSI* et qui m'a toujours répondu avec patience. Merci beaucoup !

Je tiens également à remercier toutes les personnes que j'ai eu l'occasion de rencontrer et qui m'ont apporté leur aide dans les différentes structures où sont conservées les collections. En premier lieu, j'adresse mes remerciements à Jean-Jacques Cleyet-Merle, conservateur du Musée des Eyzies-de-Tayac-Sireuil et à toute l'équipe, en particulier Stéphane Madeleine, Peggy Jacquement, Bernard Nicolas, André Morala et Alain Turq pour leur aide, leur disponibilité et leur profonde gentillesse. Je remercie également Patricia Guillermin, conservatrice de la Cité de la Préhistoire d'Orgnac et Robin Furestier pour m'avoir si bien accueillie. J'adresse également toute ma reconnaissance à Marie-Hélène Moncel pour m'avoir donné l'autorisation d'étudier les collections de Payre conservées dans ce musée. Je veux également exprimer toute ma reconnaissance à Béatrice Rollin et à l'équipe du musée d'Angoulême, en particulier Jean-François Tournepiche et Dominique Augier (Doumé !) pour leur aide précieuse ainsi qu'à l'association qui a financé mon séjour sur place. Enfin, je tiens à remercier Dominique Armand pour son aide et l'accès aux collections du laboratoire PACEA à Bordeaux.

Il m'est également agréable d'adresser mes remerciements aux différentes personnes qui m'ont permis de réunir un corpus de comparaison appréciable de dents de chevaux et de bovidés camarguais. En premier lieu, je suis infiniment reconnaissante à Olivier Pineau pour m'avoir fait visiter la Tour-du-Valat, m'avoir guidée à la recherche d'ossements, pour son aide et toutes les informations qu'il a bien voulu me communiquer. Je souhaite également remercier les membres de l'association de l'atelier du patrimoine de Marignane et Cyrille Rieau du laboratoire archéologique de Lattes pour m'avoir donné l'accès à davantage de matériel camarguais.

Je voudrais également adresser mes remerciements à Eline van Asperen qui a bien voulu me communiquer les données brutes des dents des chevaux de Steinheim. Je souhaiterais remercier en plus tous les chercheurs qui m'ont accordé un peu de leur temps et grâce auxquels j'ai pu approfondir mon sujet. Je pense tout d'abord à Jean-Christophe Castel avec lequel je me suis pour la première fois frottée à la Préhistoire à l'Igüe du Gral mais aussi à Jean-Baptiste Fourvel, Nicolas Latteur, Nicolas Boulbes, Camille Daujard, Mickaël Baillet, ...

Bien sûr je n'oublie pas le crew d'Aix ! Je n'oublie pas les journées, les repas, les soirées, le temps passé ensemble à rigoler malgré tout. Et bien sûr, votre incroyable soutien, merci. Merci Agnès, Marie, Justine, Laurine d'être venues jusqu'en Dordogne pour me faire oublier la pluie. Merci Anne, Marie-A, Jonathan, Emilie, Xavier, Gérald, Adrien, Alessandra, Benoît, Clémence, Elisa, Mathilde, Florian, Lou, Alexia, Maxime, Titus ... Nous aurons d'autres soirs !

Je remercie profondément ma famille. Merci à mes parents et bien sûr à bro' pour leur soutien et leurs relectures. Et puis pour les ballades dans les musées, et puis pour tout. Je sais bien que c'est un peu loin de Marx tout ça mais ça reste dialectique (:p).

Aller, les copains, celle-là, elle est pour vous ! Brice, Jérémie, Christophe, Wallace et bien sûr Leïa. Merci, merci, merci !

Et enfin, et pour finir, merci pour tout Olivier.

À la mémoire de mon grand-père,

Pierre Boutillier

«J'ai plus de souvenir que si j'avais mille ans»

Charles Baudelaire, Spleen. Les fleurs du mal.

Table des matières



Table des matières	
Remerciements	—3
Table des matières	—10
Introduction	—14
Chapitre I : Contexte chrono-climatique et environnemental entre Pléistocène moyen et Pléistocène supérieur.	—19
I. Cadre chronologique et épistémologique : définition du Quaternaire et du Pléistocène.	—20
1. Les grandes étapes de l'histoire de la Terre : une question ancienne.	—20
2. Quaternaire et Pléistocène aujourd'hui en débat.	—21
II. Contexte climatique et environnemental.	—23
1. L'évolution des climats de la Terre.	—23
2. Climat Quaternaire : différents <i>proxies</i> pour différentes échelles.	—25
3. Environnement et végétation à la fin du Pléistocène moyen et au début du Pléistocène supérieur.	—30
III. Les communautés animales et humaines entre Pléistocène moyen et Pléistocène supérieur du Sud de la France.	—39
1. Les interactions entre la faune et le climat : facteurs d'adaptations et de variations.	—39
2. La faune comme <i>proxy</i> pour la reconstitution des climats et des environnements.	—41
3. La faune comme proxy chronostratigraphique : la biozonation	—43
4. Les groupes humains et les cultures : témoins des écosystèmes quaternaires.	—45
IV. Conclusion	—48
Chapitre II : Phylogénie et éco-éthologie des <i>Equus</i> , <i>Bos</i> , <i>Bison</i> , <i>Coelodonta</i> et <i>Stephanorhinus</i> .	—51
I. Les genres <i>Bos</i> et <i>Bison</i> .	—52
1. Phylogénie et histoire évolutive des genres <i>Bos</i> et <i>Bison</i> .	—53
2. Données sur l'éthologie et l'écologie de <i>Bos</i> et <i>Bison</i> .	—58
II. Le genre <i>Equus</i>	—62
1. Histoire évolutive du genre <i>Equus</i>	—63
2. Les équidés caballins d'Europe occidentale du Pléistocène moyen et du début du Pléistocène supérieur	—66

3.	Phylogénie et classement des espèces d'équidés récentes	—71
4.	Données sur l'éthologie et l'écologie des équidés caballins.	—73
III.	Les genres <i>Coelodonta</i> et <i>Stephanorhinus</i> .	—77
1.	Phylogénie et histoire évolutive des genres <i>Coelodonta</i> et <i>Stephanorhinus</i> .	—79
2.	Éthologie et écologie des genres <i>Stephanorhinus</i> et <i>Coelodonta</i> .	—85
IV.	Synthèse des problématiques éco-paléontologiques des genres <i>Bos</i> , <i>Bison</i> , <i>Equus</i> , <i>Stephanorhinus</i> et <i>Coelodonta</i> .	—93
	Chapitre III : Matériel et méthodes.	—97
I.	Présentation des sites.	—99
1.	Camp-de-peyre.	—99
2.	La Micoque	—102
3.	L'Igue des Rameaux.	—107
4.	Lunel-Viel	—111
5.	Payre.	—117
6.	Rigabe.	—124
7.	Abri Suard.	—130
8.	Pech de l'Azé II c.9 à 4.	—136
9.	Combe-Grenal c.63 à 56.	—143
10.	Coudoulous II.	—148
11.	Peyre.	—155
II.	Méthodes.	—161
1.	Etude paléontologique.	—161
2.	Approche paléoécologique.	—162
3.	Analyses statistiques.	—173
	Chapitre IV : Description anatomique et analyse paléontologique des bovinés, équidés et rhinocérotidés du Sud de la France.	—181
I.	Etude paléontologique des bovinés du Pléistocène moyen et supérieur dans le Sud de la France.	—182
1.	Eléments crâniens.	—185
2.	Dents jugales supérieures.	—186
3.	Dents inférieures.	—197
4.	Comportements et alimentation des bovinés.	—207

5.	Le squelette postcrânien.	—216
6.	Synthèse des données paléontologiques et paléoenvironnementales des bovinés.	—269
II.	Description anatomique et analyse paléontologique des populations d' <i>Equus</i> du Pléistocène moyen et du début du Pléistocène supérieur dans le Sud de la France	—279
1.	Le crâne.	—282
2.	Dents supérieures : morphométrie.	—285
3.	Dents inférieures : morphométrie.	—316
4.	Comportements et alimentation des équidés.	—335
5.	Le squelette post-cranien.	—345
6.	Synthèse des données morphométriques du crâne et du squelette des chevaux.	—380
III.	Description anatomique et analyse paléontologique des populations de rhinocéros du Pléistocène moyen et de l'Eemien dans le Sud de la France.	—398
1.	Crâne.	—401
2.	Dents supérieures.	—403
3.	Dents inférieures.	—413
4.	Synthèse des dents supérieures et inférieures de rhinocéros.	—421
5.	Habitudes et alimentation des rhinocéros.	—422
6.	Le squelette post-crânien.	—430
7.	Synthèse des données paléontologiques et paléoenvironnementales des rhinocéros.	—488
	Chapitre V : Synthèse et perspectives.	—501
I.	Evolution spécifique de la grande faune herbivore à la fin du Pléistocène moyen et au début du Pléistocène supérieur dans le Sud de la France.	—502
1.	Les modalités évolutives des différentes lignées à travers le temps et l'espace.	—502
2.	Apport biochronologique des grands mammifères herbivores.	—506
II.	Apports à la connaissance des environnements locaux.	—510
1.	Camp-de-peyre.	—510
2.	La Micoque.	—512
3.	L'Igue des Rameaux.	—513
4.	Lunel-Viel.	—515
5.	Payre.	—519
6.	Rigabe.	—521
7.	Abri Suard.	—522

8.	Combe-Grenal c. 63 à 56.	—524
9.	Pech de l'Azé II c.9 à 4.	—525
10.	Coudoulous II c.9.	—528
11.	Peyre.	—530
12.	Du rôle majeur de l'environnement local dans les adaptations anatomiques et comportementales de la faune, dont les Humains	—531
III.	L'occupation des territoires par la faune, dont les Humains.	—532
IV.	Conclusion et quelques perspectives.	—539
1.	L'apport paléontologique et biochronologique.	—540
2.	L'apport éthologique et paléoenvironnemental.	—541
	Table des figures	—638
	Table des tableaux	—654

Introduction



La grande faune herbivore est souvent très bien représentée dans les archives fossiles. Depuis le XIX^{ème} siècle, son étude a permis de proposer un cadre chronologique et des reconstitutions paléoenvironnementales dans lesquels les groupes et sociétés humains ont évolués. En effet, les importantes et régulières variations climatiques et environnementales au cours du Pléistocène ont vraisemblablement eu un impact socioéconomique et socioculturel fort sur les populations d'homininés. Elles ont dues adapter leur comportement et leur stratégie aux nouvelles contraintes qu'imposaient leurs milieux. Les activités de subsistance, notamment les modes de collectes des ressources minérales, végétales ou animales sont en effet fortement dépendantes de l'aire géographique et des conditions climatiques, et leurs expressions locales. Tout comme les modes de déplacement, c'est-à-dire, les stratégies d'occupation du territoire, et les relations et échanges entre groupe. Ainsi, la structure même des communautés devait résulter en partie du contexte environnemental.

Les variations climatiques de haute résolution du Quaternaire sont principalement connues à partir de l'étude des archives marines et glaciaires. Elles ont permis d'établir la chronologie isotopique et de connaître l'ambiance climatique à une échelle globale. Cependant, ces archives ne retranscrivent pas nécessairement le climat terrestre à une échelle régionale voire locale. En effet, dans ces dimensions, le climat dépend de facteurs comme le relief et la topographie, la présence de cours d'eau, le degré de continentalité,... Il est ainsi nécessaire d'aborder ces questions à travers d'autres proxies, comme par exemple par l'étude des pollens ou celle de la faune (micro et macro). La grande faune a plusieurs avantages pour ce type d'analyse. Elle est relativement bien représentée dans les sites et niveaux/séquences sédimentaires. Par rapport à la micro-faune (qui sont plus mobiles), les grands animaux sont capables de s'adapter morphologiquement aux variations climatiques, bien que la simple analyse de leur présence à travers une séquence n'informe que grossièrement sur les conditions climatiques. Néanmoins, ces dernières années, plusieurs méthodes comme les études morphofonctionnelles (écométriques, taxon-free analysis par ex.), les analyses biochimiques ou l'usure dentaire (mésos- et micro-) permettent d'aborder l'évolution et l'adaptation de ces taxons avec une meilleure résolution, à

l'échelle de la vie de l'animal, voire de la saison durant laquelle il est mort. Les analyses de l'usure dentaire en particulier offre de nombreuses informations. Elles permettent de déterminer l'alimentation des ongulés fossiles selon trois catégories alimentaires (« paisseur », « brouteur » et « mangeur mixte ») et de reconstituer ainsi la composition végétale des environnements passés (ex : environnement ouvert ou fermé). De plus, elle permet d'évaluer les temps d'accumulation des niveaux/couches/ensembles sédimentaires (uni- à pluri-saisonnalité, contigües, ou non) et ainsi d'aborder les questions des déplacements, et présence autour d'un site, d'herbivores selon différents contextes (sites naturels, repaires, archéofaunes). Enfin, ces analyses combinent deux échelles de temps, avec la méso-usure correspondant aux derniers mois de vie de l'individu) et la micro-usure dentaire qui a enregistré les derniers jours de vie de l'individu) ; et donc permet d'évaluer l'importance des variations saisonnières dans un espace géographique d'ordre local à régional.

Les documents fossiles de la transition entre le Pléistocène moyen et le Pléistocène supérieur sont assez peu nombreux et limitent d'autant notre connaissance des dynamiques évolutives mais aussi les stratégies de subsistance des groupes humains du Pléistocène moyen. Il s'agit pourtant d'une période critique durant laquelle les Hommes de Neandertal remplacent leurs ancêtres « Pré-Néanderthaliens » suite au long épisode froid du stade isotopique 6. Le Sud de la France cependant livre plusieurs séquences archéo-paléontologiques correspondant à cette période. Elles ont principalement été fouillées durant le XXème siècle et la plupart d'entre elles n'a pas encore fait l'objet d'étude complète ; par exemple leurs positions chronologiques, relatives, restent imprécises. De plus, les études paléontologiques n'ont pas toujours été révisées à la lumière des nouvelles méthodes de recherche, intégrant notamment les analyses statistiques et factorielles. Celles-ci autorisent des comparaisons sur des séries (populations fossiles ou échantillons) d'effectif différent en extrapolant la variabilité morphométrique totale d'une population animale et limitant la portée des particularismes individuels. Deux espaces climatiques majeurs structurent le Sud de la France : le Sud-Est, soumis à un climat méditerranéen et le Sud-Ouest, soumis à un climat plus océanique, voire subcontinental selon la distance à la mer. Elles ont également des bassins hydrographiques et des reliefs variés et contrastés. Les populations humaines et animales de ces deux ensembles géographiques ont probablement produit des réponses différentes aux contraintes environnementales.

Les grands mammifères herbivores, notamment les Grands Bovidés (*Bos* et *Bison*), les

Equidés (*Equus*) et les Rhinocerotidés (*Coelodonta* et *Stephanorhinus*), sont souvent abondants dans les sites paléontologiques et archéologiques où ils présentent souvent des traces d'exploitation par les préhistoriques comme c'est le cas à La Micoque, l'Abri Suard ou à Payre (Griggo, 1995 ; Langlois, 2004 ; Daujeard, 2008). Onze gisements archéo-paléontologiques du Sud-Est et du Sud-Ouest ont été étudiés dans ce travail : Camp-de-peyre, La Micoque, l'Igue des Rameaux, Lunel-Viel, Payre, Rigabe, Suard, Combe-Grenal, Pech de l'Azé II, Coudoulous II, Peyre. Ce sont des sites en cavités et en plein-air avec des modes et agents d'accumulation différents (piégeage naturel, repaire d'hyènes, site anthropique). Ces cinq genres et onze sites ont été retenus pour aborder plusieurs questionnements induits par les observations antérieures :

- **Quelles sont les évolutions et adaptations de ces grands herbivores au cours du temps entre Pléistocène moyen et supérieur, et mieux définir cette limite sur un plan faunistique**
- **Quel est le potentiel biochronologique des cinq genres étudiés et peut-on reconsidérer la position relative des séquences et sites du Sud de la France ?**
- **Quel était le contexte climatique et environnemental lors de l'accumulation des gisements et comment celui-ci contraint le gabarit et le comportement des herbivores ?**
- **Quels sont les apports de l'étude de l'usure dentaire à la connaissance de l'exploitation du territoire par les ongulés et par leurs prédateurs, Humain et animal ?**

Pour répondre à ces questions une approche originale a été élaborée combinant à la fois les données paléontologiques (morphométriques) et les données de l'usure dentaire (écométrique). Notre travail de recherche s'articule ainsi autour de plusieurs axes appliqués à plusieurs genres et espèces (approche pluri-taxonomique). Dans un premier temps, les éléments dentaires et squelettiques ont fait l'objet d'une description morphologique et biométrique précisant l'attribution spécifique des taxons de chacun des sites et leurs degrés évolutifs. En plus de son apport biochronologique, cela teste la validité de certaines espèces décrites auparavant dans la littérature.

Certains traits morphométriques semblent correspondre à des adaptations plus ponctuelles et concernent les variations de taille corporelle (ou poids), en fonction parfois des sexes (cas des Bovinés) et il est aussi possible de décrire les spécificités alimentaires de chacun des taxons. La combinaison de ces différents critères permet d'une part de retracer les conditions en-

vironnementales autour des gisements mais aussi d'observer les modes d'adaptation des grands mammifères herbivores à leur milieu.

Pour finir, un bilan synthétique de nos données, en relation avec les modes d'accumulation des gisements et autres données contextuelles, développe de nouvelles inférences sur la gestion du territoire et exploitation des espèces-proies par les prédateurs et notamment les humains.

**Chapitre I : Contexte chrono-climatique et
environnemental entre Pléistocène moyen et
Pléistocène supérieur.**

Les études paléontologiques et archéologiques relèvent des sciences empiriques, fondées sur les observations de phénomènes dont la répétabilité est impossible. Il nous faut donc présenter à la fois le cadre global de l'étude et l'épistémologie des concepts utilisés à la base de notre questionnement.

I. Cadre chronologique et épistémologique : définition du Quaternaire et du Pléistocène.

1. Les grandes étapes de l'histoire de la Terre : une question ancienne.

Le Quaternaire est une division chrono-stratigraphique décrite anciennement dont la définition est encore débattue (Berggren, 1998 ; Aubry et al., 2005 ; Head et al., 2008 ; Odin et al., 2007, Gibbard et Head, 2010). En 1669, Nicolas Stenon formule le principe de la superposition des couches selon laquelle la couche supérieure est toujours plus récente que les couches inférieures. Au XVIII^e siècle la plupart des érudits adhèrent à ce concept (Vaccari, 2006) et proposent des subdivisions chronologiques du temps basées sur la formation des montagnes. Parmi eux, G. Arduino (1760) propose une chronologie en quatre temps dont la subdivision la plus récente, appelée « période volcanique », correspond au Quaternaire. Le terme Quaternaire apparaît plus tard lorsque J. Desnoyers (1829) cherche à qualifier des roches du bassin parisien plus récentes que celles du Tertiaire classique. Ce terme fut très vite réutilisé et modifié par d'autres auteurs : Marcel de Serres en 1830 décrit les dépôts quaternaires comme très superficiels par rapport aux dépôts antérieurs et recelant plus d'espèces semblables aux actuelles, en particulier les humains et leur outillage. H. Rebol en 1833 (page 2) définissait le Quaternaire comme des niveaux géologiques contenant des espèces animales et végétales semblables aux « *êtres actuellement vivants dans les mêmes lieux* ».

Ainsi, très tôt, le contenu d'un dépôt sédimentaire (faune, flore, humains et artefacts) et ses caractéristiques (sédiment, magnétisme, etc.) devinrent essentielles pour définir un ensemble de strates (Odin et al., 2007).

Le Pléistocène est une subdivision du Quaternaire créé par C. Lyell en 1839 et nommé dans un premier temps « Nouveau Pliocène » ou « Pliocène récent » (1833). Elle est suivie par

une période, plus courte, nommée Holocène (avec un débat aujourd’hui sur la notion d’« Anthropocène »). C. Lyell définit cette période et ses limites en fonction de l’apparition des premiers êtres humains dont les traces ne sont reconnues que dans des niveaux « post-tertiaires » à cette époque. En 1846, J. D. Forbes ajoute à cette description la notion de « temps glaciaire » (idée que C. Lyell n’admettra qu’en 1873).

2. Quaternaire et Pléistocène aujourd’hui en débat.

Les limites chronologiques du Quaternaire et du Pléistocène ont été récemment révisées. Jusqu’en 2007, la limite inférieure était placée à 1,806 Ma (Lourens et al., 2005) en fonction des plus anciens indices de refroidissement en méditerranée (GSSP à Vrica, Calabre, Italie). Par la suite, cette limite a été modifiée et fixée à 2,58 Ma (GSSP de l’étage Gélasien à Monte San Nicola, Sicile, Italie) et par extension, celles du Pléistocène afin de respecter l’ordre hiérarchique des divisions (Gibbard, 2009). Un autre groupe de chercheurs a proposé de supprimer la subdivision Quaternaire et d’étendre le Néogène en y incluant le Pléistocène et l’Holocène. En effet, les termes « Primaire », « Secondaire », « Tertiaire » ont été remplacés dans la chronologie : pourquoi seul « Quaternaire » persisterait ? (Lourens, 2008) De plus, alors que le Quaternaire était défini comme une période de longues glaciations répétées (Forbes, 1846), des

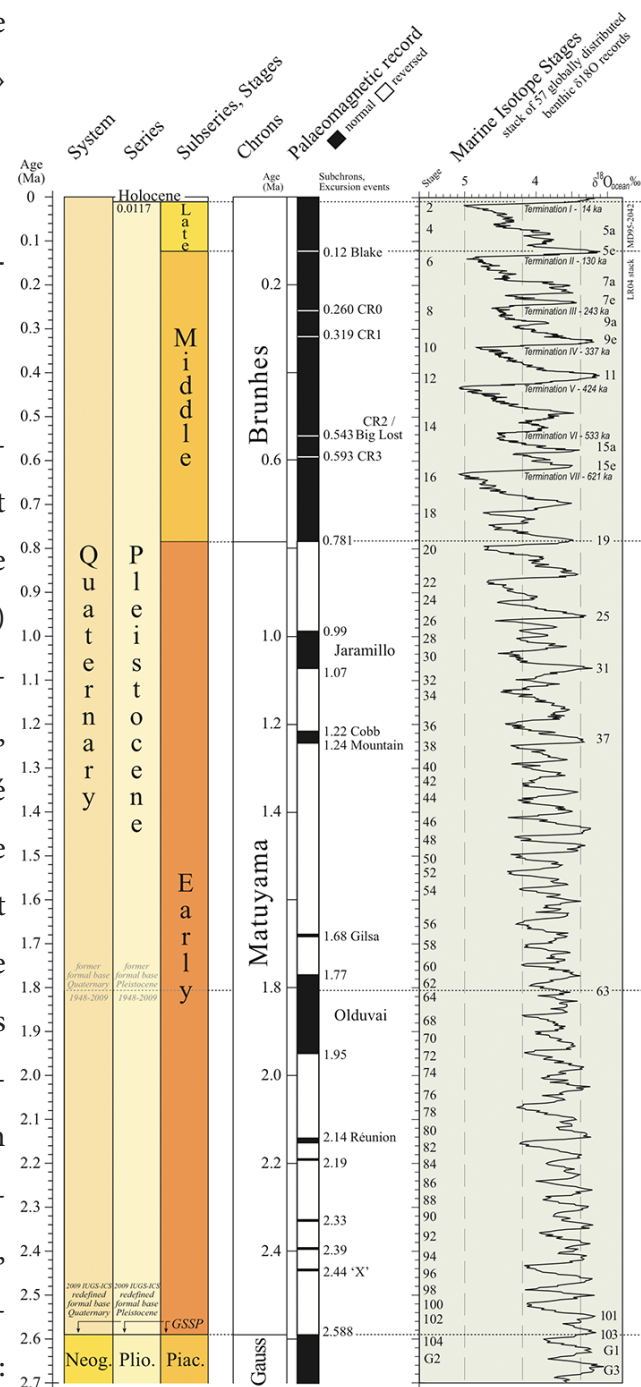


Figure 1 : Echelle chronologique du Quaternaire modifiée (Cohen et Gibbard, 2011).

périodes de refroidissement ont été également identifiées de l'Eocène supérieur à l'Oligocène inférieur et dans le Miocène moyen et supérieur (Thiede et al., 1998 ; Eldrett et al., 2007).

La proposition positionnant le début du Quaternaire à 2,58 Ma a été ratifiée en 2009 (Gibbard, 2010 ; Gibbard et al., 2010). Les arguments principaux en faveur de cette proposition sont (Head et al., 2008) :

- L'importance (dans les deux hémisphères) des cycles climatiques observés dans cette période (Lisiecki et Raymo, 2007),
- Le renouvellement majeur des faunes herbivores entre 2,6 et 2,2 Ma, avec notamment l'apparition des gros ruminants modernes (Brugal et Croitor, 2007),
- L'émergence du genre *Homo* entre 2,6 et 2,45 Ma (Prat, 2007).

Dans le Quaternaire, le Pléistocène est subdivisé en trois périodes : le Pléistocène inférieur, moyen et supérieur (**Fig. 1**). La limite inférieure du Pléistocène inférieur (incluant les stades marins du Gelasien et Calabrien) est fixée à 2,58 Ma, soit le début de l'ère (ou ératème) Quaternaire. La transition entre le Pléistocène inférieur et moyen se situe à 0,78 Ma (Cita et al., 2006). Le Pléistocène moyen ne contiendrait qu'un stade marin : le stade ionien (Gradstein et al., 2012). En 1932, le Congrès de l'INQUA à Leningrad a défini la transition entre le Pléistocène moyen et le Pléistocène supérieur comme le début du dernier interglaciaire (Riss-Würm / Eémien) qui plus récemment a été placé à la base du stade isotopique 5 (Richmond, 1996). Le point de référence de cette période se trouve à Amsterdam où les premiers signes de réchauffement climatique en Europe sont visibles avec le développement du couvert forestier (Litt et Gibbard, 2008). Un âge de 127,2 ka a été estimé pour cette transition à partir de la datation des niveaux interglaciaires, éémiens, de Monticchio, Italie (Braeur et al., 2007).

Notre travail porte sur 300 000 ans entre la fin du Pléistocène moyen et le début du Pléistocène supérieur. Il s'agit d'une période de transition pour les communautés animales et humaines dont les modes d'adaptation à l'instabilité climatique sont encore peu connus.

II. Contexte climatique et environnemental.

1. L'évolution des climats de la Terre.

Dès le XIXe siècle émerge l'hypothèse que les climats de la Terre n'ont pas toujours été les mêmes au cours du temps. L'étude des traces et dépôts discontinus des anciennes moraines et glaciers dans les Alpes puis en Grande Bretagne suggère l'existence d'une période antérieure plus froide où les glaciers étaient plus étendus (Agassiz, 1840 ; Venetz, 1830 ; 1833 ; Charpentier, 1835a ; 1835b ; 1841). Plus tard, la relation entre ces observations et des études menées sur des terrasses fluviales démontre l'existence de plusieurs périodes glaciaires successives (Geikie, 1877 ; Penck et Brückner, 1909) nommée Günz, Mindel, Riss et Würm.

Par la suite, de nombreux chercheurs se sont posés la question des causes qui engendraient de si importantes variations climatiques. Ainsi selon J.-A. Adhémar (1842), la calotte glaciaire de l'Antarctique correspondrait à l'état glaciaire actuel de l'hémisphère Sud et les glaciations s'alterneraient dans les deux hémisphères en raison de la fréquence de la précession et des courants marins qui amplifieraient les variations orbitales initiales.

En 1864, J. Croll développe une théorie rendant compte des oscillations glaciaires/interglaciaires et prédisant que la dernière période de glaciation aurait débuté il y a 245 000 pour s'achever il y a 80 000 ans (Ramstein, 2015). J. Croll base ses calculs et sa théorie sur la conjonction de deux éléments : une excentricité élevée de la Terre et un solstice d'hiver se produisant à l'aphélie.

A la fin du XIXe siècle, les idées expliquant les oscillations glaciaire/interglaciaire concernent plutôt la variation de la teneur en CO₂ atmosphérique formulées notamment par S. A. Arrhenius et T. C. Chamberlin. S. A. Arrhenius (1896) sera le premier à montrer véritablement le lien entre carbone et climat et à calculer les températures au paroxysme glaciaire en les associant à une baisse du CO₂. T. C. Chamberlin (1899) approfondira ensuite les théories d'Arrhenius en explicitant le concept de rétroaction lié au changement de niveau marin entre les phases glaciaires et interglaciaires.

Au début du XXe siècle, M. Milankovic s'intéresse à la théorie astronomique du climat jusque-là écartée au profit des théories sur le cycle du carbone. A partir des travaux d'Adhémar (1842) et de Croll (1864), il parvient à faire le lien entre le climat et l'action combinée de trois

paramètres orbitaux, la précession, l'obliquité et l'excentricité. La succession des stades glaciaires et interglaciaires serait liée à des variations de ces paramètres entraînant une modification de l'énergie solaire (**Fig. 2**) reçue par la surface de la Terre (Milankovic, 1920 ; 1941).

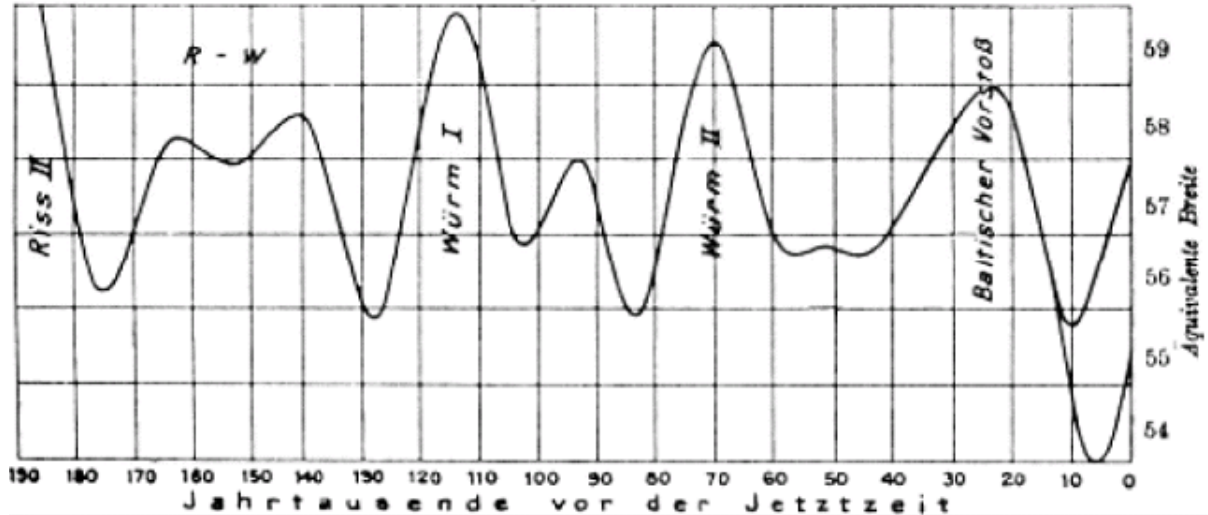


Figure 2 : Courbe de l'intensité des radiations solaires en fonction des paramètres orbitaux de Milankovitch pour les derniers 190 000 ans, adaptée de W. Koppén et A. Wegener, 1924.

Parmi ces trois facteurs astronomiques, la précession et l'obliquité ont une influence linéaire sur le climat. La précession des équinoxes est due à l'axe de rotation de la Terre qui décrit un cône (**Fig. 3**). Cet effet modifie la position des limites des saisons sur l'orbite de la Terre avec une double période de 19 000 et 23-24 000 ans. Les effets de la précession peuvent être majeurs, plus précisément jusqu'à 60 W/m² par rapport à une moyenne de 340 W/m² (Joannin, 2007).

L'obliquité est la variation de l'inclinaison de l'axe de rotation de la Terre, variant de 22° à 25° par rapport à la perpendiculaire de l'orbite (**Fig. 3**). Ce paramètre influe sur l'insolation des pôles et de l'équateur : plus l'axe est incliné plus les pôles se réchauffent. Le rythme régissant l'évolution de l'obliquité est d'environ 40 000 ans (Joannin, *op. cit.*).

L'excentricité de l'orbite détermine la distance Terre-Soleil et définit le degré d'aplatissement de la trajectoire elliptique de la Terre qui varie de 7% (**Fig. 3**). Ce paramètre modifie les contrastes saisonniers et oscille respectivement tous les 100 000 ans et 400 000 ans (Joannin, *op. cit.*).

Ces travaux seront repris et développés dans les années 1960 avec les premières grandes campagnes océanographiques qui ont permis d'acquérir des carottes sédimentaires recouvrant

plusieurs millions d'années (Ramstein, 2015). L'analyse des carottages en milieu océanique permettra de mettre sur pied un cadre climatostratigraphique utilisant la terminologie des stades climatiques créés par Emiliani en 1955 et en les datant précisément (Shackleton et Opdyke, 1973 ; 1976 ; Imbrie et al., 1984 ; Martison et al., 1987). James Hays

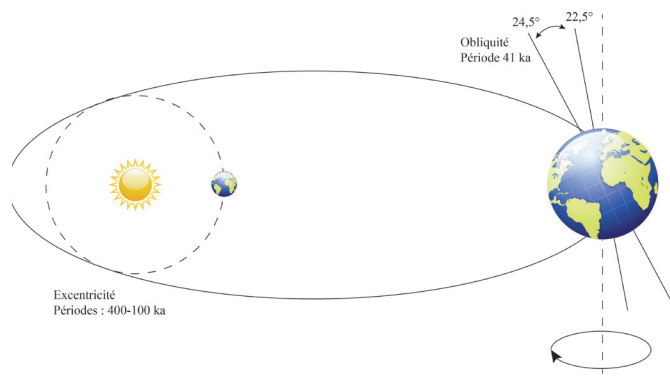


Figure 3 : Cycles orbitaux de Milankovic régulant l'insolation terrestre.

et al. (1976) parviennent à mesurer la composition isotopique de l'oxygène à partir de foraminifères planctoniques issus de ces carottes sédimentaires qui confirment la théorie astronomique de Milankovic. Néanmoins, elles montrent aussi l'existence réelle d'oscillations du taux de CO₂ entre âges glaciaires et interglaciaires comme l'expliquait la théorie d'Arrhenius (1896). La cyclicité du climat Quaternaire en fonction de paramètres orbitaux est donc bien confirmée par les analyses isotopiques mais les variations cycliques du carbone ont probablement également joué un rôle déterminant.

2. Climat Quaternaire : différents *proxies* pour différentes échelles.

a) *Utilisation de proxies pour la reconstitution du climat*

La reconstitution du climat passe par différents indicateurs (souvent désignés par l'anglicisme *proxy*) qui ont la capacité d'enregistrer des informations paléo-climatiques. Ces *proxies* permettent de reconstituer les climats à différentes échelles : régionale et locale. La résolution de ces indicateurs dépend à la fois de leur nature (végétale, minérale ou animale) et de l'endroit dans lequel ils ont été conservés.

Les pollens informent sur le climat à l'échelle locale mais aussi à l'échelle régionale. Les sédiments en milieu lacustre permettent souvent une bonne préservation des pollens et des biomes au niveau régional. Plusieurs milliers de séquences ont été étudiées en Europe (Fyfe et al., 2009). En France, de longues séquences polliniques livrent des référentiels essentiels, comme

la Grande Pile en Haute-Saône (Woillard, 1978 ; Woillard et Mook, 1982 ; Guiot et al., 1992) ou le Velay dans le Massif Central (Reille et de Beaulieu, 1990 ; de Beaulieu et Reille, 1992 ; de Beaulieu et al., 2001). L'étude de ces séquences nous informe sur les réponses de l'environnement et de la végétation face aux variations climatiques du Pléistocène (Reille et al., 2000).

Des pollens peuvent également provenir de carottages de sédiments marins en bordure continentale. Tout comme ceux extraits de milieux lacustres, ils reflètent la végétation régionale (Naughton et al., 2007).

Les pollens retrouvés dans des sédiments sur des sites de fouille ou bien dans des coprolithes de carnivores délivrent pour leur part une information plus ponctuelle et locale. L'analyse des pollens issus des archives sédimentaires nécessite une grande prudence, et des études taphonomiques et écologiques préalables sont nécessaires afin d'évaluer la fiabilité des spectres polliniques (Sanchez-Goñi, 1996).

Les coprolithes désignent des fèces fossilisés provenant bien souvent de carnivores broyeur d'os (grâce à un enrichissement de leur alimentation en phosphate), et parfois d'omnivores et d'herbivores lors de conditions de conservation exceptionnelle. Les pollens sont ingérés par les animaux *via* leur alimentation, leur consommation d'eau ou bien encore leur toilette. Ils reflètent alors un environnement local dépendant de l'aire de déplacement de l'animal (par exemple Scott et al., 2003).

Les carottages et forages de glaces ou de sédiments marins apportent des informations majeures sur les climats quaternaires. Les carottes de glace, d'abord étudiées pour des questions de saisonnalité et d'accumulation de neige (Lorius et al., 1970), se sont très vite révélées de très bonnes archives climatiques à travers l'étude de la composition des isotopes de l'oxygène. L'étude des changements des compositions chimiques sur la totalité d'une carotte de glace permettent une reconstitution des climats à haute résolution. Les carottages les plus importants ont été fait au Groenland (Dansgaard et al., 1982 ; North Greenland Ice Core Project m., 2004) et en Antarctique (Jouzel et al., 1987 ; Epica c. m., 2004 ; Jouzel et al., 2007).

Les carottages de sédiments marins sont des enregistrements continus livrant notamment des foraminifères dont la composition isotopique (oxygène) est analysée. Elles nous informent notamment sur les variations du volume des glaces et permettent la reconstitution des températures océaniques de surface (Pailler et Bard, 2002). L'analyse de ces carottages permet dans certains cas d'appréhender les variations climatiques terrestres à un niveau régional. Des

études (Sanchez-Goñi et al., 2008) ont montré l'existence de réponses différentes de la végétation à un même évènement climatique selon sa latitude et, par conséquent, l'impossibilité d'inférer des modèles généraux et la nécessité d'étudier précisément la réponse des environnements locaux aux changements globaux .

Les spéléothèmes constituent de bons enregistreurs pour appréhender le climat en raison de leur grande distribution spatiale, de leur résistance à l'érosion due à leur localisation dans les karsts et du fait qu'ils peuvent être datés (méthode U/Th, jusqu'à 500 000 ans) (Couchoud, 2008). Durant leur formation, les spéléothèmes emmagasinent différents microéléments pouvant informer sur le climat tels que du sulfure provenant d'éruptions volcaniques ou du pollen et des poussières. Par ailleurs, l'étude de la composition des isotopes stables (oxygène, hydrogène, carbone) provenant de la calcite permet d'accéder à une des rares archives continentales offrant des données quantifiées sur les climats, concernant parfois une longue période (Lachniet, 2009).

La faune est très souvent utilisée pour décrire le climat, que ce soient les coléoptères (retrouvés souvent en milieu lacustre ou humides, Elias et Crocker, 2008), la microfaune ou la macrofaune. Les apports de la faune à la question du climat ainsi que la composition des différentes communautés animales du Pléistocène seront développés dans le chapitre I (partie III-1).

b) Le climat global du Quaternaire : description et particularités

A partir de 2,7 Ma, des calottes glaciaires de taille importante se forment de façon permanente au Groenland. C'est l'existence simultanée de ces deux pôles glaciaires ainsi que d'autres glaciers secondaires (glaciers des montagnes : Alpes, Andes, Himalaya,...) qui vont permettre l'installation de cycles glaciaires/interglaciaires (Ramstein, 2015).

Selon la théorie astronomique du climat (chapitre I-II-1), l'insolation est l'un des mécanismes majeurs expliquant la cyclicité des climats pléistocènes. Si l'insolation (contrôlée par la précession) diminue aux hautes latitudes, la couverture neigeuse peut persister durant l'été, ce qui, couplé à l'effet d'albedo, peut engendrer une phase glaciaire. En outre, les étés froids sont généralement suivis d'hivers mitigés en raison de l'effet combiné température-humidité (Kallen et al., 1979) provoquant un accroissement de l'accumulation de neige (Raymo et Nisancioglu,

2003). Ces mécanismes permettent d'expliquer l'installation de cycles climatiques.

Si les effets combinés de la précession et de l'insolation influent sur le climat global sur l'ensemble de l'année, l'obliquité de la Terre contrôle pour sa part le contraste saisonnier. Elle régule en effet l'insolation reçue localement en fonction des latitudes. De ce fait, si l'obliquité est importante, l'insolation des latitudes supérieures à 45° augmente dans les deux hémisphères et baisse aux tropiques (Liu et Herbert, 2004).

L'obliquité et la précession contrôlent donc des paramètres différents influençant conjointement ou séparément le climat selon l'échelle de temps considérée. Durant le Pléistocène moyen et supérieur, la force majeure qui influe sur le climat est l'excentricité (durant le Pliocène et le Pléistocène inférieur, l'obliquité régissait le climat). Ainsi, à partir d'environ 800 000 ans, la précession est modulée par l'excentricité (Maslin et Rigdwell, 2005) engendrant des cycles de 100 000 ans. Pour autant, l'obliquité continue de s'exprimer quasiment exclusivement dans les latitudes supérieures à 50° (Ruddiman et McIntyre, 1984), contrôlant l'insolation des hivers et la formation de la banquise et influençant les températures océaniques de surface polaires et subpolaires (Denton et al., 2005).

D'autres mécanismes vont également intervenir de façon différente et selon des intensités diverses dans la régulation des climats : le taux de dioxyde de carbone atmosphérique, les variations du niveau marin, les variations des courants atmosphériques et océaniques (Rahmstorf et Sirocko, 2004).

L'étude de la composition isotopique de l'oxygène et de l'hydrogène des carottes de glace montre que celles-ci constituent des archives très précises chronologiquement du climat du Pléistocène supérieur mais aussi du Pléistocène moyen puisque certaines carottes remontent jusqu'à 800 000 ans (carotte d'EPICA, dôme C, Jouzel et al., 2007). Des observations plus fines sur ces carottes ont montré l'existence d'oscillations climatiques chaudes/froides rapides et régulières au cours du temps (Bond et al., 1993). A l'intérieur des grands cycles Pléistocène de 100 000 ans, d'autres, plus petits, ont donc pu être détectés. Deux catégories de ces oscillations ont été décrites :

- Les cycles de Dansgaard-Oeschger : oscillations à cycle court, tous les 1 500 à 4 500 ans (Dansgaard et al., 1993). Ces événements sont formés d'une phase froide et stable suivie d'un réchauffement abrupt puis d'un refroidissement progressif. Jusqu'à vingt-trois de ces événements

ont été dénombrés entre 70 et 14 ka dans l'Atlantique nord (Elliot et al., 2002), vingt-cinq dans les forages du Groenland pour l'ensemble de la période glaciaire et la déglaciation et soixante-quatorze pour les 800 000 ans enregistrés à Vostok dans le dôme C (Masson-Delmotte, 2012)

- Les évènements d'Heinrich : à fréquence moins importante, entre 5 000 et 10 000 ans, ces évènements froids sont associés à des décharges importantes d'icebergs (Heinrich, 1988).

Les forages profonds antarctiques conduits à Vostok permettent de déterminer de façon précise les variations de températures et les cycles glaciaires/interglaciaires sur toute la durée du Pléistocène (**Fig. 4**). Durant les périodes glaciaires, les températures de l'Antarctique étaient de 10 à 8 degrés inférieures à l'actuel et relativement stables d'une période glaciaire à l'autre. En revanche, les interglaciaires présentent de grandes différences les uns par rapport aux autres. Les stades interglaciaires avant 400 000 ans et parmi eux, le plus long enregistré : le stade isotopique 11, présentent des températures de 1 à 3 degrés inférieures à l'Holocène. Le stade isotopique le plus chaud semble être le stade 5 avec des températures supérieures de 5 degrés à l'actuel. Cette observation est corroborée par les forages du Groenland qui enregistrent des températures plus hautes de 3 à 6 degrés par rapport à l'actuel il y a 125 000 ans (Masson-Delmotte, 2012).

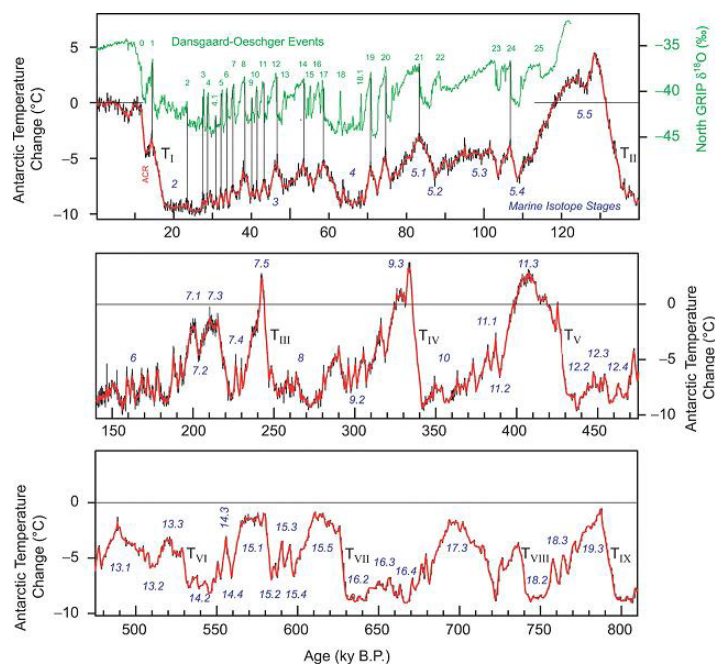


Figure 4 : Anomalies de températures du Dôme C, Vostok. Le graphique du haut montre les correspondances avec les cycles de Dansgaard-Oeschger enregistrés par le North Greenland Ice Core Project. Les stades isotopiques sont indiqués et les transitions numérotés de TI à TIX. D'après Jouzel et al., 2007.

D'un point de vue global, la période chronologique considérée dans ce travail, du stade isotopique 10 au stade 5, présente quelques particularités : deux stades froids (MIS 10 et MIS 8) relativement brefs et un très long présentant des températures particulièrement basses (MIS 6, équivalent ancien d'un Riss III) ; des stades interglaciaires assez tièdes avec quelques pics plus chauds (MIS 9 et MIS 7) et un dernier plus long et présentant des températures globalement hautes (MIS 5).

Les faunes ont dû répondre à des variations de températures très différentes en termes d'intensité et de durée. Néanmoins, ces grandes variations globales ont eu des impacts régionaux différents en fonction des contraintes locales géotopographiques et notamment dans le sud de la France. Ainsi, sur le continent, les durées des stades varient énormément. Par exemple, la durée du stade isotopique 5 est estimée à 16 000 ans dans le sud de l'Europe (Sánchez Goñi et al., 2005 ; Shackleton et al., 2002 ; Shackleton et al., 2003) et seulement entre 10 et 11 000 en Allemagne (Caspers et al., 2002 ; Müller, 1974). Si à l'échelle globale le climat est bien connu pour ces derniers 800 000 ans, davantage d'études sont nécessaires pour le comprendre à une échelle régionale voire locale.

3. Environnement et végétation à la fin du Pléistocène moyen et au début du Pléistocène supérieur.

a) Généralités sur l'organisation végétale au Pléistocène moyen et du début du Pléistocène supérieur.

Les végétations reflètent à la fois des conditions climatiques, édaphiques et topographiques (altitude). Les conditions climatiques sont surtout régies par le gradient thermique latitudinal. Ce gradient a évolué au cours du temps : au Miocène moyen, il était autour de 0,48°C par degrés de latitude alors qu'au Pliocène, il était quasiment semblable à l'actuel : 0,6°C par degrés de latitude en Europe de l'Ouest (Fauquette et al., 2007). Ce facteur est influencé localement par le gradient altitudinal qui est de 0,55°C tous les cent mètres en élévation (Theurillat et Guisan, 2001). Il existe également une importante corrélation entre températures et précipitations qui varient localement selon l'existence d'une façade océanique arrosée ou bien d'une aridité continentale par exemple (Joannin, 2007).

En utilisant ces paramètres écologiques, Ozenda et Borel (2000) ont réalisé une carte européenne des écosystèmes végétaux actuels (Fig. 5).

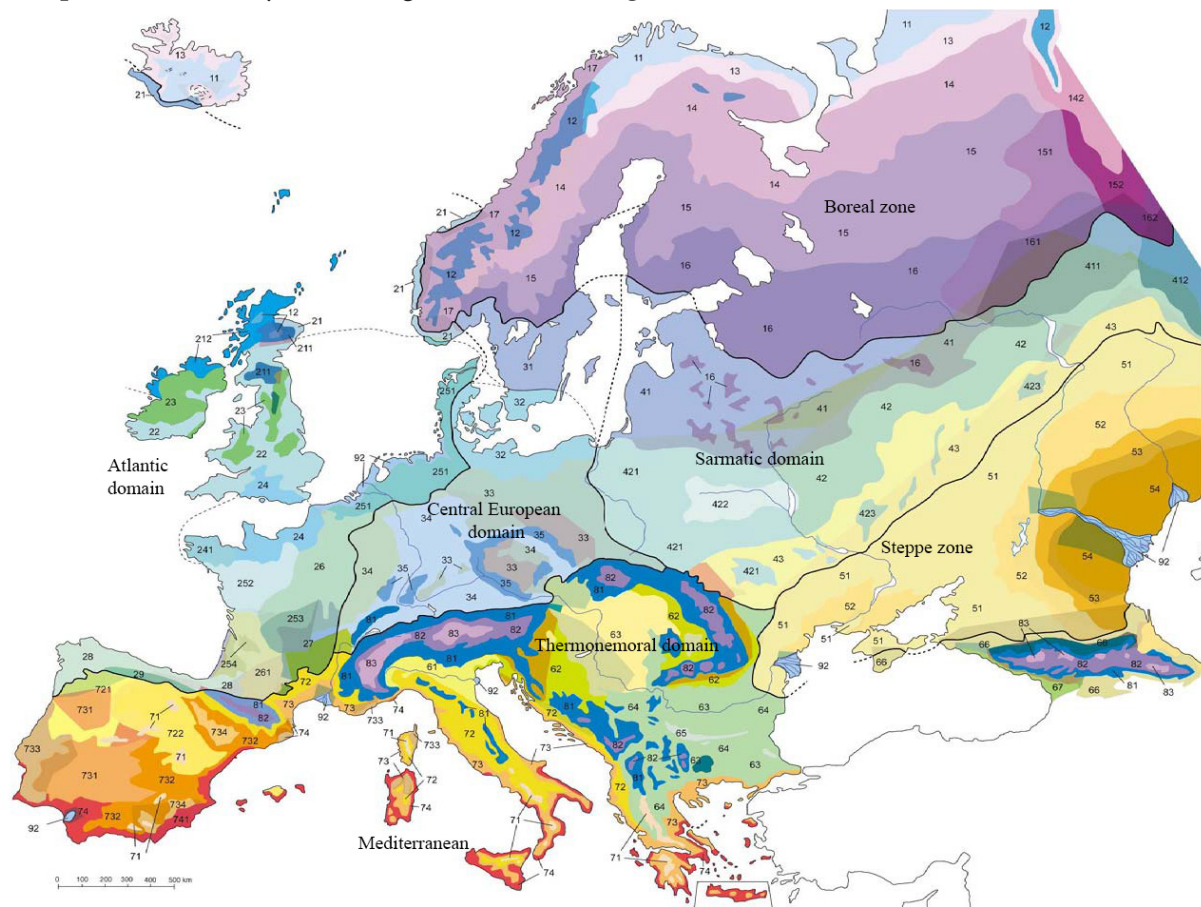


Figure 5 : Figure 8 : Carte de végétation européenne (Ozenda et Borel, 2000) avec les divisions géobotaniques principales d'Europe (Ozenda, 1994).

1. Boreal

- 11 Sub-Arctic (tundra)
- 12 Orocaledonian (mountain tundra)
- 13 Forest tundra (taiga)
- 14 Northern taiga
- 142 Mountain facies on Ural western slopes
- 15 Central taigas
- 151 Preuralian facies with Siberian species
- 152 Mountain facies on Ural western slopes
- 16 Southern taigas
- 161 Preuralian facies with Siberian species
- 162 Mountain facies on Ural western slopes
- 17 Comprehensive Atlantic taiga on the western slope of the Scandes

2. Atlantic

- 21 Boreo-Atlantic
- 211 Scottish mountain heaths

212 Blanket bogs

- 22 Anglo-Irish acidiphilous oak woodlands
- 23 Anglo-Irish neutrophilous oak-ash woodlands
- 24 Channel oak-beechwoods
- 241 Hyperhygrophilous armorican sector
- 251 Continental acidiphilous oak woodlands, North Sea sector
- 252 Continental acidiphilous oak woodlands, Loire sector
- 253 Continental acidiphilous oak woodlands, Submountainous Limousin sector
- 254 Continental acidiphilous oak woodlands, Landes sector
- 26 Neutrophilous mixed oak woodlands
- 261 Thermophilous aquitanian sector
- 27 French Central Massif mountainous beech-pine complex

28 Ibero-Atlantic acidiphilous oak woodlands	63 Transylvanian thermophilous oak woodlands, tree steppes and riparian formations complex
29 Cantabric mountains range beechwoods	64 Thermophilous Ungarian oak woodlands
3. Centro-European nemoral	65 Mountainous eastern beechwoods
31 Scandinavian boreo-nemoral	66 Xeric Pontus hornbeam woodlands
32 Baltic beechwoods	67 Thermohygrophilous Colchidian vegetation
33 Subcontinental oak-pine woods with xeric enclaves	7. Mediterranean (I = Iberic peninsula only)
34 Subatlantic and submountainous beechwoods	71 Monti- and alti-Mediterranean vegetation belts
35 Hercynian mountainous beech–fir–sprucewoods	72 Supra-Mediterranean vegetation belt
4. Sarmatic	721 Silicolous (I)
41 Boreo-nemoral mixed forest (hemitaiga)	722 Calcicolous (I)
411 Preuralian sector	73 Medio-Mediterranean vegetation belt
412 Mountainous facies <i>in</i> southern Ural	731 Silicolous, with round-leaved oak (I)
42 Eastern Europe nemoral (without beech)	732 Calcicolous, with round-leaved oak (I)
421 Polish-Bielorussian sector (with hornbeam)	733 With cork oak
422 Pripet marshes subsector	734 Semi-arid (I)
423 Forest enclaves <i>in</i> the following unit (43)	74 Thermo-Mediterranean vegetation belt
43 Tree steppe	741 Baetic arid sector (I)
5. Steppic	8. Alpine
51 Transitional forbes steppes	81 Lower and mid mountain: collinean and montane vegetation belts
52 Stipa central steppes	82 High mountain: subalpine, alpine and nival vegetation belts
53 Stipa-Artemisia southern steppes	83 Inner axis (Alps and Caucasus)
54 Caspian hemideserts	9. Azonal
6. Thermonemoral	91 Coastal dunes
61 Po Basin riparian and collinean vegetation complex	92 Polders and river deltas
62 Submountainous oak–hornbeam wood-	

Au Pléistocène, la végétation d'Europe était déjà organisée en grands ensembles phytogéographiques (Suc et al., 1995) en raison du gradient thermique latitudinal proche de l'actuel (Fauquette et al., 2007). L'organisation de la végétation au Pléistocène était très semblable à l'époque contemporaine pendant les phases interglaciaires, marquée par l'abondance et la diversité de taxons thermophiles (Williams, 2009 ; **Fig. 5**). Pendant les stades glaciaires, l'organisation altitudinale était modifiée : la **figure 6** représente un exemple schématique des taxons à la fin du Pliocène de la montagne de la Sila (Calabre, Italie). Les gradients altitudinaux varient en fonction du cycle glaciaire/interglaciaire et montrent à quel point ils peuvent influencer les précipitations, la température et, par conséquent, la végétation.

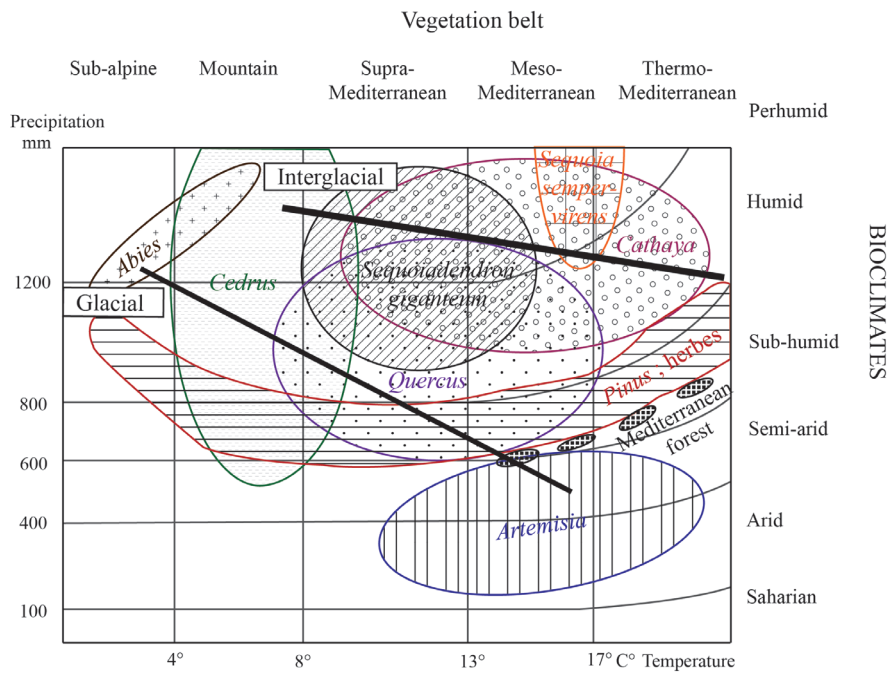


Figure 6 : Groupement phytogéographiques fin Pliocène de la Sila projetés sur un climatogramme avec les gradients altitudinaux en phases glaciaire et interglaciaire représentés (d'après Combourieu-Nebout et al., 2000).

Les successions globales et schématiques de la végétation ont été définies par Tzedakis et Bennett (1995) et se décomposent généralement en quatre étapes :

- 1 : la forêt décidue se développe dans un climat tempéré-chaud et humide,
- 2 : une forêt marquant un climat plus humide lui succède,
- 3 : arrivée des forêts de conifères d'altitude avec la baisse des températures,
- 4 : développement des steppes avec le refroidissement et l'aridité du climat.

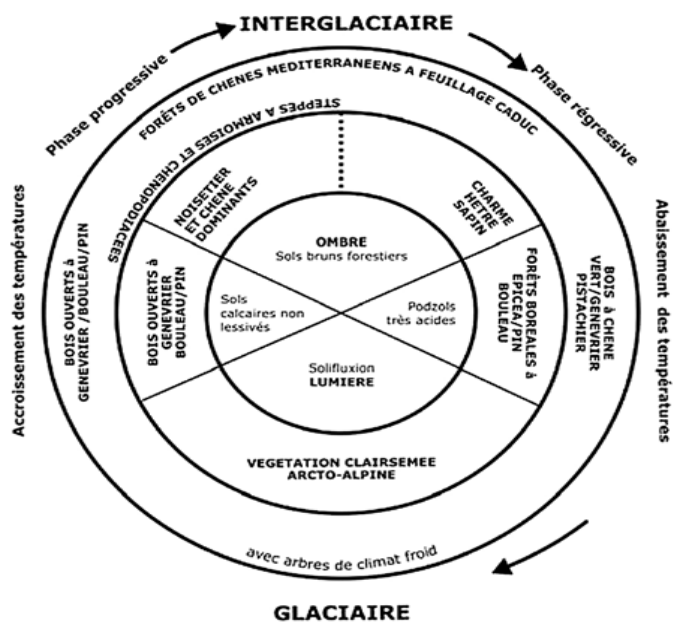


Figure 7 : Schéma des successions végétales pendant les cycles du Pléistocène moyen et supérieur (Beaulieu (de) et al., 2006).

Beaulieu (de) et al. (2006) ont proposé un modèle de successions végétales pour le Pléistocène moyen et supérieur (**fig. 7**). Celui-ci a été basé sur la séquence du Velay (lac du Bouchet et le cratère de Praclaux), le temps glaciaire est long et les successions très complexes tout en restant structurées en quatre étapes. De plus les variations de températures et d'humidité ne sont pas en phases. Ce modèle se distingue des périodes précédentes par sa complexité et correspond à l'installation des cycles astronomiques de 100 000 ans et à la première expansion majeure de la steppe et des conifères typiques des périodes glaciaires (Suc et al., 1997 ; Bertini, 2010). Les modes de succession de végétation précédents étaient induits par les cycles de 40 000 ans (Beaulieu (de) et al., 2006 ; Bertini, 2010).

La structure taxinomique des biomes montre une certaine stabilité dans le Sud-Ouest de l'Europe jusqu'à 1,5 Ma, période de renouvellement spécifique (Magri, 2010 ; Magri et Palombo, 2013). Magri et Palombo (2013) émettent l'hypothèse que plusieurs populations actuelles d'arbres pourraient descendre directement du Pléistocène. Durant les cycles glaciaires, les espèces thermophiles ou mésophiles se cantonnent à certaines zones refuges où le climat leur était plus favorable, suivis de leurs expansions lorsque les conditions générales deviennent plus clémentes (interstades). La reconnaissance et la localisation de ces refuges en Europe commence à être bien connue (Petit et al., 2003) et se situent principalement dans le Sud : Italie, Balkans, Ibérie. La nature de cette distribution est néanmoins stochastique et variable d'une ère glaciaire à l'autre (Beaulieu (de) et al., 2006). De plus, la recolonisation de certaines régions peut prendre des années voire des siècles selon la distance à parcourir pour les graines et les obstacles naturels (Brewer et al., 2002 ; Prus-Glowacki et al., 2012). Les taxons résistant au froid ont également trouvé des habitats durant les périodes les plus chaudes au nord de l'Europe et dans les écosystèmes alpins (Godwin, 1975 ; Zelikson, 1997 ; Reisch et al., 2003 ; Bennett et al., 2008).

b) Un biotope particulier pendant les périodes glaciaires : la steppe à mammoths.

Si, lors des interglaciaires, la végétation était relativement semblable à celle d'aujourd'hui, les écosystèmes des périodes glaciaires diffèrent complètement (Guthrie, 1968). A la fin du XIX^e siècle, Nehring (1890) et Chersky (1891) proposèrent que le Nord de l'Europe était dominé par un environnement steppique occupé majoritairement par de grands mammifères herbivores pousseurs. En 1971, Odum estime que ce modèle paléobiographique a une solide

base écologique, repris et précisé par Guthrie (1982) sous le terme de « formation de steppe à mammoth » (*mammoth steppe*). Cet écosystème serait présent dès le début du Pléistocène inférieur, concomitant à la collision des plaques indiennes et africaines avec la plaque eurasiatique (Odum, 1971). Cet événement provoqua la surrection de chaînes de montagnes de l'Atlantique au Pacifique et le blocage du flux d'air humide venant de l'hémisphère sud. Le climat devenu plus sec permet l'extension des zones steppiques notamment en Asie (Chine de l'Ouest et Mongolie) qui va alors s'étendre ou se contracter en fonction des cycles climatiques (*sensu* Milankovich). Durant les périodes de basse insolation, l'aridité dans le Nord de l'Asie augmente (Chen et al., 1997) et cette steppe froide est dominée par des taxons adaptés au froid-sec ; elle va se développer jusqu'en Europe de l'Ouest d'un côté et jusqu'en Asie du Nord-Est voire en Alaska de l'autre (Guthrie 1990 ; 2001). Plusieurs facteurs environnementaux participent à l'augmentation de cet important écosystème terrestre caractéristique des périodes glaciaires (Guthrie, 2001 ; **Fig. 8**) :

- Déviation d'une grande partie du Gulf Stream vers le sud, entraînant une baisse des températures (et donc de l'humidité et de la couverture nuageuse).
- Augmentation de la taille du glacier scandinave bloquant ainsi l'humidité en provenance de l'Atlantique Nord.
- La banquise sur l'Atlantique Nord réduisait également l'apport d'humidité venant de l'Est.
- Les tempêtes hivernales auraient parcourue l'Eurasie sur son axe le plus long.
- La baisse du niveau marin expose une large plaque continentale produisant une grande plaine au Nord exposée au climat continental.
- Tout à l'Est, les glaciers nord-américains protègent l'Alaska et le Yukon des flux d'humidité.

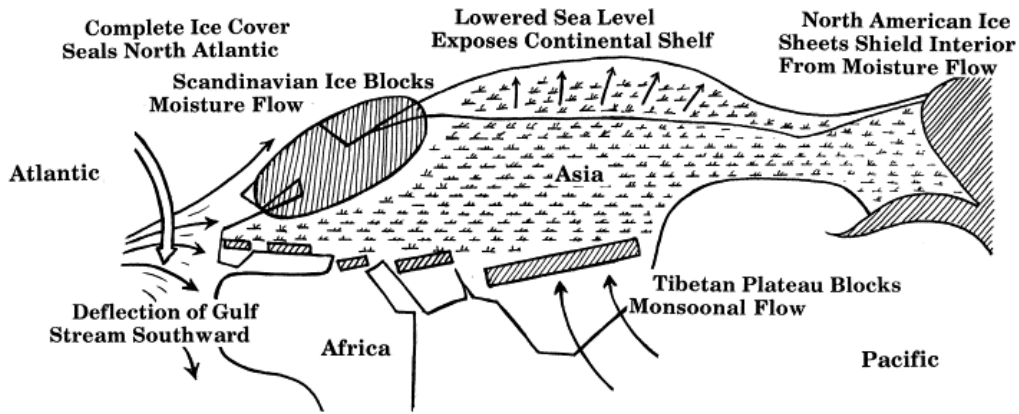


Figure 8 : Carte schématique de l'Eurasie et du Nord-Est de l'Amérique du Nord illustrant l'extension maximale de la steppe à Mammouth et les facteurs environnementaux qui l'ont permis (d'après Guthrie, 2001).

La steppe à mammouths était caractérisée par une très grande biomasse végétale et animale, (herbivore : estimée à 10 tonnes/km² (Zimov et al., 2012). Les spectres fauniques sont dominés par le mammouth laineux, le rhinocéros laineux, le bison, le bœuf musqué et le cheval. La végétation était principalement composée d'herbes, avec une grande diversité de graminées, et saules nains (Guthrie, 1990 ; Sher et al., 2005). Comme pour la plupart des systèmes de steppe-prairie, l'abondance des pisseurs a contribué à entretenir ces milieux par le piétinement des sols et de la végétation (Zimov et al., 1995 ; Blinnikov et al., 2011). Les sols étaient très fertiles et présentaient un taux de phosphore supérieur à l'actuel : si un terrain s'affaissait à cause de l'érosion, de l'herbe ou des graminées poussaient immédiatement sur la terre laissée à nue (Zhigotsky, 1982).

c) *Climat et environnement du Sud-Est et du Sud-Ouest : deux biotopes contrastés.*

Deux zones géographiques sont étudiées et comparées dans ce travail : le Sud-Ouest et le Sud-Est de la France. Il existe très peu de données paléoenvironnementales précises de ces régions pour la période entre MIS 10 et MIS 5. Actuellement, le Sud-Est et le Sud-Ouest de la France sont soumis à des climats différents. Le premier a un climat méditerranéen, caractérisé par une saison froide-humide relativement courte et une saison chaude et sèche plus longue et peu variable. Le second correspond à un climat océanique avec des hivers doux et pluvieux et des étés frais, relativement humides. Le Sud-Est est connu pour sa relative stabilité climatique au cours du temps, permettant la survie d'essences tempérées lors des phases glaciaires (Petit et al., 2003), tandis que le climat du Sud-Ouest est *a priori* beaucoup plus sensible aux variations

globales (Couchoud, 2006 ; Wainer et al., 2008 ; Couchoud et al., 2009).

Les stades interglaciaires concernés dans notre étude sont les stades isotopiques 9, 7 et 5 : les deux premiers sont légèrement plus frais que l'actuel, tandis que le dernier est bien plus chaud avec en moyenne 5° de plus que l'actuel (Masson-Delmotte, 2012). Bien que les températures varient énormément pendant ces phases, la végétation reste globalement similaire à l'actuel (Magri et Palombo, 2010). Selon la carte des écosystèmes végétaux actuels (Ozenda et Borel, 2000 ; **fig. 5**), la végétation majoritaire dans le Sud-Ouest est une chênaie continentale bordée de landes, tandis que la Provence contient une végétation médio-méditerranéenne (avec pins, chênes verts, romarins, cistes et lavandes notamment).

Les stades glaciaires sont les stades 10, 8 et 6 ; le dernier en particulier présente des conditions globales très froides (**Fig. 4**). Colleoni et al., 2009 proposent une modélisation des températures, des précipitations et des courants humides du moment le plus froid du stade isotopique 6 (appelé Saalien dans le Nord-Ouest européen) dans l'hémisphère nord (**Fig. 9**).

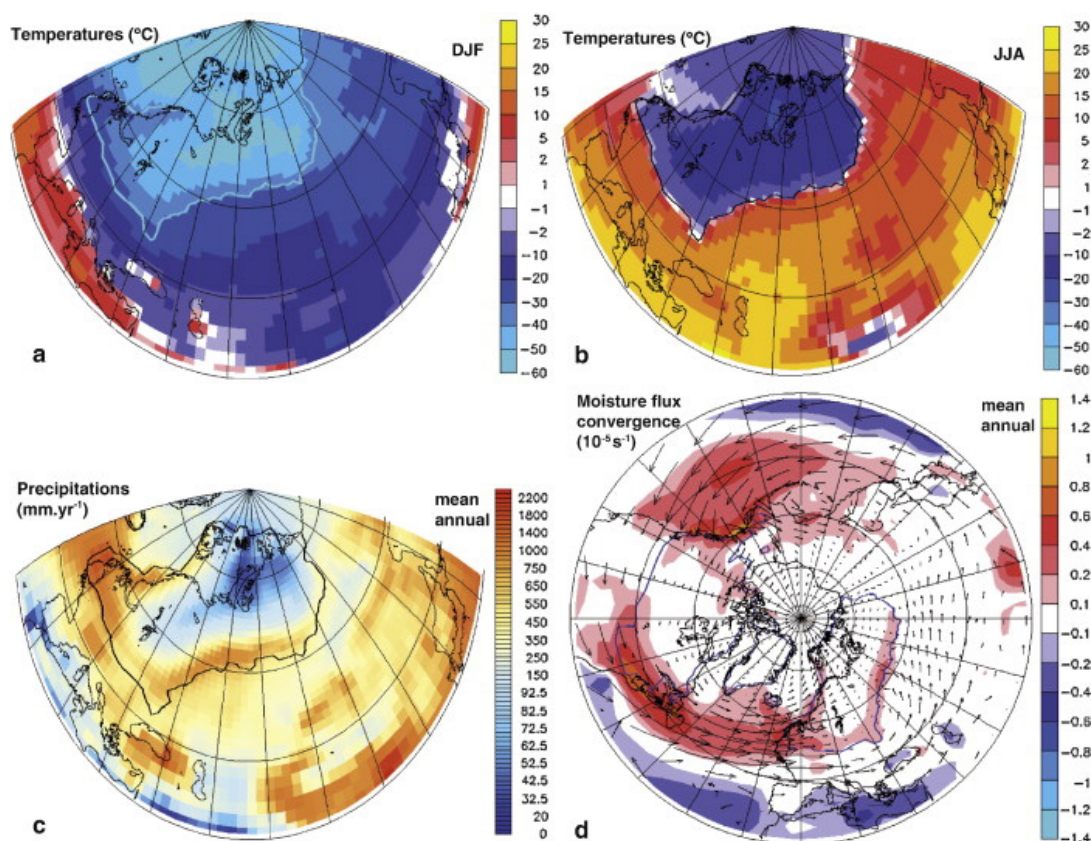


Figure 9 : Température de l'air pendant le Saalien en : a) hiver ; b) été ; c) moyenne annuelle des précipitations ; d) convergence des flux d'humidité. Le trait noir représente les limites de l'inlandsis (Colleoni et al., 2009a).

Les températures estimées par cette étude pour cette période glaciaire sont légèrement différentes pour le Midi méditerranéen et le Sud-Ouest (**fig. 9**) : respectivement en moyenne env. 15° en été et -1° en hiver et, env. 10° en été et -10° en hiver. Les flux d'humidité semblent par contre avoir été assez semblable entre les deux régions à cette époque, tout comme les précipitations : entre 750 et 1000 mm/an.

Les végétaux différaient énormément entre ces deux zones d'étude (**Fig. 10**) : le Midi méditerranéen correspondait à une savane tempérée, tandis que le Sud-Ouest de la France correspondait pour sa part à une taïga, probablement une portion de la steppe à mammoths. La position géographique de la Provence et de l'Aquitaine par rapport aux flux océaniques, atmosphériques, à l'insolation et à la latitude, oppose ces deux zones en termes de climat et d'environnement. Par manque de données, les pollens et les isotopes ne peuvent pas pour le moment nous informer plus précisément sur les climats et les environnements de ces régions entre la fin du Pléistocène moyen et le début du Pléistocène supérieur. Des études paléontologiques permettent d'apporter des précisions sur le climat et l'environnement dans ces régions et à ces époques et d'illustrer comment les espèces animales se sont adaptées à des biotopes aussi variés.

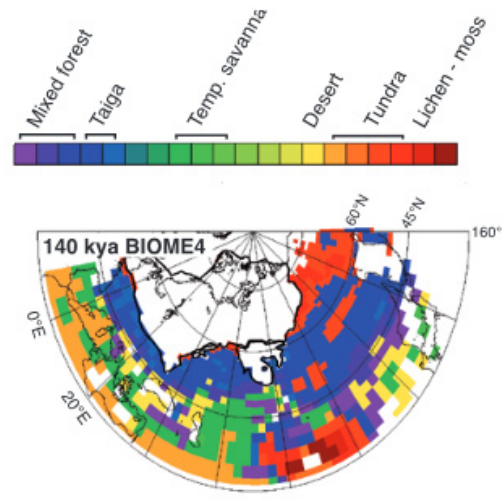


Figure 10 : Modélisation de la couverture végétale durant le Saalien (Colleoni et al., 2009b).

III. Les communautés animales et humaines entre Pléistocène moyen et Pléistocène supérieur du Sud de la France.

1. Les interactions entre la faune et le climat : facteurs d'adaptations et de variations.

a) Réponses des espèces aux changements climatiques.

Le terme écosystème désigne toutes les relations fonctionnelles entre des êtres vivants (faune, flore, mycoflore, micro-organisme) et les conditions abiotiques du milieu (climats, topographie, conditions édaphiques et chimiques). Ces écosystèmes sont instables et maintenus en équilibre dynamique grâce aux relations fonctionnelles entre ses différents composants.

Il existe deux modèles pour expliquer les réactions des communautés animales aux changements environnementaux :

- le « *Clementsian model* » (Clements, 1916, *in* Royer, 2013) (**Fig. 11**) : les communautés animales sont en équilibre au sein d'un espace défini, et forment, ensemble, un « super-organisme ». Les espèces formant ces communautés sont limitées dans leur expansion par des gradients environnementaux. Ce sont surtout les interactions biologiques (ex : compétition) qui participent à l'organisation de ces groupes. Ce modèle suggère la persistance des biomes avec des animaux et des végétaux recherchant les climats qui leurs sont favorables.

- le « *Gleasonian model* » (Gleason, 1926, *in* Royer, 2013) (**Fig. 11**) : chacun des organismes vivants s'adapte aux changements

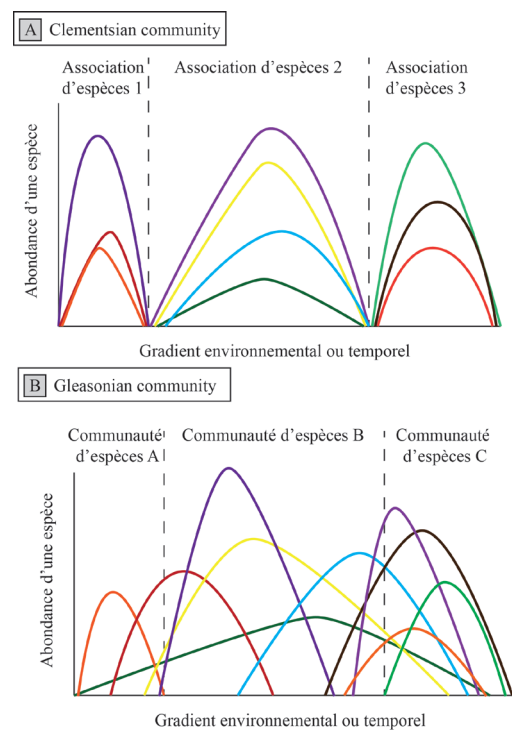


Figure 11 : Modèle schématisé des communautés animales et de leur délimitation selon a) Clements et b) Gleason. Chaque couleur correspond à un taxon, *in* Royer, 2013.

abiotiques et biotiques en fonction de sa tolérance et de sa capacité d'adaptation. Ainsi, les individus répondent au sein de chaque espèce à une vitesse différente aux changements, entraînant un renouvellement continu des communautés (Graham, 1985) et provoquant la mise en place de communauté d'espèces sans analogie avec les associations actuelles (Graham et Grimm, 1990 ; Overpeck et al., 1992 ; Valentine et Jablonski, 1993 ; FAUNMAP Working Group et al., 1996 ; Guthrie et Van Kolfshoten, 2000 ; Davis et Shaw, 2001 ; Jackson et Williams, 2004 ; Schmitt, 2007 ; Stewart, 2008). Les espèces concernées peuvent migrer ou disparaître si le changement a été trop abrupt.

Ces deux théories sont complémentaires : les individus d'une communauté se comportent comme une unité fonctionnelle. Ainsi, ce sont les interactions biotiques qui déterminent la structure de cette communauté (Jablonski et Sepkoski, 1996). Les actions d'une seule espèce influencent donc directement et indirectement la totalité de la communauté des espèces d'un même écosystème.

b) Les modèles de distribution des espèces et communautés animales.

Tout comme les végétaux, les communautés animales se distribuent dans l'espace en fonction de paramètres écologiques favorables et de l'évolution géographiques des milieux (Roy et al., 1996 ; Svenning et al., 2011). Un modèle principal permet de décrire les mouvements des communautés animales dans l'espace : le modèle d'expansion et de contraction associé aux zones refuges.

C'est sur la base de ce modèle que les changements de distribution des espèces ont été abordés et élaborés à partir d'observations et d'interprétations émises par Darwin (1859). Il suggère qu'à chaque changement climatique majeur, les espèces se déplacent à la recherche de leur biotope préférentiel. Selon cette approche, les espèces inféodées aux climats arctiques ou semi-arctiques étendraient leur distribution vers le Sud en cas de refroidissement du climat alors que les espèces plus tempérées se dirigeraient vers le Nord en cas de réchauffement climatique (Bennett et al., 1991). Plusieurs facteurs complexifient ce modèle assez simple (**Fig. 12**), notamment les niches écologiques des différentes espèces, leur taux de dispersion ainsi que l'effet des latitudes sur les migrations ou les interactions entre les espèces et communautés d'espèces (Hewitt, 1999).



Figure 12 : Représentation schématique théorique des recolonisations post-glaciaires des espèces tempérées à partir des trois zones refuges européennes principales (Hewitt, 2000).

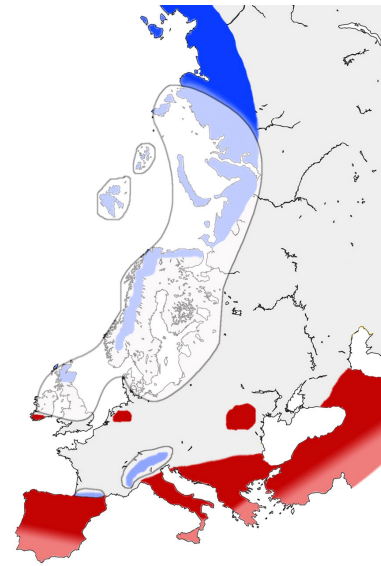


Figure 13 : Carte de l'Europe et de l'Asie occidentale représentant les différents refuges proposés. En rouge les refuges des taxons tempérés, en bleu, ceux des taxons de milieux froids (Stewart et al., 2010).

Durant les phases glaciaires, les espèces animales tempérées ont trouvé refuge dans les Balkans, la péninsule italique et la péninsule ibérique (Fig. 13) puis ont recolonisé l'Europe durant les phases tempérées (Taberlet et al., 1998 ; Hewitt, 2000). Les interactions entre les faunes et leurs milieux permettent d'appréhender et de décrire l'impact et la nature des variations climatiques à l'aide de différents outils.

2. La faune comme *proxy* pour la reconstitution des climats et des environnements.

Les interactions entre les mammifères et leurs environnements sont complexes. Elles impliquent des changements de diversité dans les associations (ou communautés) fauniques, et donc dans les biomasses accompagnées d'adaptations d'ordre morphologique et éthologiques traduisant des transformations paléoécologiques importantes à une échelle régionale (Royer, 2013).

Micro-, méso et macro-faunes sont utilisées pour les reconstitutions paléoenvironnementales et paléoclimatiques, bien que suivant les groupes de taille, elles ne permettent pas la

même résolution. Les grands mammifères sont capables de s'adapter à plusieurs biotopes et plusieurs types de climat (Poplin, 1979 ; Delpech, 1983 ; Van Kolfschoten, 1995) tandis que les petits mammifères sont assez spécialisés et peu migrateurs (Le Louarn et Quéré, 2003). Ainsi, la microfaune enregistre principalement des informations à l'échelle locale tandis que la macrofaune livre, des informations à l'échelle régionale. De même, la résolution (bio)chronologique n'est pas identique, en raison des taux de reproduction bien plus élevés chez les petits vertébrés qui réagissent de ce fait plus vite aux variations des milieux (Royer, 2013).

La plupart des méthodes (**Tabl. 1**) utilisées pour l'étude des faunes sont basées sur le principe de l'actualisme, fondé sur l'hypothèse que l'espèce fossile partage en partie les mêmes caractéristiques biologiques que son descendant actuel. Par exemple, les modes d'alimentation et l'éthologie des rhinocéros laineux sont souvent considérés comme étant proches de ceux du rhinocéros blanc d'Afrique (Guérin, 1980). Les études se basent sur plusieurs approches :

- Les exigences actuelles d'un taxon vis-à-vis de son milieu.
- Les réactions phénotypiques des espèces, avec par exemple, les variations de morphologie osseuse ou dentaire, ou bien encore les variations diachroniques de taille de certains animaux suivant les lois de Bergmann (1847) et de Cope (1886).
- Les distributions globales des communautés animales.
- Les indices de biodiversité génétique, spécifique ou écologique qui informent sur la diversité taxinomique et l'abondance relative de certaines espèces.
- La composition chimique des éléments constituant la matière osseuse ou dentaire telle que la composition isotopique, la présence d'éléments traces, ...
- Les traces laissées sur les dents et les os permettant de relier une forme à une fonction écologique.

Ces différentes approches permettent de préciser et détailler le climat et l'environnement contemporains d'une association fossile à échelle locale ou régionale. Les archives animales sont donc précieuses par leur fréquence. Elles peuvent s'avérer très précises suivant la région concernée.

Appellation des méthodes présentées dans les différentes publications	Objectif	Petite faune	Grande faune	Approche basée sur :	Analyse du fossile basée sur :	Description	Références
Catégorisation des milieux	Paléoenvironnement		x	Biotope	Fréquence	Espèces d'ongulés classées en trois groupes : milieu ouvert arctique, milieu ouvert non-arctique et milieu boisé.	Delpech <i>et al.</i> , 1983
Climatogramme	Caractérisation des grandes catégories climato-écologiques	x		Biotope	Fréquence	Analyses basées sur l'abondance relative exprimée en pourcentages sur différentes espèces qui sont classées dans huit catégories climato-écologiques, telles que les taxons de forêt tempérée, de bordure d'eau ou de steppe continentale.	Chaline, 1980 ; Marquet, 1989 ; Desclaux et Deleur, 1997
Ecodiagramme	Caractérisation du paléoenvironnement et des types paléoclimatiques	x		Biotope	Fréquence	Répartition des fréquences d'individus par espèces dans trois grandes catégories descriptives (climat, hygrométrie, végétation), sous-divisées ensuite en plusieurs sous-catégories (continental, tempéré ou chaud ; humide ou sec ; boisé ou découvert). Construction de 7 courbes, une par sous-catégorie.	Jeannot, 1981
Ecodiagramme en nombre d'individus ajusté	Données qualitatives caractérisant les biotopes	x		Biotope	Fréquence	Répartition de manière équilibrée des fréquences des individus de chaque espèce dans différents biotopes qu'elles peuvent fréquenter.	Mistrot et Vigne, 1996
Analyses multivariées	Caractérisation relative du climat et de l'environnement	x		Biotope	Fréquence	Caractérisation des différents stades climatiques en termes de température relative, d'humidité et de couvert végétal.	Marquet, 1989 ; Chaline <i>et al.</i> , 1995 ; Vigne et Valladas, 1996
Analyses multivariées	Caractérisation relative du climat et de l'environnement	x		Biotope	Présence	Comparaison statistique du spectre faunique fossile avec la diversité actuelle des régimes alimentaires des rapaces obtenus dans différentes régions, confrontée ensuite aux données climatiques via des stations météorologiques. Basée sur des pelotes actuelles de la chouette effraie récupérées dans toute la France.	Mistrot, 2001
Modèle de prédiction statistique	Caractérisation des grandes catégories des milieux	x		Biotope	Présence	Comparaison entre des assemblages actuels et fossiles basés sur des matrices de prédictions	Jousse et Escarguel, 2006
Ecologie quantitative	Estimation de paramètres climatiques	x		Aire de répartition	Fréquence	Basé sur le travail de Hokr (1951). Utilisation des aires de répartition géographiques des espèces et des limites de ces aires considérées comme les extrêmes climatiques tolérées par celles-ci. Modification de Chaline et Brochet (1989) : intégration des données européennes et pondération quantitative fondée sur le NMI pour minimiser les domaines climatiques des espèces rares.	Hokr, 1951 ; Chaline et Brochet, 1989
Ecologie quantitative	Estimation de paramètres climatiques		x	Aire de répartition	Fréquence	Basé sur le travail de Hokr (1951). Utilisation de la tolérance climatique, estimée en superposant les aires de répartition des espèces. Valeurs des paramètres climatiques obtenues par des stations météorologiques. Utilisé en considérant soit la présence/absence des espèces soit leurs fréquences obtenues par le nombre de restes ou le nombre d'individus	Atkinson <i>et al.</i> , 1987 ; Griggo, 1995 ; 1996
Ecologie quantitative	Estimation de paramètres climatiques	x		Aire de répartition	Présence	Elargissement de la méthode d'Hokr (1951) à l'ensemble de la petite faune (mammifères, amphibiens et reptiles) des sites du Pléistocène supérieur. Méthode basée sur la présence/absence des espèces.	Jeannot, 2010
Analyses multivariées discriminantes ou modèle bioclimatique	Reconstruction paléoclimatiques	x	x	Aire de répartition	Présence	Analyses multivariées discriminantes basées sur l'hypothèse de corrélations significatives entre le climat (<i>via</i> les zones climatiques définies selon Walter, 1970) et les communautés de mammifères. A partir de la présence des espèces, les analyses quantifient la probabilité d'appartenir aux différentes zones climatiques.	Hernandez Hernandez, 2001 ; 2006 ; Hernandez Hernandez et Palaeo-Campomanes, 2003
Cénogrammes	Caractérisation des grandes catégories des milieux	x	x	Structure des communautés	Présence	Permet de caractériser le type d'environnement (ouvert ou fermé) et les conditions climatiques (aride, humide), selon la distribution observée. En ordonnée, poids de chaque espèce de la communauté placés par ordre de taille décroissant en abscisse (excepté carnivores et chiroptères). Raisonnement à partir de la communauté que constituent les taxons sans se préoccuper des niches écologiques.	Valverde, 1964 ; Legendre, 1986 ; 1989
Histogrammes écologiques	Paléoenvironnement	x	x	Structure des communautés	Présence	Utilisation de 4 histogrammes (de systématique, des masses, des régimes alimentaires et des modes de locomotions). Cette méthode permet de situer des associations fossiles parmi de grandes communautés écologiques connues, avec leurs intermédiaires. Elle permet aussi de reconnaître les déséquilibres liés à la fouille.	Fleming, 1973 ; Andrews <i>et al.</i> , 1979 ; Faure et Guérin, 1983 ; Guérin, 1998
Fonction de transfert basée sur les richesses spécifiques de familles ou de genres	Estimation de paramètres climatiques	x	x	Richesse spécifique	Présence	Régression statistique entre paramètres climatiques et richesse spécifique des espèces. Ces analyses possèdent l'avantage de ne pas être influencées par les niches écologiques des espèces, leurs variations potentielles ou leurs non-connaissances.	Montuire, 1994 ; Montuire <i>et al.</i> , 1997 ; Legendre <i>et al.</i> , 2005 ; Hérán, 2006 ; Araujo <i>et al.</i> , 2008

Tableau 1 : Principales méthodes développées pour reconstituer les climats et les environnements utilisant les listes fauniques, *in* Royer, 2013.

3. La faune comme proxy chronostratigraphique : la biozotation

Les relations entre les étages géologiques et les assemblages fauniques sont observées depuis très longtemps (Serres (de), 1830 ; Reboul, 1933). Au XIXe siècle, A. Oppel (1856-1858) fonde le concept de zone pour les Ammonites jurassiques et définit ce terme comme étant une strate géologique dans laquelle on peut trouver une (ou plusieurs) espèce-guide, marqueur d'une période donnée. Depuis A. Oppel, la notion de biozone s'est enrichie d'autres types de zones (Hedberd, 1979) :

- Les zones de lignages : correspondant aux limites chronologiques d'un stade évolutif à l'intérieur d'une espèce.
- Les zones d'association : couches géologiques définies par la présence d'une association faunique caractéristique.

L'application de ces méthodes pour le Pléistocène s'est d'abord heurtée quelques difficultés (Rat, 1980), notamment l'absence de grands cycles de transgression/ régression à grande échelle géographique et l'importance des terrains fossilifères terrestres alors que la règle veut qu'une biozone soit définie dans un terrain fossilifère maritime. Une corrélation entre des stratigraphies marines et continentales devient donc nécessaire dans ces cas-là (Guérin, 2002).

La biozone est donc définie par une association faunique et des taxons caractéristiques. La tranche de temps correspondant s'appelle la chronozone. L'utilisation de ces outils est parfois complexe et de nombreux auteurs ont utilisé des biozones plutôt que des chronozones (Callomon et Donovan, 1971). Un nouveau type de zones plus synthétique a été créé : l'unité standard ou *standard zone* (Callomon, 1984). Les unités standards doivent obéir à plusieurs principes : le principe de contiguïté (sans lacune ni superposition entre les unités) et le principe de hiérarchie (les limites de rang doivent coïncider exactement avec celles de rang immédiatement inférieur).

P. Mein en 1975 a défini plusieurs zones pour le Néogène méditerranéen, mises à jour très régulièrement (Mein, 1989 ; Bruijn (de) et al., 1992 ; Mein, 2000), cette succession de *standard zones* à Mammifères se répartissent en dix huit unités. En 1980, Guérin propose de nouvelles *standard zones* pour le Quaternaire qui font suite à celles de Mein ; elles sont numérotées de 19 à 26 et peuvent être précédées du sigle MNQ (« Mammifères du Néogène et Quaternaire »). Les *standard zones* ont d'abord été définies pour l'Europe occidentale puis étendues à l'Europe orientale (Guérin et al., 1983), puis au Moyen-Orient (Tchernov et Guérin, 1986 ; Guérin et al., 1993). Chacune de ces zones répond à une triple définition (Guérin, 2002 ; Guérin, 2007) :

- Présence de formes caractéristiques de lignées évolutives,
- Présence d'associations caractéristiques de genres et d'espèces,
- Apparition de nouveaux taxons (genre et espèce).

La biochronologie, combinée à des datations radiométriques, est devenue un très bon outil de datation et permet de situer rapidement et de manière relative dans le temps des ensembles fauniques. Les sites du Pléistocène moyen sont rarement datés directement en raison de l'époque à laquelle ils ont été fouillés (les fouilles anciennes disposent rarement de dates radiométriques) ou du coût des datations et de l'applicabilité des méthodes de datations, et même

des questions de perturbations taphonomiques (plus courantes dans les sites anciens). La biochronologie reste le seul outil permettant de situer avec une certaine précision des assemblages ne disposant pas de dates directes comme c'est souvent le cas pour la période étudiée ici. D'où l'importance de bien caractériser les taxons et leur degré évolutif, replacés dans un cadre biogéographique précis.

4. Les groupes humains et les cultures : témoins des écosystèmes quaternaires.

La phylogénie des homininsés durant le Pléistocène moyen est encore relativement mal connue et sujette à débat. Pendant longtemps, les homininsés européens antérieurs au stade isotopique 5 étaient attribués aux groupes des « anténéandertaliens », « préandertaliens » ou « pré-sapiens » sans que ces entités taxonomiques soient bien définies (Hublin, 2007).

Les premières occupations humaines en Europe, rapportées à *Homo erectus* (ou *Homo erectus ergaster*, Asfaw et al., 2002) sont datées de 1,77 Ma à Dmanisi en Géorgie. Les preuves archéologiques de la présence humaine en Europe durant le Pléistocène inférieur sont néanmoins critiquées par des auteurs qui soulignent l'incertitude de certaines datations (Roebroeks et Kolfschoten, 1994). D'autres éléments squelettiques sont connus comme par exemple à Barranco León (Orce, Espagne, Turq et al., 1996) daté de 1,4 Ma (Toro-Moyano et al., 2013) ou à Sima del Elefante (Atapuerca, Espagne) datée entre 1,2-1,1 Ma (Carbonell et al., 2008).

La présence d'homininsés en Europe au début du Pléistocène semble avoir été sporadique et très connectée au continent africain (Roebroeks, 2001 ; Churchill, 2014). Jusqu'à 400 000 ans, les fossiles d'Afrique et d'Europe ont une grande similitude morphologique (Hublin, 2007), ce qui suggère de nombreux contacts entre les deux continents. Cette hypothèse est confortée par les données paléogénétiques : tout d'abord, la divergence entre la lignée des hommes modernes et des néandertaliens, c'est-à-dire le moment où ce dernier est isolé en Europe, est estimée autour de 600 000 ans sur l'ADN mitochondrial (Kriings et al., 1997 ; Serre et al., 2004). Ensuite, sur la base de l'analyse de l'ADN nucléaire, l'âge de la divergence des séquences génétiques a été estimé à 520 000 ans (Noonan et al., 2006) ou 370 000 ans (Green et al., 2006). Toutefois, l'intervalle de confiance de ces trois études est assez étendu.

A partir 400 000 ans, des différences morphologiques sont observées entre les homininsés

d'Afrique et d'Europe, différences qui s'affirment autour de 200 000 ans et annoncent les néandertaliens s.s. (Hublin, 2007). Il n'existe toutefois pas de consensus entre chercheurs à l'heure actuelle sur la classification des hominins du Pléistocène moyen d'Europe, certains les attribuant à *Homo heidelbergensis* et d'autres, déjà, à *Homo neandertalensis* (Arsuaga et al., 1997 ; Rightmire, 1998 ; 2001 ; Hublin et Roebroeks, 2009 ; Stringer, 2012). Une étude récente tend à renforcer la position de la seconde proposition : l'analyse de l'ADN nucléaire des hominins de la Sima de los Huesos datés de 430 000 ans montre une grande proximité entre ces derniers et les néandertaliens récents (Meyer et al., 2016).

Les « Prénéandertaliens » ont été les premiers hominidés à coloniser dès le Pléistocène moyen des territoires au-delà du 55ème parallèle nord (**Fig. 14**) et donc à s'adapter à des environnements plus froids. Les plus anciennes traces de peuplement retrouvées en Europe du Nord sont probablement celles de Happisburgh (Royaume-Uni) datées d'un interglaciaire entre 1 Ma et 0,78 Ma (Ashton et al., 2014). Néanmoins, on n'observe pratiquement jamais de peuplement humain continu au nord des Alpes au cours du Pléistocène moyen (Dennell et Roebroek, 1996). En effet, durant les périodes glaciaires, et le stade isotopique 6 en particulier, on ne retrouve quasiment plus de site au nord de l'Europe ; les hominins de ces régions semblent émigrer vers le Sud de l'Europe (Hublin, 1998), ou bien alors s'éteindre sans parvenir à atteindre ces zones ou n'arrivant pas à concurrencer les groupes déjà sur place (Hublin et Roebroeks, 2009). D'autres auteurs enfin soutiennent qu'à partir de 300 000 ans, morphologie néandertalienne était pleinement adaptée au froid, ce qui lui a permis de survivre aux conditions arctiques du Nord de l'Europe durant les phases glaciaires (Churchill, 2014).

Au Pléistocène moyen, les humains consommaient essentiellement de la viande (Ecker et al., 2013). La chasse était l'un des modes d'acquisition du gibier : la plupart du temps en Europe de l'Ouest, les Néandertaliens se sont concentrés principalement sur deux ou trois espèces et n'auraient varié leur alimentation qu'à partir de l'Eémien (Patou-Mathis, 2000). Au Pléistocène moyen, ils chassaient surtout les plus grosses espèces d'herbivores : les bovidés, les équidés, et de temps en temps, les rhinocéros et les proboscidiens (Villa et Lenoir, 2009).

Dans certains gisements, on constate la surreprésentation d'un taxon traduisant un choix de proie extrêmement précis (Gaudzinski-Windheuser et Kindler, 2012). Très souvent, les grands bovidés sont les cibles de ces chasses mono-spécifiques comme à La Borde (Jaubert et



Figure 14 : Répartition des sites ayant livré des fossiles de pré-néandertaliens (triangles) et de néandertaliens anciens (carré). La zone grise figure leur répartition maximum supposée (Seranagli et Bolus, 2008).

al., 1990) ou à Coudoulous I (Brugal et Jaubert, 2006 ; Jaubert et al., 2005) ; dans d'autres sites, ce sont les chevaux comme à Payre (Daujeard, 2008 ; Ecker et al., 2013) ou La Micoque (Langlois, 2004).

En plus de la pratique de la chasse, les « pré-Néandertaliens » ont pu pratiquer un charognage plus ou moins opportuniste. En effet on retrouve des pièces lithiques éparses dans des gisements essentiellement paléontologiques comme les grottes-repaires, les avens-pièges et les sites de piégeages en plein-air. Cela pourrait traduire un comportement méthodique de récupération nécessitant une bonne connaissance des environnements de la part des êtres humains (Brugal et Jaubert, 1991). Ils faisaient partie de la guilde des grands prédateurs et avaient une réelle interaction sur les populations de grands herbivores. Des traces discrètes de leurs activités sont présentes même dans les gisements qu'ils n'ont quasiment pas occupé, témoignant d'une compréhension et d'une certaine gestion de leur territoire (Brugal et Jaubert, 1991 ; Hérrison,

2012).

L'alternance des phases glaciaires et interglaciaires et les pressions environnementales ont eu néanmoins un impact important sur les populations humaines (Hublin, 1998 ; Hublin et Roebroeks, 2009). La reconstitution à des échelles locale et régionale des paramètres climatiques et environnementaux ainsi que la compréhension des impacts de ces derniers sur des populations de grands herbivores, leurs proies de prédilection à ces époques, semblent nécessaires pour mieux comprendre les adaptations et les comportements humains.

IV. Conclusion

Notre recherche se focalise sur une période de temps particulière, à la transition entre Pléistocène moyen et Pléistocène supérieur (MIS 10 à 5) abordée par l'étude des lignées de grands herbivores : bovinés, équidés et rhinocerotidés. Cette période est témoin d'importantes variations climatiques et environnementales. Les êtres vivants, animaux et végétaux, se sont régulièrement adaptés à ces changements et ont été affectés de manière très diverse dans la composition des communautés comme pour le gabarit et l'alimentation des individus.

L'étude morphométrique et éthologique des espèces de deux zones géographiques distinctes en termes de climat et d'environnement, le Sud-Est et le Sud-Ouest de la France, apporte de nouvelles données sur les adaptations de ces derniers en particulier :

- Les adaptations morphologiques provoquant d'éventuelles différences d'ordre spécifique,
- Les variations en terme d'alimentation entre les différentes espèces voire entre les différents individus d'un même taxon.

Parmi les taxons présents à la fois dans le Sud-Est et dans le Sud-Ouest, nous avons sélectionné cinq genres : *Coelodonta*, *Stephanorhinus*, *Equus*, *Bos* et *Bison*. En effet, ces taxons sont souvent assez bien représentés dans les sites paléontologiques et archéologiques. La description et la compréhension de leurs modes d'adaptation tant morphologiques que comportementaux (à travers leur alimentation) permettent, tout d'abord, de préciser la position chronologique de certains assemblages majeurs dans l'étude du Pléistocène moyen. Ensuite, avec l'analyse de l'usure dentaire (micro- et méso-) et l'étude des adaptations anatomiques des grands herbivores, nous décrivons les environnements et des climats locaux autour des sites archéo-paléontolo-

gique au moment de l'accumulation.

Ainsi, l'apport de nouvelles données paléontologiques et environnementales sur le Sud de la France à la fin du Pléistocène moyen et au début du Pléistocène supérieur sur la base de taxons très souvent représentés permet d'informer sur l'évolution locale des écosystèmes quaternaires dont ont fait partie les hommes de Neandertal. La fréquence des taxons assure, de plus, la reproductibilité des méthodes d'analyse utilisées et des résultats sur une très large majorité de sites archéologiques et paléontologiques.

**Chapitre II : Phylogénie et éco-éthologie
des *Equus*, *Bos*, *Bison*, *Coelodonta* et
Stephanorhinus.**

Notre étude se base sur l'étude de cinq genres de grands mammifères herbivores : *Bos*, *Bison*, *Equus*, *Stephanorhinus* et *Coelodonta*. Ces taxons sont assez bien représentés dans les archives fossiles de la fin du Pléistocène moyen et du début du Pléistocène supérieur dans le Sud-Est et le Sud-Ouest de la France. L'analyse de leurs adaptations morphométriques et les variations de leurs habitudes alimentaires au cours du temps informent à la fois sur leurs stratégies adaptatives mais aussi sur les changements climatiques. De nombreux travaux concernent ces taxons tant d'un point de vue paléontologique qu'éthologique. La synthèse bibliographique de ces derniers est nécessaire pour appréhender les problématiques particulières de chacun des taxons concernés.

I. Les genres *Bos* et *Bison*.

Au Quaternaire, les grands bovidés sont représentés par plusieurs genres en Europe. Au Pléistocène inférieur, on connaît notamment *Leptobos*, Rüttimeyer 1877 et *Eobison*, Flerow 1979. Les genres *Bos*, Linné 1758 et *Bison*, Hamilton-Smith 1827 leurs succéderont au Pléistocène moyen et supérieur jusqu'à l'Holocène. D'autres genres sont moins fréquents en Europe comme *Bubalus*, Hamilton-Smith 1827 ou *Hemibos*, Rüttimeyer 1877 (Guérin et Patou-Mathis, 1996).

L'histoire phylogénétique des *Bovini*, Gray (1821) est relativement courte puisque la mise en place des différents groupes et lignées commence vers la fin du Pliocène. Selon Brugal (1999), cette proximité chronologique entraîne une homogénéité biologique, génétique et morphologique. L'hybridation est possible entre les genres *Bos* et *Bison* : la fertilité des descendantes femelles n'est pas garantie, les descendants mâles sont tous stériles (Brugal, 1983). Quelques cas de croisements entre des bovins domestiques et des bisons européens, appelés *zubron*, ont été documentés en Pologne. De même, aux Etats-Unis, depuis les années 1960, des éleveurs ont créé une nouvelle race issue du croisement entre *Bos taurus* européen et *Bison bison* nord-américain, le *beefalo*, dans le but d'obtenir des bovins domestiques plus résistants (Hedrick, 2009).

Ainsi plusieurs auteurs défendent la thèse d'un seul genre : *Bos* qui intégrerait *Bison* comme sous-genre (Gentry, 1978 ; Groves, 1981 ; Brugal, 1983). Si cette proposition a un certain sens génétique (Hassanin et Douzery, 1999), il reste cependant plus raisonnable, voire pratique, de conserver un niveau générique à ces formes (Brugal, comm. pers.) : les différences morphologiques, notamment du crâne, apparaissant suffisamment distinctives pour justifier cette

position que nous adopterons dans notre étude. Par ailleurs, la grande homogénéité morphométrique des dents et du squelette postcrânien entre *Bos* et *Bison*, accompagnée souvent de la fragmentation des matériaux fossiles, rend leur détermination très délicate. Beaucoup d'auteurs se contentent de signaler la présence de « bovinés », sans plus de précision taxinomique, dans leur site. Cette situation rend l'étude des spécificités biologique et écologique difficile et limite nos connaissances sur l'histoire phylétique de ces deux genres.

1. Phylogénie et histoire évolutive des genres *Bos* et *Bison*.

a) Le genre *Bos*.

L'aurochs, *Bos primigenius*, (**Fig.15**) fait partie des taxons qui ont résisté aux changements climatiques de la fin du Pléistocène et qui ont perduré à l'Holocène. Il a été très régulièrement décrit dans la littérature où sa très grande taille était bien souvent mise en avant. Ainsi, dans leurs écrits respectifs Jules César (-53 av. J.-C. ; César, Livre VI, XXVIII, trad. Rat, 1964) et Abu Hamid al Andaluzi al-Gharnâtî (XII^{ème} siècle ap. J.-C. ; Abû Hâmid al-Gharnâtî, 2006) les comparent à l'éléphant. Au XIII^{ème} siècle Thomas de Cantimpré (édition de 1973) décrit un animal de taille plus réaliste : légèrement plus petit que le bison mais plus rapide (Vuure, 2005). Plusieurs auteurs ont utilisé des coefficients pour estimer la taille de ces animaux, coefficients souvent basés sur des bœufs domestiques (Boessneck, 1957 ; Matolcsi, 1970 ; Massaud, 1984). A l'Holocène, la taille (hauteur au garrot) des aurochs est estimée à 1,60-1,80 mètre pour les mâles et environ 1,50 mètre pour les femelles. Au Pléistocène et en particulier pendant les périodes glaciaires, l'animal était bien plus grand et dépassait en moyenne ces hauteurs de dix centimètres, les plus grands individus mâles pouvant approcher 2 mètre (Auguste, 1995 ; Vuure, 2005).



Figure 15 : Reconstitution d'un aurochs (dessin numérique; avec l'aurorisation de phan-tom.deviantart.com)

La masse devait elle aussi être importante et les plus grands spécimens sont estimés pesant entre 1000 et 1500 kg (Martinez-Navarro et al., 2007), ce qui paraît cependant un peu exagéré (Brugal, comm.pers.). L'encornure forme un profil très particulier en forme de lyre, très marquée chez la femelle alors que les mâles présentent une courbure vers l'avant plus accentuée (Vuure, 2005).

L'origine de *Bos primigenius* est très mal connue ; certains auteurs pensent qu'ils descendent de *Bos acutifrons*, Lydekker 1898 et de *Bos planifrons*, Lydekker, 1898 des Siwaliks, région montagneuse du Nord de l'Inde (Brugal 1983 ; Vuure, 2005). D'autres auteurs suggèrent plutôt une origine africaine avec des formes proches du genre *Pelorovis*, Reck 1928 (fin Pliocène, Martinez-Navarro et al., 2007). Récemment, un taxon cumulant des caractéristiques de *Pelorovis* et de *B. primigenius* a été identifié : *Bos buiaensis*, découvert en Erythrée (Martinez-Navarro et al., 2010), et les premiers vrais *Bos primigenius* apparaîtraient entre 0,6 et 0,8 Ma en Ethiopie (Geraards et al., 2004 ; Martinez-Navarro et al., 2010). Les restes les plus anciens à ce jour ont été retrouvés à Wadi Sarrat (Le Kef, Nord-Est de la Tunisie) datés de 0,7 Ma (Martinez-Navarro et al., 2014). En Europe, sa première apparition connue date de 0,5-0,6 Ma en Italie à Venosa-Notarchirico (Martinez-Navarro et al., 2007). Le genre *Bos* serait donc apparu et aurait évolué en

Afrique (Fig. 16) avant de se répandre en Eurasie à plusieurs moments distincts du Pléistocène.

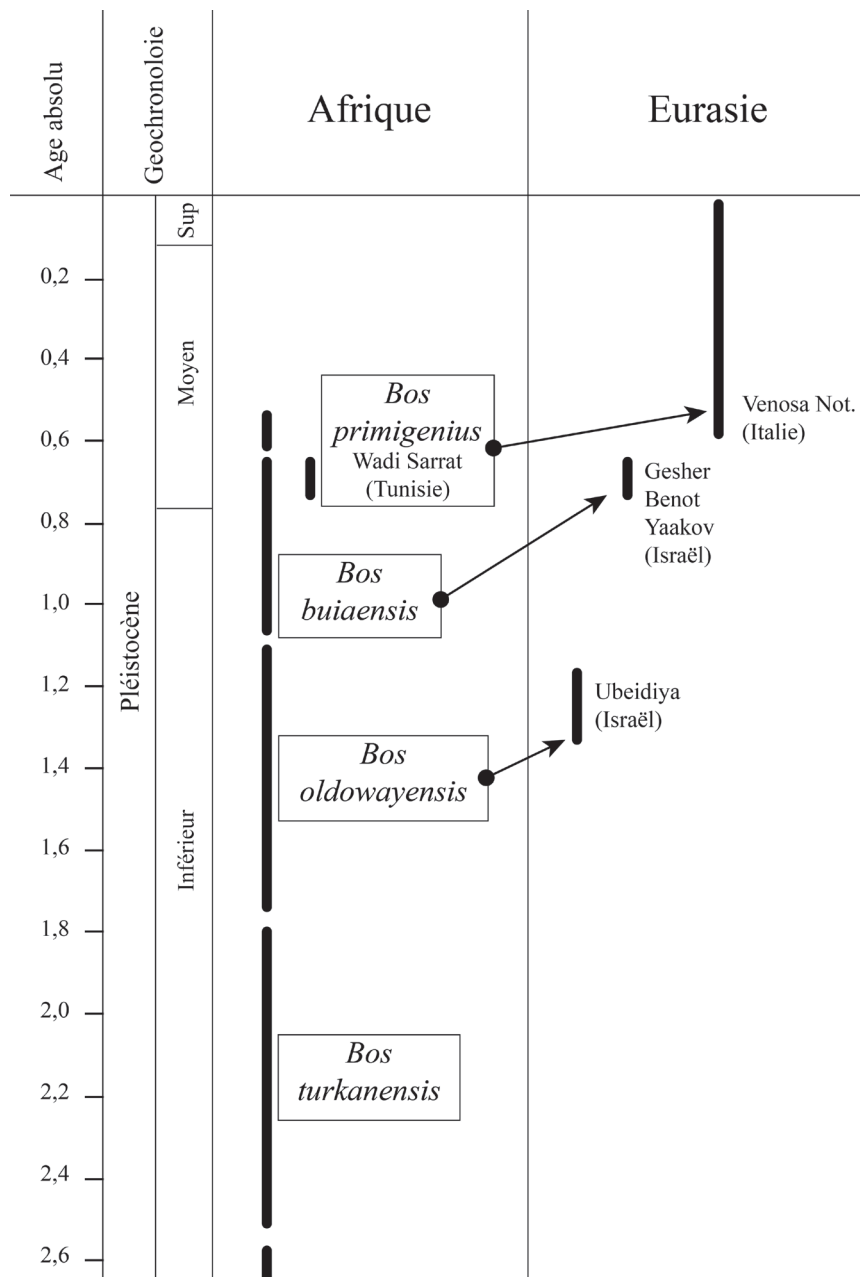


Figure 16 : Phylogénie des aurochs durant le Pléistocène en Afrique et en Eurasie, d'après Martinez-Navarro, 2010, modifiée.

Ce taxon disparaît très récemment d'Europe ; les derniers aurochs auraient été tués en 1627 en Pologne (Brugal, 1983 ; Auguste 1995 ; Vuure 2005) et en 1628 en Lituanie (Guerin et Patou-Mathis, 1996). Il est l'ancêtre du bœuf domestique actuel (*Bos taurus*), avec des indices de gestion dès le neuvième millénaire BC dans le Croissant Fertile (Arbuckle et al., 2016).

b) *Le genre Bison*

Le genre *Bison* est actuellement représenté par deux espèces, le bison américain (*B. bison*, Linné 1758) et le bison européen (*B. bonasus*, Linné 1758). La forme européenne est plus grande et élancée tandis que la forme américaine est plus massive. Chez *B. bonasus*, les mâles peuvent atteindre 1,80 mètre au garrot pour environ 700 kg, et parfois atteindre la tonne. Les femelles mesurent environ 1,60 mètre pour une masse de 450 kg (Krasinska et Krasinski, 2002). Chez *B. bison*, la taille moyenne des mâles oscillent entre 1,70 et 1,80 mètre pour un poids d'environ 600-900 kg (COSEPAC, 2004). Leur encornure montre une simple courbure dirigée vers l'extérieur et le haut du crâne.

La lignée des bisons pourrait être apparue en Asie méridionale et centrale et être issue de plusieurs espèces du Pléistocène inférieur (Kahlke, 1999 ; 2014 ; Masini et al., 2013) : *Dmanisibos georgicus* Burchak-Abramovich et Vekua, 1992, *Bison tamanensis* Vereshchagin, 1959 ou *Bison degiulii* Masini, 1988. Les premiers vrais bisons (ou bison s.s.) apparaissent en Europe sous la forme *B. schoetensacki* Freudenberg 1910, (Brugal, 1984). Parfois assimilé à un milieu forestier, il est présent dans des gisements du début du Pléistocène moyen (en France à Durfort ou au Vallonnet) et fréquent jusqu'au début du Pléistocène moyen (Isernia-la-Pineta en Italie, ou Mosbach, Süssenborn, et Mauer en Allemagne).



Figure 17 : dessin du *Bison priscus* d'Altamira, source : Wikicommons

B. priscus, Bojanus, 1827 (aussi appelé bison des steppes) représente la forme typique de la fin du Pléistocène moyen et du Pléistocène supérieur européen. Il aurait immigré d'Asie vers le milieu du Pléistocène moyen (Brugal, 1992) et aurait remplacé *B. schoetensacki*. Il s'agit d'un animal de grande taille (Fig.17), pouvant atteindre deux mètres au garrot et dépassant facilement la tonne. Ses cornes, bien plus longues que les bisons actuels, peuvent atteindre une envergure d'1,20 mètre (Kurtén, 2007). Une diminution de la taille dans la lignée s'observe depuis le Pléistocène moyen jusqu'à la fin du Pléistocène supérieur (Brugal, 1999) avec trois chrono-sous-espèces : *B. priscus priscus*, *B. priscus mediator* et *B. priscus minor*. De plus, chaque sous-espèce présente au moins deux écotypes de tailles différentes, en fonction du milieu (ouvert ou fermé), de l'altitude, du climat, ... Cependant, ce schéma est certainement plus complexe et les variations de taille au cours du Pléistocène chez *Bison* semblent révéler des processus de migrations et d'individualisation de sous-populations, d'hybridation voire de « *bootleneck* », concomitant avec la spéciation menant au bison européen (Massilani et al., 2016).

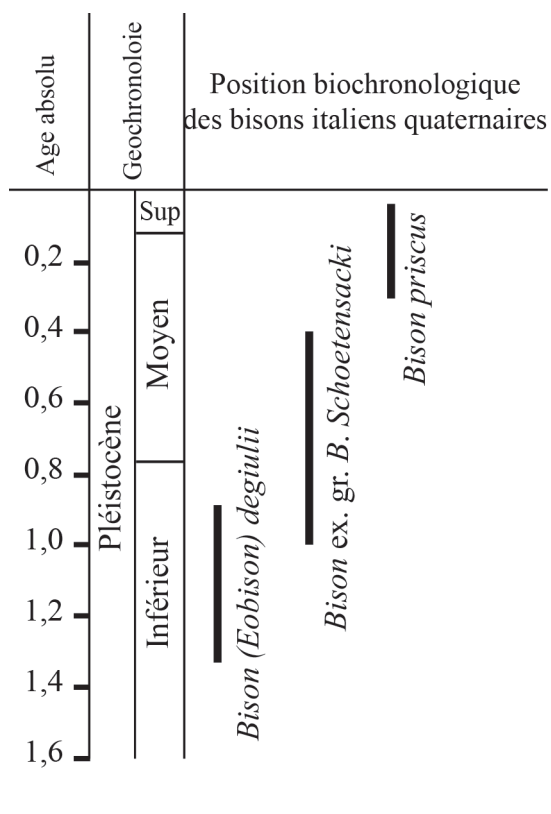


Figure 18 : Position biochronologique de la lignée des bisons en Italie (d'après Masini et al., 2013, modifiée)

La succession des grands bovinés est assez bien connue en Italie (Fig. 18) où le genre *Eobison* cède sa place à *Bison schoetensacki* puis à *Bison priscus* (Masini et al., 2013). La répartition chronologique de la lignée des bisons est encore assez mal connue dans le reste de l'Europe et notamment le moment de transition vers le milieu du Pléistocène moyen entre *Bison schoetensacki* et *Bison priscus*.

Cette espèce semble s'éteindre ou quitter l'Europe occidentale à la fin du Pléistocène. L'origine de l'espèce actuelle de bison européen, *B. bonasus* reste sujette à débat : elle pourrait être une espèce-sœur séparée depuis 120 000 ans des *B. schoetensacki* qui auraient perduré jusqu'au Pléistocène supérieur (Guérin et Patou-Mathis, 1996 ; Palacio et al., 2017) ; elle pourrait être issue d'une hybridation entre *B. priscus* et *B. primigenius* avant

120 000 ans (Soubrier et al., 2016) ; elle pourrait également correspondre à une spéciation du Sud du Caucase à partir de *B. priscus* et apparaître, il y a environ 36 000 ans (Massilani et al., 2016).

2. Données sur l'éthologie et l'écologie de *Bos* et *Bison*.

Les différences de milieux et d'environnements climatiques ont un impact majeur sur les modes alimentaires ou les structures sociales des bovinés (Brugal, 1983). Cependant les cycles de reproduction semblent proches (Brugal, 1999) tout comme la longévité et les dates d'éruption dentaire (Brugal et David, 1993).

a) *Bos primigenius* en Europe.

Les aurochs ont complètement disparu d'Europe à l'époque moderne et il est difficile de bien apprécier leurs préférences environnementales, et la comparaison avec les formes dérivées, domestiques, reste limitée. Ils semblent que les derniers représentants sauvages se soient réfugiés dans les forêts de l'Europe centrale poussés par la pression humaine.

Sa présence dans certains sites archéologiques ou paléontologiques suggère que l'espèce se rencontrait dans des prairies au couvert forestier plus ou moins marqué (Magniez, 2010). L'aurochs est une forme d'écotone, habitant les clairières et paissant dans les zones de plaines, à caractère nettement tempéré, légèrement frais et humide (Brugal, 1983) et on ne le trouve pas dans des milieux froids et arides. Il est probable que ces habitudes étaient plutôt sédentaires : il devait rester dans une même région sans effectuer les longues migrations saisonnières des bisons (Kurtén, 2007). L'aurochs est donc un taxon plus adapté aux conditions tempérées et il est ainsi plus fréquent dans le Sud de l'Europe, un peu plus au Nord durant les phases interglaciaires. Son habitat de prédilection devait être la forêt clairsemée ou les pâturages ouverts à la lisière de bois (Griggo, 1995 ; Kurtén, 2007).

Comme pour *B. priscus*, il est difficile de se faire une idée de la densité des populations de *B. primigenius*. Dans la forêt de Jaktorow, en Pologne, la densité de la dernière population vivante recensée était de 0,2 individu/km² (Vuure, 2005). Or cette population, déjà sur le déclin, était probablement hors de son milieu d'origine. La comparaison est donc certainement limitée.

La répartition géographique de l'aurochs est bien connue à l'Holocène grâce aux textes

historiques mais aussi aux restes retrouvés dans les sites archéologiques. Les restes fossiles permettent de retracer sa distribution durant le Pléistocène ; sans les contraintes humaines, celle-ci devait être plus étendue qu'à la période historique (Vuure, 2005) (**Fig. 19**). La distribution de l'aurochs s'étendait depuis l'Europe occidentale jusqu'au Moyen-Orient et une partie de l'Asie (Chine et Inde) à l'Est, de la Scandinavie à l'Afrique du Nord (Brugal, 1983 ; Vuure, 2005). Elle n'a néanmoins jamais dépassé le 60° de latitude nord en Eurasie (Brugal, 1999). L'étendue de cette répartition est régulée en fonction des variations climatiques : durant les périodes glaciaires, les aurochs se sont réfugiés dans les régions du Sud tandis que durant les interglaciaires, ils ont pu coloniser à nouveau les espaces septentrionaux.



Figure 19 : Estimation de la distribution maximum de l'aurochs durant le Pléistocène (zone grise et hachurée) et durant l'Holocène (zone grise), d'après Vuure, 2005

En terme de préférences alimentaires l'espèce est encore une fois mal connue en raison de l'absence d'analogues actuels bien que la plupart des représentants actuels du genre *Bos* aient une alimentation de type paisseur (Leslie et Schaller, 2009). Des études basées sur la méso-usure dentaire menées sur des aurochs néolithiques danois ont montré que ces derniers avaient une alimentation de type paisseur tournée vers les graminées (Schulz et Kaiser, 2007). Néanmoins, ces animaux étaient déjà en compétition avec l'humain qui introduisait du bétail domestique (Noe-Nygaard et al., 2005) et étaient donc sans doute déjà repoussés en dehors de leur biotope

préférentiel. Les études de micro- et de méso-usure dentaires sur les aurochs pléistocènes de Brown Bank suggèrent quant à elles que *Bos primigenius* a eu une alimentation de type brouteur tournée vers les plantes tendres et peu abrasives (Rivals et al., 2010). Ces exemples illustrent une grande plasticité écologique chez ce taxon. L'analyse de sa seule présence ne permet donc pas de déduction paléoenvironnementale fiable.

Contrairement au bison, au Pléistocène moyen l'aurochs ne connaît pas une diminution graduelle de taille. Celle-ci change au cours du temps et dans l'espace, soumise aux variations climatiques et environnementales (Brugal, 1999). Selon la Loi de Bergmann, les plus grands animaux ont un plus petit rapport entre surface et volume du corps que les autres. Ils irradient donc moins de chaleur corporelle et résistent mieux au froid (Bergmann, 1847). Au tout début du Pléistocène moyen néanmoins, notamment dans le gisement de Wadi Sarrat (Tunisie), les aurochs étaient de très grande taille indépendamment du climat. Ils auraient hérité ce trait anatomique de leurs énormes ancêtres : *Bos buiaensis* (Martinez-Navarro et al., 2014).

b) *Bison priscus* en Europe.

Par plusieurs aspects morphologiques, le *Bison priscus* est proche du bison américain, à savoir une forme assez lourde et massive, de longues cornes, des membres courts et des apophyses épineuses plus longues liées à la forte musculature de la partie antérieure (Reshetov, 1974). Le port de la tête de *B. priscus* était plus proche de celui de *B. bonasus* (Brugal, 1983), c'est-à-dire plus haut. Cette morphologie traduirait un moindre degré de spécialisation dans l'acquisition de son alimentation que chez *B. bison* dont le port de tête bas est celui d'un paisseur (Geist, 1971). Comme les bisons américains, les bisons des steppes devaient donc occuper des étendues plutôt ouvertes de plaines ou de « steppe à mammoths » pléistocène tout en étant plus ubiquistes que *Bison bison*. Malgré leur grande proximité morphologique, l'alimentation des *Bison priscus* semble assez différente des *Bison bison* actuels : leur régime alimentaire était plus varié et comparable à celui de bisons de régions plus forestières (COSEPAC, 2004 ; Rivals et al., 2007). En fonction des régions et de la saison, certains bisons présenteraient un comportement alimentaire mixte, voire de type brouteur. Comme les aurochs, ces animaux sont capables d'une grande plasticité dans leur comportement alimentaire (Rivals et al., 2009a).

Le comportement social des animaux fossiles est très difficile à appréhender et passe surtout par des études actualistes. Dans le cas du *Bison priscus*, on le compare surtout au bison américain notamment en raison de leurs ressemblances morphologiques. Ainsi, sauf cas particulier, chez les bisons américains les deux sexes vivent séparés au cours de l'année pour se retrouver au moment du rut (fin de l'été-début de l'automne). Au cours de l'année, les femelles et leurs veaux forment des groupes (*nursery group*), les mâles vivent en solitaire ou en petits groupes (*bachelor group* s'il s'agit d'un groupe de jeunes mâles). Les groupes sont fortement hiérarchisés en fonction de l'âge et de la taille chez les mâles, uniquement de l'âge pour les femelles. Le vêlage a lieu entre avril et juin, mais peut se prolonger sur toute l'année en fonction des populations, des habitats ou du climat (COSEPAC, 2004). Les bisons migrent deux fois dans l'année à la recherche de nouveaux pâturages, pendant le printemps et pendant l'hiver. L'ampleur de ces déplacements dépend fortement de leur habitat (plaines ou forêt) (COSEPAC, 2004).

Le bison des steppes a une aire de répartition très importante (**Fig. 20**), bien plus étendue que celle de *Bos*. Il est connu dans toute l'Europe occidentale (à l'exception de l'Irlande, l'Ecosse, la Scandinavie du Nord et le Portugal, Cardoso 1993) et jusqu'à l'Asie orientale, y compris le Japon (Kahlke, 1994). Il a également traversé le détroit de Béring (à l'inverse de *Bos primigenius*) et s'est répandu en Amérique du Nord jusqu'au Mexique, où il représente une lignée évolutive distincte des lignées eurasiatiques.

La densité des populations de bisons au Pléistocène est difficile à appréhender. Par comparaison, les bisons habitant les milieux ouverts d'Amérique du Nord peuvent compter jusqu'à 10 individus/km². Les bisons des forêts d'Europe, en voie d'extinction, n'atteignent qu'un individu/km² (Vuure, 2005).

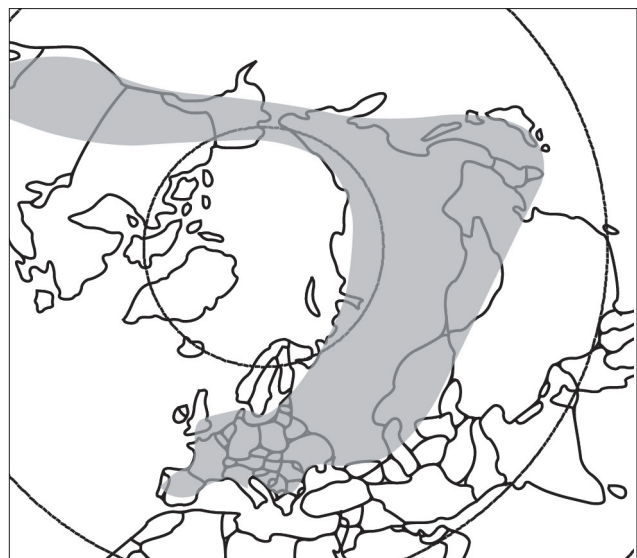


Figure 20 : Répartition maximale du *Bison priscus* selon Guthrie, 1990 ; Cardoso, 1993 ; Kahlke, 1994

II. Le genre *Equus*



Figure 21 : Tarpans du Bugey de souche polonaise (source : arthen-tarpan.fr)

La nomenclature des espèces, établie et publiée par Linné en 1758 permet de désigner et de classer le vivant. La dénomination des taxons permet de les situer biologiquement les uns par rapport aux autres. Il est donc nécessaire de nommer une espèce sur la base d'un argumentaire solide. La nomenclature concernant les chevaux sauvages et domestiques a récemment changé. En effet, Gentry et al. (1996) ont proposé à la Commission internationale de nomenclature zoologique de nommer les taxons en fonction de la première description basée sur des animaux sauvages et non sur leurs descendants domestiques. Linné (1758) avait décrit les chevaux à partir d'animaux domestiques et nommé ces derniers *Equus caballus*, tandis que les premiers chevaux sauvages décrits ont été les tarpans (**Fig. 21**), *Equus ferus* par Boddaert en 1784. En 2003, la Commission internationale de nomenclature zoologique s'est prononcée en faveur de cette proposition, ainsi la dénomination actuelle des chevaux domestiques est dorénavant *Equus ferus caballus*. A partir de cette décision, des paléontologues (comme Van Asperen, 2010) ont choisi de désigner les espèces fossiles depuis 500 000 ans sous l'appellation d'*Equus ferus* en raison de l'importante proximité morphologique entre ces derniers et les chevaux actuels (l'holotype d'*Equus ferus* étant pour sa part assez différent : Eisenmann et Mashkour, 2005). Pourtant, de nombreuses espèces fossiles ont été décrites en Amérique du Nord et en Eurasie (Prat, 1968 ; Guadelli, 1987 ; Eisenmann, 1991 ; Azzaroli, 1998 ; Pichardo, 2006). La plupart de ces espèces sont circonscrites dans le temps et dans l'espace étant donné que de nombreux caractères morphométriques s'expriment en fonction des conditions climatiques et des caractéristiques du

milieu (Van Asperen, 2010 ; Eisenmann, 1998). Les espèces fossiles de chevaux ont donc une signification bio-chronologique bien que leur place exacte dans la lignée des chevaux actuels reste incertaine (Einsele, 1998 ; 2006). Nous prendrons le parti dans ce travail d'utiliser la dénomination *caballus* plutôt que *ferus* qui permet de qualifier efficacement les formes caballines par opposition aux formes sténoniennes.

1. Histoire évolutive du genre *Equus*

Parmi les chevaux monodactyles, on peut différencier deux groupes morpho-chronologiques : les chevaux de type sténonien et les chevaux de type caballin. Les premiers sont caractérisés par un squelette plus « archaïque » (ex : ulna moins atrophié, rapport de longueur plus faible entre métatarsien et métacarpien, ...) alors que l'anatomie des seconds est comparable aux chevaux modernes.

Les chevaux sténoniens sont les plus anciens et seraient apparus en Amérique du Nord vers 3,4 millions d'années sous la forme *Equus simplicidens* Cope, 1892. Ils atteignent l'Asie vers 2,5 Ma (Lindsay et al., 1980 ; Azzaroli et Napoleone, 1982). L'arrivée de ces chevaux, connus sous la forme *Equus stenonis* Cocchi 1867 en Europe de l'ouest est concomitante ou légèrement antérieure (Lindsay et al., 1980 ; Alberti, 1987 ; Azzaroli et al., 1988). Ils connurent leur apogée durant le Villafranchien (Athanassiou, 2001) et disparurent au début du Pléistocène moyen (Lister et al., 2010). *Equus hydruntinus* Regalia, 1904, un petit équidé qui aurait perduré jusqu'à l'Holocène (Spassov et Iliev, 2002 ; Haimovici et Balasescu, 2006 ; Wilms 1989 ; Mashkour, 2002 ; Antunes, 2006), a longtemps été considéré comme le dernier représentant de ce groupe (Gromova, 1949 ; Forsten, 1986, 1990, 1999a ; Forsten et Ziegler, 1995). Plus récemment, l'étude de deux crânes du site de Kabazi II (MIS 3, Crimée) le rapprocherait plutôt des hémiones (Burke et al., 2003), ce que confirmeraient des études génétiques sur des séquences mitochondriales (Orlando et al., 2006).

L'apparition des chevaux caballins est encore sujette à débat : certains auteurs émettent l'hypothèse d'un cheval européen issu d'une grande forme attribuée ni au caballin ni au sténonien de la lignée *Equus bressanus* Viret, 1954-*Equus sussenbornensis* Wüst, 1901 (Gromova,

1949 ; Prat, 1968 ; Alberdi et Ruiz-Bustos, 1989). D'autres proposent une origine nord-américaine (Azzaroli, 1990 ; 1995) ou asiatique (dans la région du détroit de Béring, au Nord-Est de la Mongolie) (Eisenmann, 2010). Le cheval de morphologie caballine le plus ancien à ce jour est *Equus scotti* Gidley 1900, en Amérique du Nord, daté de 0,9 Ma (Azzaroli, 1982 ; Caloi, 1997) mais peut être encore plus ancien, entre 2,5 et 1,8 Ma selon A. Forsten (1988). Il est présent en Europe aux alentours de 0,5 Ma sous la forme *Equus mosbachensis*, Reichenau, 1915 (Eisenmann, 2006), du gisement éponyme de Mosbach (Allemagne). Un cheval caballin est connu à Vallparadis (Espagne), et daté du début du Pléistocène moyen (env. 0,7 Ma), mais l'étude de ses restes ne permet pas de conclure avec certitude sur son appartenance taxinomique (Aurell-Garrido et al., 2010 ; Madurell-Malapeira et al., 2010).

Les chevaux sténoniens et caballins ont coexisté pendant des milliers d'années en occupant des habitats différents. Leurs distributions géographiques sont différentes au cours du temps : au début Pléistocène moyen, les sténoniens sont présents dans toute l'Eurasie (Musil, 1971 ; Vekua, 1962 ; Fortsen, 1986) alors que les caballins en sont quasi absents. Par la suite, ces derniers remplacent totalement les sténoniens. Ce changement semble relativement brusque, très probablement provoqué par les bouleversements climatiques de cette période (Forsten, 1988 ; Forsten et Ziegler, 1995 ; Lister et al., 2010).

Les populations équines (caballine et sténonienne) ont vu leurs effectifs fortement fluctuer au cours du Quaternaire. L'importance des variations climatiques et environnementales a eu un impact déterminant sur les effectifs des populations de chevaux avant le Pléistocène moyen (Orlando et al., 2013).

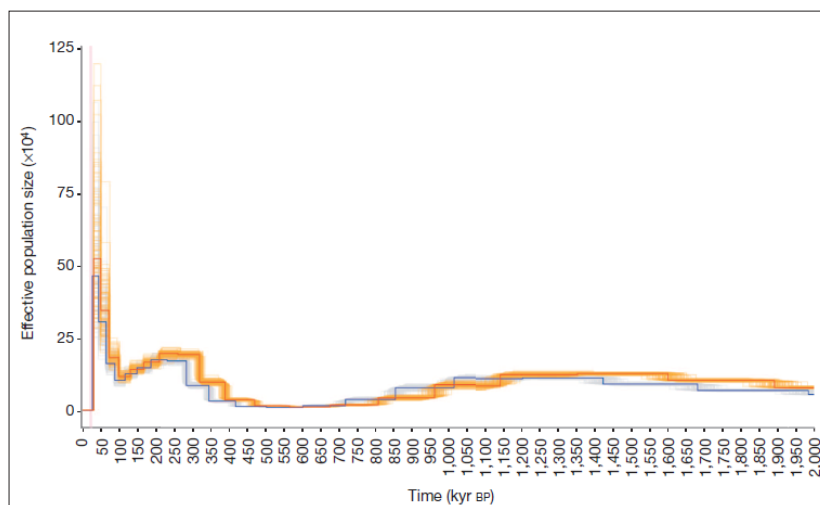


Figure 22 : Figure 8 : Démographie des chevaux au cours des deux derniers millions d'années. En rouge : ancêtre commun le plus récent âgé de 4,5 Ma ; en bleu : ancêtre commun le plus récent âgé de 4 Ma. Renouvellement générationnel supposé de 8 ans, *in* Orlando et al., 2013.

La transition entre Pléistocène inférieur et moyen voit donc le remplacement des chevaux sténoniens par les chevaux caballins et correspond à un moment de forte baisse démographique (Fig. 22). A la fin du Pléistocène moyen et durant le Pléistocène supérieur, la densité de population augmente beaucoup malgré les variations climatiques. Les dilatations et contractions des effectifs de chevaux ont pu provoquer l'isolement de populations dans certaines zones géographiques et augmenter l'hétérogénéité morphologique des équidés. A la fin du Pléistocène et au début de l'Holocène, l'effectif des populations de chevaux s'écroule, concomitante d'un développement exponentiel des activités humaines (Azzaroli, 1992).

Les caballins ont persisté en Eurasie jusqu'aux périodes actuelles sous les formes *Equus ferus przewalskii*, Poliakov, 1881, cheval de petite taille présent en Mongolie, et *Equus ferus ferus*, Boddaert, 1784, un équidé européen connu sous le nom de tarpan (milieu ouvert) et de konik (forêt) ; les derniers individus sauvages de cette forme disparaissent à la fin du XVIIIe siècle. Les populations de chevaux de Przewalski et les ancêtres des chevaux domestiques auraient divergé entre 72 000 et 38 000 BP et ne se seraient pas recroisées par la suite selon l'étude du génome de plusieurs populations de chevaux datées de 780 000-560 000 BP, de 43 000 BP, des formes actuelles de chevaux domestiques et de Przewalski et d'un âne (Orlando et al., 2013). Ils constitueraient ainsi la dernière population de chevaux sauvages. L'existence de chevaux sauvages en Europe durant l'Holocène est documentée à la fois par des fouilles archéologiques (comme Pascal et al., 2006) et par quelques chroniques historiques (dont Roesslin, 1593). Ils sont néanmoins en déclin et au XVIIIe siècle, les hommes domestiquent les derniers d'entre eux. Certaines souches ou variétés ont conservé une très grande proximité morphologique avec leur ancêtre sauvage suite à des croisements limités avec d'autres races de chevaux domestiques. En Europe, on peut lister ainsi quelques races équines très proches du tarpan ou du konik : le sorrala du Sud du Portugal (D'Andrade, 1937), le konik polski de Zamoysky en Pologne et certains poneys des Highland d'Ecosse. Enfin, il est possible que le tarpan ait dépassé les frontières européennes dans la mesure où certains chevaux asiatiques présentent encore aujourd'hui un phénotype proche tel que le poney de Yakoutie ou le cheval de Riwoch récemment découvert (Dam et al., 1995 ; Michelot, 2015).

2. Les équidés caballins d'Europe occidentale du Pléistocène moyen et du début du Pléistocène supérieur

Plusieurs taxons d'équidés caballins sont décrits pour le Pléistocène moyen et supérieur. La diagnose et attribution taxinomique (espèce *vs* sous-espèces notamment), ainsi que leurs relations phylétiques et leurs distributions chronologiques restent encore imprécises et sujettes à débats. La description de la plupart des espèces et sous-espèces de chevaux pléistocènes se sont faites au cours du XXème siècle, nous n'avons pas trouvé de références bibliographiques plus récentes traitant de ce sujet.

a) *Equus mosbachensis von Reichenau, 1915*

C'est le plus ancien cheval de type caballin reconnu en Europe. Il a été défini à Mosbach (Allemagne) dans des niveaux fossilifères correspondant à des conditions climatiques tempérées et datés des stades isotopiques 15 ou 13 (Brüning, 1974 ; 1978). Le cheval décrit à Heiligenstadt (Autriche), *E. caballus abeli* Antonius, 1912 est probablement un synonyme d'*E. mosbachensis* (Gromova, 1949 ; Prat, 1968).

C'est un cheval de haute stature : entre 1,60 et 1,70 mètre au garrot (Gromova, 1949 ; Prat, 1968), doté d'un crâne massif et assez allongé (Eisenmann et al., 1985). Il conserve des caractères morphologiques sténoniens : des dimensions importantes, un front relativement étroit, un museau allongé, des dents jugales relativement petites et les os de l'autopode assez étroit (Gromova, 1949). Ses dents, aux protocônes relativement courts, plus longs sur les prémolaires que sur les molaires (Eisenmann, 1988), présentent néanmoins déjà des caractéristiques morphologiques rappelant les chevaux actuels. Son squelette possède des caractéristiques à la fois sténoniennes et caballines (Gromova, 1949), mais il se rapproche déjà avant tout des chevaux actuels (Prat, 1968).

Il a été décrit dans de très nombreux gisements sur un territoire très important : son extension géographique a couvert probablement toute l'Europe et a concerné de nombreux milieux, depuis les plaines jusqu'à des régions à relief plus marqué (Prat, 1968). Son extension chronologique est également assez importante, puisqu'il est signalé depuis le MIS 15-13 (e. 0,6-0,5 Ma) jusqu'à la fin du Pléistocène moyen (Langlois, 2005 ; 2004 ; Uzunidis, 2013 ; Uzunidis et al.,

2016). *Equus mosbachensis*, grâce à sa capacité d'adaptation (Uzunidis et al., sous presse), a donc pu occuper un très large territoire sur une période de temps importante. Plusieurs sous-espèces rendent compte des variantes chrono-géographiques de cette espèce :

- *Equus mosbachensis tautavelensis* Crégut, 1980 :

Ce cheval a été défini dans le niveau G (Crégut, 1979) daté de 436 000 ans (Falguères et al., 2015) de la Caune de l'Arago (Pyrénées Orientales). La position taxinomique de ce cheval est débattue : il peut être considéré comme une sous-espèce d'*E. mosbachensis* (Crégut-Bonnouere, 1979 ; 1980 ; Bellai, 1995 ; 1998) ou bien comme un représentant d'*E. chosaricus* Gromova, 1949 (Gromova, 1949 ; Eisenmann et al., 1985). Il s'agit d'un animal de grande taille qui aurait vécu sous un climat froid (Bellai, 1995) et qui présente des caractères (morphologie dentaire, dimensions des phalanges antérieures, ...) plus modernes que le cheval de Mosbach (Crégut, 1980).

- *Equus mosbachensis campdepeyri* Guadelli et Prat, 1995 :

Ce cheval fut décrit à partir de restes trouvés dans le site de Camp-de-peyre (Lot-et-Garonne) en 1976. Les niveaux paléontologiques de ce site seraient datés d'une période froide antérieure à l'interglaciaire Mindel/Riss (Delpech et al., 1978). Ce cheval serait d'une taille moyenne à grande (environ 1,5 mètre) mais beaucoup plus élancé que le cheval de Lunel-Viel (Eisenmann et al., 1985 ; Guadelli et Prat, 1995). Son nez assez court associé à une face allongée a été interprété comme une adaptation à un climat très rigoureux (Guadelli et Prat, 1995).

- *Equus mosbachensis micoquii* Langlois, 2005 :

Ce cheval a été défini dans les niveaux E, H et J de la Micoque (Dordogne) datés d'environ 350-300 000 ans (Falguères et al., 1997). Le stade évolutif de ce cheval décrit comme à mi-distance entre les formes d'*E. mosbachensis* de Mosbach, Camp-de-peyre, Lunel-Viel et Caune de l'Arago d'une part (morphologie des dents et des os courts) et de l'*Equus caballus piveteaui* de Suard, beaucoup plus caballin (cf. *infra*), d'autre part (taille des P2-3-4/ et faible développement du protocône des M1-2-3/) aurait justifié la description d'une nouvelle sous-espèce (Langlois, 2004 ; 2005). *Equus mosbachensis micoquii* aurait vécu sous un climat froid et dans un environnement ouvert (Texier et Bertran, 1993).

- *Equus mosbachensis palustris* Bonifay, 1980 :

Ce cheval a été défini dans la grotte I de Lunel-Viel (Hérault) dans des couches qui dateraient de l'interglaciaire Mindel-Riss (Bonifay, 1980) aux alentours de 350 000 ans (Bonifay, 1975). La détermination taxinomique de ce cheval est incertaine : attribué à une sous-espèce d'*Equus mosbachensis* dans un premier temps (Bonifay, 1980), d'autres auteurs ont suggéré, notamment sur la base de l'étude d'un crâne sub-entier, qu'il appartenait à la lignée d'*E. ferus przewalskii* et l'ont appelé *E. cf. przewalskii* (Eisenmann et al., 1985) ; enfin, certains l'ont considéré plus proche d'*E. steinheimensis* Reichenau, 1915 (Forsten et Moigne, 1998 ; Van Asperen, 2013). Comme le cheval de la Caune de l'Arago, il présente un mélange de traits archaïques (gouttière nasale présente sur le crâne, longueur des dernières molaires assez courte...) et de caractères modernes (morphologie des dents supérieures...) (Bonifay, 1980). M.-F. Bonifay a nommé le cheval de taille moyenne retrouvé à Lunel-Viel, *palustris* en émettant l'hypothèse que la forte robustesse des jambes traduisait une adaptation à un environnement humide, marécageux, rappelant la Camargue actuelle.

b) *Equus achenheimensis Nobis, 1971*

Cette espèce, très proche morphologiquement d'*Equus mosbachensis*, a été définie sur des restes provenant du loess ancien inférieur (LAI) du site d'Achenheim (Bas-Rhin, Wernet, 1957) par Nobis en 1971. Auparavant, Prat (1968) avait déjà suggéré que le cheval d'Achenheim pouvait correspondre à une espèce différente. Peu différente d'*Equus mosbachensis*, certains auteurs considèrent *E. achenheimensis* comme une sous-espèce d'*E. mosbachensis* encore non définie (Eisenmann, 1991 ; Fernandez, 2006). Elle s'en distingue par une taille générale plus petite (Boulbes, 2010 ; Forsten, 1996), des protocônes plus courts aux M1 et M2 et des métacarpiens III plus courts pour une largeur articulaire distale similaire (Eisenmann, 1991). Ce taxon a surtout été décrit dans des gisements de la toute fin du Pléistocène moyen et majoritairement durant des périodes froides.

c) *Equus steinheimensis von Reichenau, 1915*

Ce cheval a été découvert à Steinheim (Allemagne, Gromova, 1949 ; Prat, 1968) et aurait vécu à la fin du Pléistocène moyen, entre le stade isotopique 9 et le stade 6 (Guadelli, 1987 ; Van

Asperen, 2013). Les proportions de ce taxon semblent très proches de celles d'*E. germanicus* et d'*E. gallicus*, ces espèces pourraient lui être synonyme (Forsten, 1999b). Ce cheval de grande taille (hauteur au garrot : 1,60 mètre, Gromova, 1949) présente sur son squelette un mélange de caractères caballins et sténoniens avec un archaïsme encore plus marqué que chez *E. mosbachensis* et les taxons qui lui sont affiliés. Ce taxon présente notamment des protocônes particulièrement courts (Eisenmann, 1991) et un diamètre sus-articulaire distal des métapodes plus large que le diamètre distal (Mourer-Chauviré, 1972 ; Guadelli, 1987). La morphologie des dents inférieures, par contre, est très caballine (Guadelli, 1987 ; Eisenmann, 1991). La plupart des auteurs s'accordent pour penser qu'*Equus steinheimensis* n'est pas issu d'*E. mosbachensis*, mais d'une lignée de chevaux sténoniens qui auraient « évolué plus lentement » (Gromova, 1949 ; Prat, 1968 ; Bonifay, 1980).

d) *Equus caballus piveteaui* David et Prat, 1962

Ce grand cheval a été décrit à partir de restes trouvés à l'Abri Suard (Charente). Il serait daté de la toute fin du Pléistocène moyen (Riss III), durant le stade isotopiques 6, env. 0,3-0,15 Ma (Bordes et Prat, 1965). Cet équidé présenterait des affinités avec *Equus mosbachensis*, mais se rapprocherait surtout de la morphologie des chevaux actuels (Prat, 1968). Il serait la dernière forme de la lignée du cheval de Mosbach à la fin du Pléistocène moyen dans le Sud-Ouest de la France (Prat, 1968 ; Auguste, 1995). Eisenmann (1991) considère que le matériel étudié est trop restreint et rapproche plutôt *Equus caballus piveteaui* d'*Equus taubachensis*. Elle souligne, de plus, que ce taxon supposé appartenir à une faune froide présente des dimensions et des proportions plus proches de celles des formes tempérées (Eisenmann, 1991).

e) *Equus caballus torralbae* Prat, 1977

Ce cheval de la fin du Pléistocène moyen a été découvert dans le gisement de Torralba (Espagne) sous un climat probablement assez clément (Prat, 1977). Comme *E. steinheimensis*, ce cheval présente un mélange de traits sténoniens et caballins, tout en ayant des caractéristiques plus archaïques qu'*E. mosbachensis* qui le place probablement dans un autre *phylum* (Prat, 1968). Ce cheval semble surtout très proche d'*E. steinheimensis* dont il pourrait être la variante espagnole (Mourer-Chauviré, 1972).

f) *Equus caballus chosaricus* Gromova, 1949

Ce cheval a été décrit en Toungouska (Russie) dans des gisements de la fin du Pléistocène moyen et du début du Pléistocène supérieur (Eisenmann et Bekouche, 1986 ; Eisenmann, 1991). Cette forme est extrêmement mal connue, mais aurait été présente également en Europe de l'Ouest au Pléistocène et notamment à la Caune de l'Arago (Eisenmann et al., 1985). Elle ne semble (selon la morphométrie) pas très différente d'*E. taubachensis* et pourrait en être un synonyme (Forsten, 1999b). Elle se différencierait d'*E. mosbachensis* par des dimensions plus faibles, un crâne plus large, un museau plus court ainsi que des phalanges et des métapodes plus massifs (Gromova, 1949). Ce taxon serait inféodé aux steppes par opposition avec *E. missi*, une autre forme équine russe, dont on ne retrouve pas de traces en Europe de l'Ouest, habitant des forêts (Gromova, 1949).

g) *Equus taubachensis* Freudentberg, 1911

Ce grand cheval a été défini dans les travertins émiens (dernier interglaciaire, 128 - 115 000 ans) de Taubach en Allemagne (Eisenmann, 1991). Cet équidé est très mal connu car peu décrit. En raison de la quantité de matériel paléontologique restreinte, Gromova (1949) estime qu'il est probable qu'*Equus taubachensis* et *Equus steinheimensis* soient en fait une seule et même espèce. Il vivrait sous des conditions assez humides et tempérées (Fernandez, 2001).

h) *Equus germanicus* Nehring, 1884

Il a été décrit pour la première fois à Remagen sur le Rhin et à Westeregeln, en Allemagne. Le premier cheval du Pléistocène supérieur pourrait descendre directement d'*Equus taubachensis* (Eisenmann et David, 1994) ou d'*E. steinheimensis* (Prat, 1968). Certains auteurs le considèrent comme synonyme de différents taxons :

- A la fois d'*E. steinheimensis* et *E. gallicus* (Forsten, 1999b),
- Uniquement d'*E. gallicus* (Eisenmann, 1991),
- De *E. caballus piveteaui* (Nobis, 1971),
- De *Equus remagensis* (Eisenmann, 1980 ; Guadelli, 1987).

Ce cheval est moins grand que les chevaux antérieurs du Pléistocène moyen, Il est ca-

ractérisé par un crâne au museau large et allongé, une rangée dentaire courte. Au niveau du squelette post-crânien, les os des extrémités sont particulièrement robustes et ses métapodes sont courts. Il aurait occupé une large part de l'Europe occidentale et aurait été particulièrement adapté aux climats froids (Gromova, 1949).

3. Phylogénie et classement des espèces d'équidés récentes

De nombreux arbres phylogéniques ont été proposés, le plus complet a été élaboré par Prat en 1968 (Fig. 23) et a été complété ici par ses publications postérieures (Prat, 1969 ; 1977 ; Guadelli et Prat, 1995 ; Langlois, 2004 ; 2005).

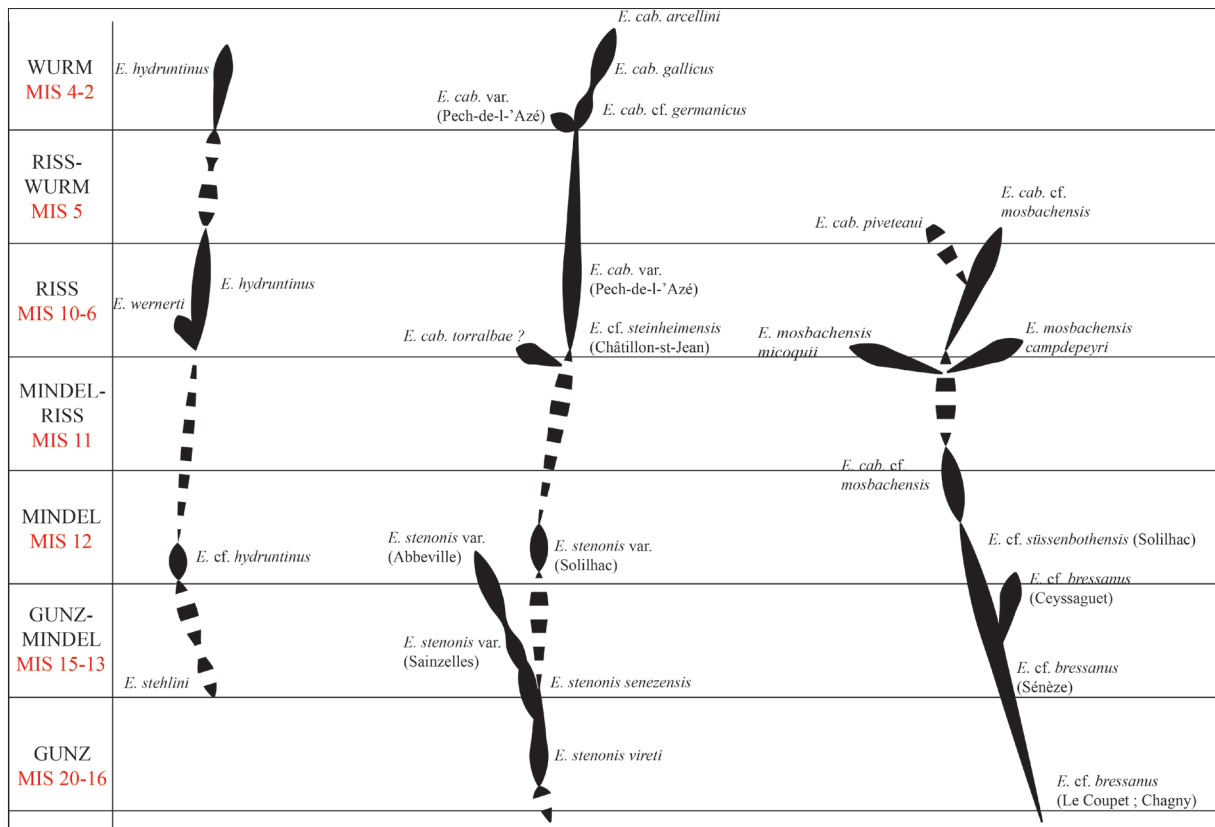


Figure 23 : Arbre phylogénique des équidés d'Europe de l'Ouest depuis le Günz, d'après Prat, 1968, modifiée

F. Prat propose l'existence de deux lignées caballines durant le Pléistocène moyen et supérieur. La plus ancienne serait issue de *E. bressanus* Viret, 1954 et correspondrait à *E. mosbachensis* von Reichenau 1915 et aux variantes chrono-géographique de ce dernier : *E. mosbachensis micoquii* Langlois 2005, *E. mosbachensis campdepeyri* Guadelli et Prat 1995 et *E. pivateaui* David

et Prat 1962. Cette lignée s'éteindrait à la transition du Pléistocène moyen et supérieur. Celle qui mène aux chevaux actuels serait issue d'*Equus stenonis* Cocchi 1867 duquel descendrait *E. steinheimensis* von Reichenau 1915 et les chevaux du Pléistocène supérieur : *E. germanicus* Nehring 1884, *E. gallicus* Prat 1968 et *E. arcelini* Guadelli 1991.

En 1991, V. Eisenmann, devant les difficultés pour bâtir une systématique des chevaux quaternaires, propose de classer les taxons des chevaux caballins quaternaires en fonction d'une typologie (**Tabl. 2**). Le classement est basé sur les dimensions et les proportions des dents et des métacarpiens III. Elle regroupe ainsi des espèces ne partageant pas de liens phylétiques, mais une proximité métrique sur deux parties du squelette évoluant cependant séparément dans le temps (Fortelius, 1985).

Classe de taille	Type I	Type II	Type III
	<ul style="list-style-type: none"> • Métacarpe court et épais • Petites dents • Protocône plus court aux P3/ et P4/ qu'aux M1/ et M2/ 	<ul style="list-style-type: none"> • Protocône des P3/ et P4/ longs et moins développé sur les M1-2/ • Museau court et large 	<ul style="list-style-type: none"> • Protocône court aux P3-4/ et encore plus court aux M1-2/
Grande	<i>E. piveteaui</i> (= <i>E. taubachensis</i> pour V. Eisenmann)		<i>E. mosbachensis</i>
	<i>E. taubachensis</i>		<i>E. achenheimensis</i>
Moyenne	<i>E. palustris</i> <i>E. germanicus</i> <i>E. germanicus gallicus</i>	<i>E. chosaricus</i>	<i>E. steinheimensis</i>
Petite		<i>E. arcelini</i>	<i>E. antunesi</i>

Tableau 2 : Typologie des équidés caballins quaternaires d'Europe selon V. Eisenmann, 1991

La systématique et l'évolution des équidés durant le Quaternaire est extrêmement complexe. De nombreuses espèces ont été décrites par des chercheurs au cours du temps, sans qu'il n'y ait de véritable consensus entre eux : selon les auteurs, un taxon peut être une réalité, ou synonyme d'un autre, voire simplement une forme chrono-géographique. De même, les relations entre les espèces sont très peu connues et les différents modèles proposés ne font pas toujours l'unanimité.

4. Données sur l'éthologie et l'écologie des équidés caballins.

L'homogénéité morphologique des équidés sur le plan squelettique s'observe également dans leurs comportements (Groves, 1974 ; Klingel, 1974, 1975). Les études actualistes entre chevaux actuels et chevaux fossiles restent déterminantes pour approcher le comportement de ces derniers. Elles concernent des groupes de chevaux marronnés : les mustangs d'Amérique du nord, les brumbies d'Australie et les poneys des îles britanniques (dont les poneys d'Exmoor pourraient être les plus sauvages donc les moins croisés avec des espèces domestiques). Les deux principales études sur l'éthologie des chevaux ont été réalisées, pour la première, en 1986 par Berger sur une population de mustangs du Grand Bassin de l'état du Nevada ; pour la seconde, en 1992 par Duncan sur les chevaux de Camargue vivants en semi-liberté dans le Delta du Rhône.

a) Composition des harems et des groupes de célibataires.

Les chevaux forment deux types de groupes sociaux : les groupes familiaux (harems) et les groupes de célibataires. Les groupes familiaux sont hiérarchisés, durables et non-territoriaux (Bignon, 2003). Parallèlement au harem, les mâles qui n'ont pas accès à la reproduction forment des groupes plus ou moins importants. Les harems sont la base des groupes sociaux, permettant la reproduction des populations. En général, l'étalon cherche à minimiser les contacts avec les autres groupes, harems ou groupes de célibataires. Les harems se composent d'environ quinze individus (un étalon, environ six juments et leurs poulains) au sein duquel la jument dominante, souvent multipare, fait le choix des itinéraires et des endroits visités. La fonction de l'étalon, outre son rôle de géniteur, est de protéger son harem de prédateurs ou de rivaux, ces comportements pouvant être une adaptation à la migration et à des environnements instables en termes de ressources (Groves, 1974). L'étalon ne conteste jamais les choix de la jument de tête, excepté en cas de dangers imminents ou bien en cas de contact avec un autre harem ou un groupe de célibataires. Les étalons peuvent acquérir ou élargir leur harem de trois manières différentes :

- Acquisition opportunistes de jeunes femelles et de femelles en âge de procréer.
- En battant l'étalon lors d'un combat (48% des cas).
- Plus rarement, par des alliances temporaires très brèves entre mâles, de quelques heures à

quelques mois.

Les groupes de célibataires (*bachelor group*) sont composés de tous les mâles en âge de procréer (plus de 5 ans) qui n'ont pas pu acquérir de harem. Ils sont composés par deux catégories de chevaux :

- Les jeunes trop peu compétitifs tout juste chassés du harem maternel.
- Les mâles âgés (plus de 10 ans) qui ne sont plus parvenus à protéger leur harem de la compétition intraspécifique.

b) Mobilité des groupes.

En règle générale, les groupes familiaux ont tendance à parcourir un espace restreint et fixe afin de garder la mainmise sur les points d'eau. Différents facteurs affectent leurs déplacements :

- Les juments lorsqu'elles ont entamé un cycle de reproduction,
- La taille de l'aire d'activité des groupes,
- Les conditions climatiques.

Les groupes de célibataires ont une mobilité plus importante. Ils agissent de façon plus diversifiée dans le paysage et adaptent leur comportement en fonction des mouvements des harems. Ils choisissent ainsi de venir s'abreuver à des heures où le harem ne se trouve pas au point d'eau. Ils calquent souvent leur mobilité sur celles de harems, en particulier au moment du rut, pour tenter de ravir des juments.

c) Habitat et comportement alimentaire.

Les équidés sont bien adaptés aux habitats instables à condition de maintenir des conditions satisfaisantes de pâtures (Klingel, 1975). La recherche de nourriture occupe selon les saisons les deux-tiers de leur temps. Les chevaux actuels sont plutôt adaptés à des milieux ouverts avec une alimentation orientée vers les graminées et les cypéracées (herbes, joncs et roseaux ; Simpson, 1951 ; Groves, 1974). Ils restent néanmoins flexibles et peuvent habiter des zones très variées telles que les déserts, les semi-déserts, les steppes, des milieux complexes de

forêts de conifères et de prairies, etc. La présence de points d'eau reste un facteur critique pour leur implantation (Groves, 1974). L'aire de répartition des chevaux fossiles était très étendue (**Fig. 24**), sur toute l'Eurasie, sauf le Sud, une large part des Amériques et le Maghreb (Naundrup et Svenning, 2015).

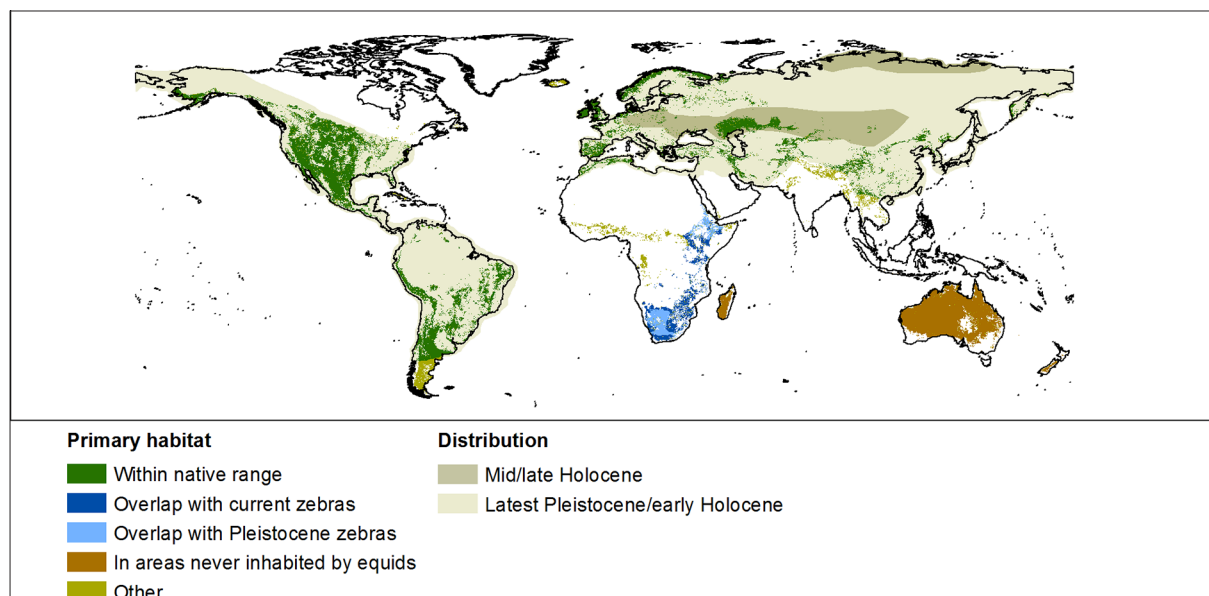


Figure 24 : Distribution maximale des chevaux durant le Quaternaire (résolution : 10 km). La carte superpose la distribution des équidés durant l'Holocène et à la fin du Pléistocène, *in* Naundrup et Svenning, 2015.

Les comportements alimentaires des chevaux fossiles étaient plus variés qu'aujourd'hui. On constate des diètes de type « paisseur », « brouteur » et « mixtes » sur des sites variés du Pléistocène (Rivals et al., 2009b, Rivals et al., 2015, Uzundis et al., sous presse). Une plus grande compétition interspécifique a pu pousser les chevaux vers un mode de vie plus opportuniste (Rivals et al., 2009a). Il est probable également que nos archives actuelles soient tronquées : les derniers chevaux sauvages ou maronnés sont géographiquement limités dans des zones bien précises, leurs comportements actuels ne peuvent donc pas refléter exactement ceux du Pléistocène. A une échelle subactuelle, certains chevaux comme les tarpans sont connus pour avoir vécu en forêt, mais ce mode de vie a, lui aussi, pu être induit par la pression humaine.

d) *Les structures d'âge des groupes sociaux.*

Trois statuts sont reconnus chez les chevaux (Groves, 1974 ; Klingel, 1982) : les juvéniles, les sub-adultes et les adultes. La vie des chevaux va évoluer socialement en fonction à la fois de leur âge et de leur sexe (**Fig. 25**) :

- Les juvéniles ont entre 0 et 2 ans, âge du sevrage.
- Les sub-adultes ont entre 2 et 4,5 ans, période pendant laquelle, ils acquièrent le statut de « partenaire sexuel potentiel », bien que les femelles soient généralement en avance sur les mâles. Les jeunes mâles sont généralement exclus du harem vers cet âge, excepté ceux qui renoncent à la reproduction pour s'assurer la sécurité. Certaines jeunes femelles peuvent également choisir de rejoindre un autre harem.

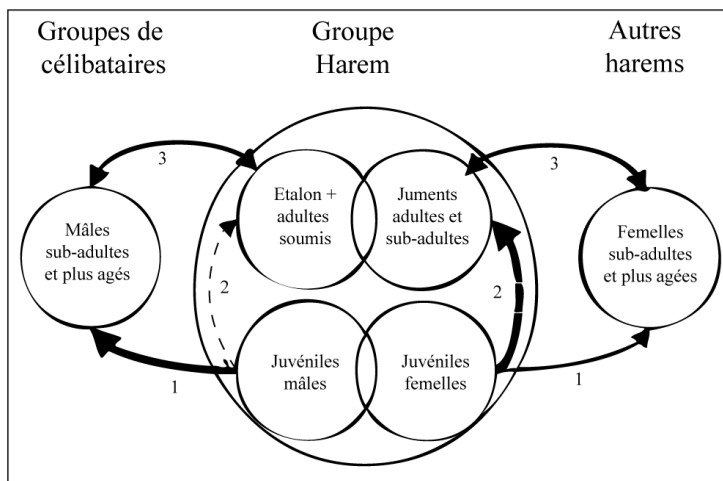


Figure 25 : Composition et évolution des groupes sociaux chez les chevaux sauvages, *in* Bignon, 2003.

e) *Reproduction.*

L'étalon reste fertile toute l'année et toute sa vie à partir de sa maturité sexuelle (vers 5 ans). Les contraintes liées à l'accouplement sont donc surtout d'ordre social.

Les naissances interviennent environ 15 jours avant le rut (Groves, 1974). La gestation dure entre 11 et 11,5 mois et produit un poulain unique. Le pic de naissance a généralement lieu entre mars et avril.

III. Les genres *Coelodonta* et *Stephanorhinus*.

Tout comme les chevaux, les rhinocéros sont des périssodactyles. Cet ordre a été décrit par Owen en 1848 en fonction du nombre de leurs doigts, en l'occurrence impairs (pairs pour les artiodactyles) : un pour les chevaux actuels et récents, trois pour les rhinocéros et quelques équidés fossiles... En réalité, les tapirs et une bonne part des rhinocéros anciens possèdent quatre doigts à la « main », mais l'axe de symétrie des membres de ces animaux passe par le doigt central (rayon III), un trait primitif chez les mammifères (Antoine, 2002).

Les rhinocerotidés constituent la plus importante et variée des familles au sein de la superfamille des *Rhinoceroidea* (Prothero et al., 1989). Ce groupe apparaît et se diversifie en Amérique du Nord dès l'Éocène supérieur et arrive en Eurasie durant l'Oligocène supérieur avec les genres *Epiaceratherium* Abel, 1910, *Ronzotherium* Aymard 1854 et *Protaceratherium* Abel, 1910 (Ühlig, 1999 ; Antoine et al., 2003 ; Lihoreau et al., 2009 ; Becker et al., 2013 ; Böhme et al., 2014). Les rhinocéros se diversifient beaucoup durant le Miocène (**Fig. 26**) avec jusqu'à douze genres contemporains en Asie, cinq en Amérique du Nord comme en Afrique et neuf en Europe ; en revanche à partir du Pliocène-Pléistocène, leur variabilité taxinomique décroît fortement et ce groupe finit par s'éteindre en Amérique (Pliocène) et en Europe (Pléistocène supérieur) pour ne persister qu'en petit nombre en Asie et en Afrique actuellement (Antoine, 2002).

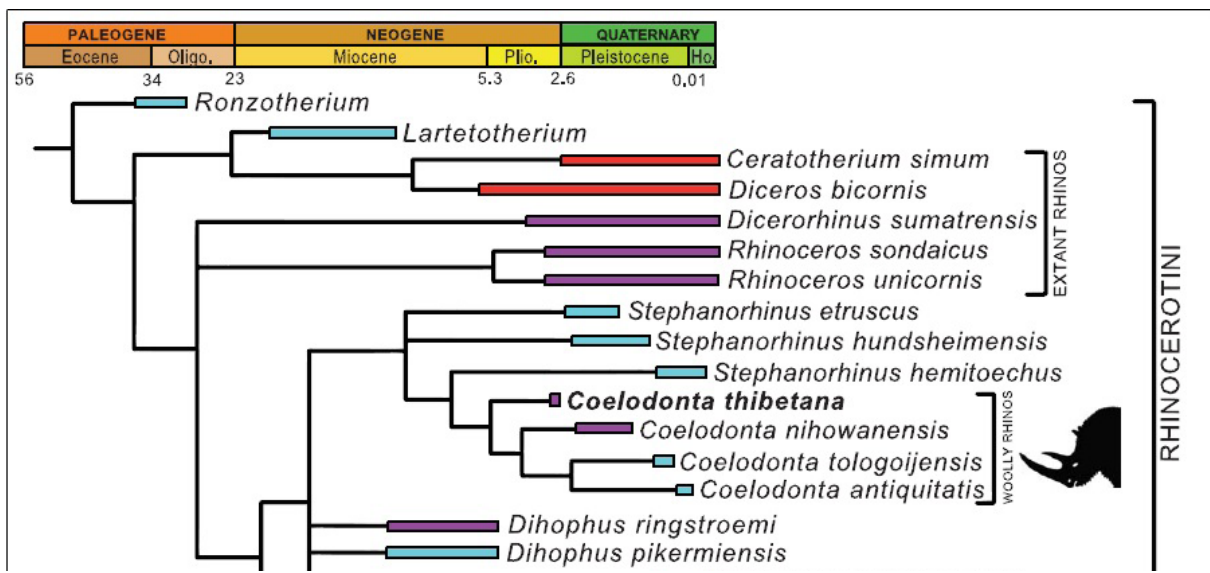


Figure 26 : Position phylogénétique des *Rhinoceroidea* depuis l'Eocène. La couleur associée à chaque rhinocéros indique sa position géographique : rouge, Afrique ; bleu, Eurasie ; violet, Extrême-Orient (Asie de l'Est et du Sud-Est incluses), *in* Deng et al., 2011 d'après Antoine, 2002. *Dihophus kirchbergensis* est synonyme de *Stephanorhinus kirchbergensis*.

Entre le stade isotopique 10 et le stade isotopique 5, les rhinocérotidés sont représentés par trois genres en Europe (et plusieurs espèces ou sous-espèces ont été décrites parmi les genres *Stephanorhinus* et *Coelodonta*) :

- *Stephanorhinus hundsheimensis* Toula, 1902 (*Dicerorhinus etruscus brachycephalus* Schroeder, 1903) : Pléistocène moyen ancien et moyen,
- *Stephanorhinus kirchbergensis* Jaeger, 1839 (*Dicerorhinus mercki* Jaeger, 1839 ; Kaup, 1841) : présent au Pléistocène moyen et supérieur,
- *Stephanorhinus hemitoechus* Falconer, 1868 (*Dicerorhinus hemitoechus*, Falconer, 1868) : ou rhinocéros des prairies, connu depuis le milieu du Pléistocène moyen jusqu'à la fin du Pléistocène supérieur,
- *Coelodonta antiquitatis*, Blumenbach, 1799 : le rhinocéros laineux existe depuis le Pléistocène moyen terminal jusqu'à la fin du pléistocène supérieur,
- *Elasmotherium*, Fischer (von Waldheim), 1808 : ce rhinocérotidé est très peu représenté en Europe occidentale par de rares fossiles dans quelques gisements (Guérin et al., 1983) comme Abbeville ancien (Picardie, France), Fossé rhénan (Allemagne) et peut-être Rouffignac (Dordogne, France) où le rhinocéros unicolore peint sur le « Grand Plafond » pourrait être un *Elasmotherium* (Schaurte, 1964). L'*Elasmotherium* est bien plus abondant en Europe de l'Est ou en Russie (Guérin, 1980). Très présent au Pléistocène moyen, il persiste jusqu'au stade isotopique 3 au Kazakhstan (Shpansky, et al., 2016).

Dans cette étude, nous n'avons pas abordé le genre *Elasmotherium*, absent des sites étudiés.

1. Phylogénie et histoire évolutive des genres *Coelodonta* et *Stephanorhinus*.

a) Le genre *Stephanorhinus*.

Les rhinocéros européens sont représentés au Miocène par une forme très proche du rhinocéros actuel de Sumatra (*Dicerorhinus sumatrensis* Fischer (von Waldheim), 1814) qui va donner deux lignées. Une lignée primitive à denture antérieure fonctionnelle (dont fait partie le rhinocéros de Sumatra actuel) correspondant au genre *Dicerorhinus* Gloger, 1841, et une lignée plus moderne, à la denture antérieure réduite, correspondant, selon les auteurs, au sous-genre *Brandtorhinus*, Guérin 1980 ou au genre *Stephanorhinus* Kretzoi, 1942 dans sa définition actuelle. En 1942, Kretzoi, propose de créer une dénomination pour distinguer les rhinocéros à denture antérieure réduite : les *Stephanorhinus*, dans laquelle il classe le rhinocéros de Merck, mais pas le rhinocéros des prairies pour lequel il propose le genre *Procerorhinus*. Par la suite, plusieurs auteurs (ex : Groves, 1983 ; Fortelius et al., 1993), ont considéré que les rhinocéros pléistocènes étaient trop anciens pour être rattachés à un genre actuel comme c'était le cas auparavant avec *Dicerorhinus* et préférèrent les rapporter à *Stephanorhinus*. Ce genre regrouperait *S. kirchbergensis* (= *D. mercki*), *S. etruscus*, *S. hundsheimensis*, (= *Dicerorhinus etruscus brachycephalus*) et *S. hemitoechus* (Fortelius et al., 1993 ; Mazza et al., 1993). En 1980, C. Guérin avait proposé de rapporter ces rhinocéros au genre *Brandtorhinus*. L'utilisation d'un terme nouveau permettrait de s'affranchir de l'ambiguïté du nom de *Stephanorhinus* initialement rattaché à un concept différent, mais cette proposition rencontra très peu de succès parmi les auteurs. Le genre *Dihophus* Brandt 1878 est également proposé par Deng et al., 2011 pour *Stephanorhinus kirchbergensis*. Dans ce travail, nous avons privilégié le terme *Stephanorhinus* afin de bien marquer la distinction entre les rhinocéros pléistocènes et les derniers survivants de l'Holocène.

- *Stephanorhinus hundsheimensis*.

La position phylogénique de *S. hundsheimensis* est encore sujette à débat. Selon les auteurs, il pourrait être une espèce d'origine asiatique (Made (van der), 2000), un descendant direct de *Stephanorhinus etruscus* Falconer, 1868 (Guérin, 1980 ; Kahlke, 2001) ou bien une espèce

complètement distincte de *S. etruscus* (Koenigswald (von) et Heinrich, 1999 ; Lacombat, 2003). Les premières occurrences de *S. hundsheimensis* sont assez controversées : les rhinocéros de la fin du Pléistocène inférieur sont souvent attribués à *S. etruscus* ; *S. cf. hundsheimensis* ou *S. hundsheimensis* en raison de l'importante proximité morphométrique entre ces deux espèces de rhinocéros à cette période (Made (van der), 2010 ; Pandolfi et Petronio, 2011 ; Pandolfi et al., 2015). Les fossiles les plus anciens de cette espèce ont été trouvés en Espagne à Vallparadis dans des niveaux datés d'environ 1,5 Ma (Kahlke, 2001 ; Moullé et al., 2006 ; Madurell-Malapeira et al., 2010). Il apparaît un peu plus récemment en France (Vallonnet), en Allemagne (Untermassfeld) et en Italie (Pietrafitta) (Pandolfi et al., 2015). Les derniers individus de *S. hundsheimensis* connus se trouvent en Espagne à Cova del Rinoceront et sont datés du stade isotopique 6 (Daura et al., 2015). Dans le reste de l'Europe les derniers *S. hundsheimensis* se trouvent à Mauer et Hundsheim en Allemagne (Soergel 1914 ; Toula 1902 ; Toula 1906) et Boxgrove en Angleterre (Parfitt, 1999) ; ces gisements sont datés du stade isotopique 13. L'Espagne aura peut-être fonctionné comme une zone-refuge pour cette espèce qui aura réussi à perdurer plus longtemps dans cette péninsule que dans le reste de l'Europe avant de s'éteindre.

Deux morphotypes sont connus pour *S. hundsheimensis* dans le Sud de l'Europe : les premières occurrences de cette espèce sont de taille moyenne (stade 1) tandis que les formes les plus récentes sont de grande taille (stade 2). La transition entre le stade 1 et le stade 2 se passe vers le début du Pléistocène moyen (Lacombat, 2003 ; 2005 ; 2006 ; 2009).

- *Stephanorhinus hemitoechus*.

L'histoire phylogénétique de *S. hemitoechus* est également assez mal connue. Certains auteurs (Guérin, 1980 ; 1989) le considèrent comme étant le descendant de *S. etruscus* mais pas de *S. hundsheimensis* avec qui il partage néanmoins une grande proximité morphologique (**Fig. 27**). *S. hemitoechus* serait donc apparu en dehors de l'Europe de l'Ouest et y serait arrivé par dispersion. De nombreux auteurs considèrent que *S. hemitoechus* remplace *S. hundsheimensis* dans sa niche écologique (Guérin, 1980 ; 1982a ; 1982b ; Kahlke, 2001). Le remplacement de *S. hundsheimensis* par *S. hemitoechus* a été néanmoins très graduel ; en effet, si les populations du premier semblent de plus en plus restreintes, un important chevauchement chronologique existe entre ces deux espèces particulièrement en Espagne (Fortelius et al., 1993 ; Sardella et al., 1998 ; Daura, 2015).

Il apparaît probablement autour de la transition Pléistocène inférieur/Pléistocène moyen. Il a été signalé dès 750 000 ans à Ponte Galeria (Petronio et Sardella, 2001), et corrélé à l'Unité faunique de Sli-
via (Sardella et al., 1998) mais ces fossiles appartiendraient plutôt à

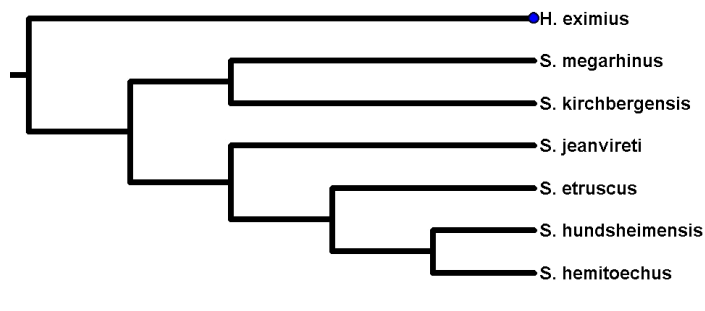


Figure 27 : Cladogramme des caractères crâniens et dentaires du genre *Stephanorhinus*, in Lacombat, 2003.

S. hundsheimensis (Panfoli et al., 2013). Les plus anciens spécimens avérés datent d'environ 0,5-0,45 Ma. Ils ont été découverts en Italie dans la Campagna Romana (Pandolfi et al., 2013), à la Caune de l'Arago et à Bilzingsleben (Made (van der), 2010). Tout comme pour *S. kirchbergensis*, des auteurs avaient supposé que *S. hemitoechus* avait disparu durant le Weichselian (Loose, 1975 ; Guérin, 1982a), mais il a probablement persisté un peu plus longtemps dans certaines zones. En effet, les derniers fossiles de *S. hemitoechus* ont été enregistrés à La Ventana (Espagne) durant la transition entre le Pléistocène et l'Holocène (Sanchez et al., 2005).

Plusieurs stades évolutifs ont été décrits pour *S. hemitoechus*. En 1962, Azzaroli a proposé deux sous-espèces : *D. h. falconeri* pour la forme plus primitive des gisements anciens de Mosbach, Clacton et Bucine et *D. h. aretinus* pour la forme plus évoluée du Pléistocène supérieur. Fortelius et al. 1993 mentionnent également des changements évolutifs chez *S. hemitoechus*, mais soulignent les datations très vagues des sites utilisés par Azzaroli en 1962. Guérin (1980) reconnaît également ces variations et place la transition entre la forme ancienne et gracile et la forme récente et robuste au niveau du stade isotopique 6 et van der Made (2010), durant le stade isotopique 7. Lacombat (2009) propose trois stades évolutifs. Le premier stade est décrit comme une forme de petite taille du Pléistocène moyen (entre les MIS 11 et 8 ou entre les zones 22 et 23). Le second stade correspond à une forme intermédiaire encore plus petite de la fin du Pléistocène moyen (zone 24) et enfin, la dernière est une forme du Pléistocène supérieur (zone 25 et 26) de même taille ou légèrement plus grande que le premier.

- *Stephanorhinus kirchbergensis*.

Ce rhinocéros a été décrit pour la première fois par Jaeger en 1839 et nommé *Rhinoceros kirchbergensis*, mais il a été réellement défini par Kaup en 1841 sous le nom de *Rhinoceros merckii*. Ce second nom va être principalement utilisé et le premier va tomber dans l'oubli (*nomen oblitum*) pour être à nouveau réutilisé récemment.

S. kirchbergensis semble dériver de *D. megarhinus* Christol (de), 1834 du Pliocène dont il est très proche au niveau du squelette post-crânien (Guérin, 1980 ; Fortelius et al., 1993 ; Guerin et Patou-Mathis, 1996 ; Lacombat, 2003). Toutefois l'existence potentielle de nombreuses lignées fantômes (dont on n'a pas – encore – retrouvé la trace physique des fossiles) de rhinocéros durant le Pliocène est probable et doit être prises en compte (Billia et Petronio, 2009). Néanmoins, si la parenté directe entre ces deux taxons n'est pas avérée, ils appartiennent sans aucun doute au même clade (Billia et Petronio, 2009).

Son apparition en Europe de l'Ouest est située au début du Pléistocène moyen à Mosbach II ($\approx 0,6$ Ma ; Made (van der), 2001) en Allemagne et Soleilhac en France ($\approx 0,6$ Ma ; Guérin, 1980 ; Fortelius et al., 1993 ; Made (van der), 2010). Sa présence est cependant suspectée dans des sites plus anciens et son arrivée en Europe de l'Ouest est datée autour de 0,6 et 1 Ma (Guérin, 1980 ; 1982a). En Italie, les premiers *S. kirchbergensis* correspondraient à l'unité faunique de Slivia ($\approx 0,8$ Ma ; Sardella et al., 1998) bien que leur attribution taxinomique ne soit pas assurée (Azzaroli, 1962). En Europe de l'Est ou en Asie, il est connu dans des sites bien plus anciens, comme à Tiraspol au Pléistocène inférieur en Moldavie (Beljaeva et David, 1975 ; Lacombat, 2009), ou à Zhoukoudian en Chine (Tong, 2012). Actuellement, on ne sait pas exactement où se trouve le territoire d'origine de *S. kirchbergensis*, bien que l'Europe reste l'option la plus probable (Tong, 2012).

Cette espèce aurait disparue à la fin du Pléistocène supérieur, durant le Weichselian (Loose, 1975 ; Guérin, 1980 ; 1982). Les derniers sites (Guérin, 1980) dans lesquels il est connu sont Villefranche-sur-Saône, Grimaldi-Prince (MIS 7 ; Rossoni-Notter et al., 2016) et Grimaldi-Enfants (MIS 3 ; Lacombat, 2009).

Comme pour *S. hundsheimensis*, plusieurs stades d'évolution sont débattus pour *S. kirchbergensis* :

- Tendance à la réduction de la taille et à l'augmentation de l'hypsodontie par pallier (Guérin, 1980).
- Tendance à une augmentation de la taille au cours du temps (Lacombat, 2009).

b) Le genre Coelodonta.

Le premier représentant du genre *Coelodonta*, *Coelodonta thibetana* Deng et al., 2011 est apparu au milieu du Pliocène récent (il y a environ 3,7 millions d'années) dans le bassin de Zanda, au pied de l'Himalaya au sud-ouest du Tibet. Morphologiquement très proche des *Coelodonta* plus récents, il n'en diffère principalement que par une cloison nasale moins bien développée (Deng et al., 2011).

Par la suite le refroidissement du climat permet à ce rhinocéros de quitter l'Himalaya et l'on retrouve plus tard *Coelodonta nihowanensis* Kahlke, 1999 dans les dépôts de loess de Longdan et de Shitougu (Gansu, Chine). Cette espèce est datée d'entre 2,55 et 2,06 millions d'années et succède probablement à *C. thibetana* (Kahlke et Lacombat, 2008). Entre 2,4 et 1 millions d'années, on retrouve *C. nihowanensis* dans de nombreux sites chinois : le bassin du Nihowan (Hebei), Zhoukoudian 13 (Hebei), Lingyi (Shanxi) et Gonghe (Qinghai). Le succès de ce taxon est peut-être dû au changement de climat, plus aride, dans les régions continentales de l'Asie, au nord-est du Tibet, enregistré dans les dépôts éoliens à partir de 2,6 millions d'années (Guo et al., 2002). Ce rhinocéros n'avait pas encore les naseaux complètement cloisonnés. Les incisives étaient absentes mais le reste de la dentition est caractéristique du genre *Coelodonta*. Il était plus petit que les *Coelodonta* du Pléistocène moyen et récent, avait une locomotion cursoriale et des membres grêles (Deng, 2006). *Coelodonta tologojensis* succède très probablement à *C. nihowanensis*. Il est décrit par Belyaeva (*in* Vangengejm et al., 1966) à partir d'ossements datés du début du Pléistocène moyen retrouvés à Tologoj (Rivière Selenga, Buryatia, Fédération russe). Ce rhinocéros est présent à Nalaikha (à proximité d'Oulan-Bator en Mongolie) et à Zasukhino 3 (Transbaïkalie, Kahlke et Lacombat, 2008). Il est très semblable à *C. nihowanensis* dans sa locomotion et la finesse de ses membres, mais se distingue par des os nasaux beaucoup plus développés. *Coelodonta* arrive en Europe il y a probablement 600 000 ans (MIS 13/12) sous la

forme de *Coelodonta toloijensis* en Allemagne à Bad Frankenhausen (Kahlke et Lacombat, 2008). Ce rhinocéros se distingue du suivant (*Coelodonta antiquitatis*) par des membres plus élancés et des dimensions plus importantes. En 2008, Kahlke et Lacombat ne trouvent pas suffisamment de différence entre ce rhinocéros et celui de la Fage (OIS 10/8), initialement identifié comme *Coelodonta antiquitatis praecursor* Guérin 1980 pour confirmer l'existence de deux taxons. Sous réserve de nouvelles découvertes de rhinocéros datant des stades isotopiques 10 à 8, ils proposent de remplacer la nomenclature *C. a. praecursor* par *C. toloijensis* suivant la loi d'antériorité. Selon Guérin (2010), les différences morphologiques entre les *Coelodonta* de Bad Frankenhausen et de la Fage et les *Coelodonta antiquitatis* classiques ne sont pas suffisantes pour justifier l'existence de deux espèces et il propose de garder une distinction ayant une valeur de sous-espèces (*C. antiquitatis praecursor* et *Coelodonta antiquitatis antiquitatis*) entre les deux formes.

Coelodonta antiquitatis antiquitatis lui succède vers la fin du Pléistocène moyen. Ainsi, l'évolution des rhinocéros du genre *Coelodonta* en Eurasie semble assez linéaire et influencée par des événements climatiques qui auraient fortement contribué à les spécialiser pour des biotopes froid, sec et ouvert :

- Une locomotion de plus en plus graviportale ;
- La tête portée de plus en plus bas ;
- Des changements dans les formes et les proportions du crâne ;
- Des dents de plus en plus hypsodontes.

En Europe, les derniers rhinocéros laineux ont été retrouvés à Gönnersdorf (vallée du Rhin, Kuzmin, 2010) et à Vaumarcus (Suisse, Stuart et Lister 2007) et sont datés respectivement de 13 600 et 14 000 ans BP. En Asie, ils ont été retrouvés dans l'Oural et dans la région Trans-Oural et sont datés de 14 400-12 280 ans BP, en Sibérie occidentale, entre 13 170 et 10 770 ans BP. Dans le reste de l'Asie, les rhinocéros sont rarement plus vieux que 14 000 ans BP (Orlova et al., 2004). Le plus récent, trouvé à Lugovskoe (au centre des plaines de la Sibérie occidentale, Kuzmin, 2010), date de 10 770 ans BP seulement.

2. Éthologie et écologie des genres *Stephanorhinus* et *Coelodonta*.

A partir du milieu du Pléistocène moyen et jusqu'à la fin du Pléistocène supérieur, deux genres de rhinocéros coexistent en Europe de l'Ouest (**Fig. 28**). Il n'est pas rare de retrouver dans une même couche archéologique deux voire trois espèces en même temps (Guérin, 1973 ; 1980). La tolérance écologique des rhinocéros pléistocène devait être assez importante, comme en Afrique actuelle par exemple (*Diceros bicornis* Linné, 1758 et *Ceratotherium simum* Burchell, 1817) ou en Asie du Sud-Est (*Dicerorhinus sumatrensis* Fischer, 1814 et *Rhinoceros sondaicus* Desmarest, 1822).

Les rhinocéros actuels sont tous gravement menacés et ont des habitudes très variées en fonction des contraintes humaine et environnementale. Ainsi, il est difficile d'utiliser les études sur les rhinocéros actuels pour comprendre l'éthologie des rhinocéros fossiles.

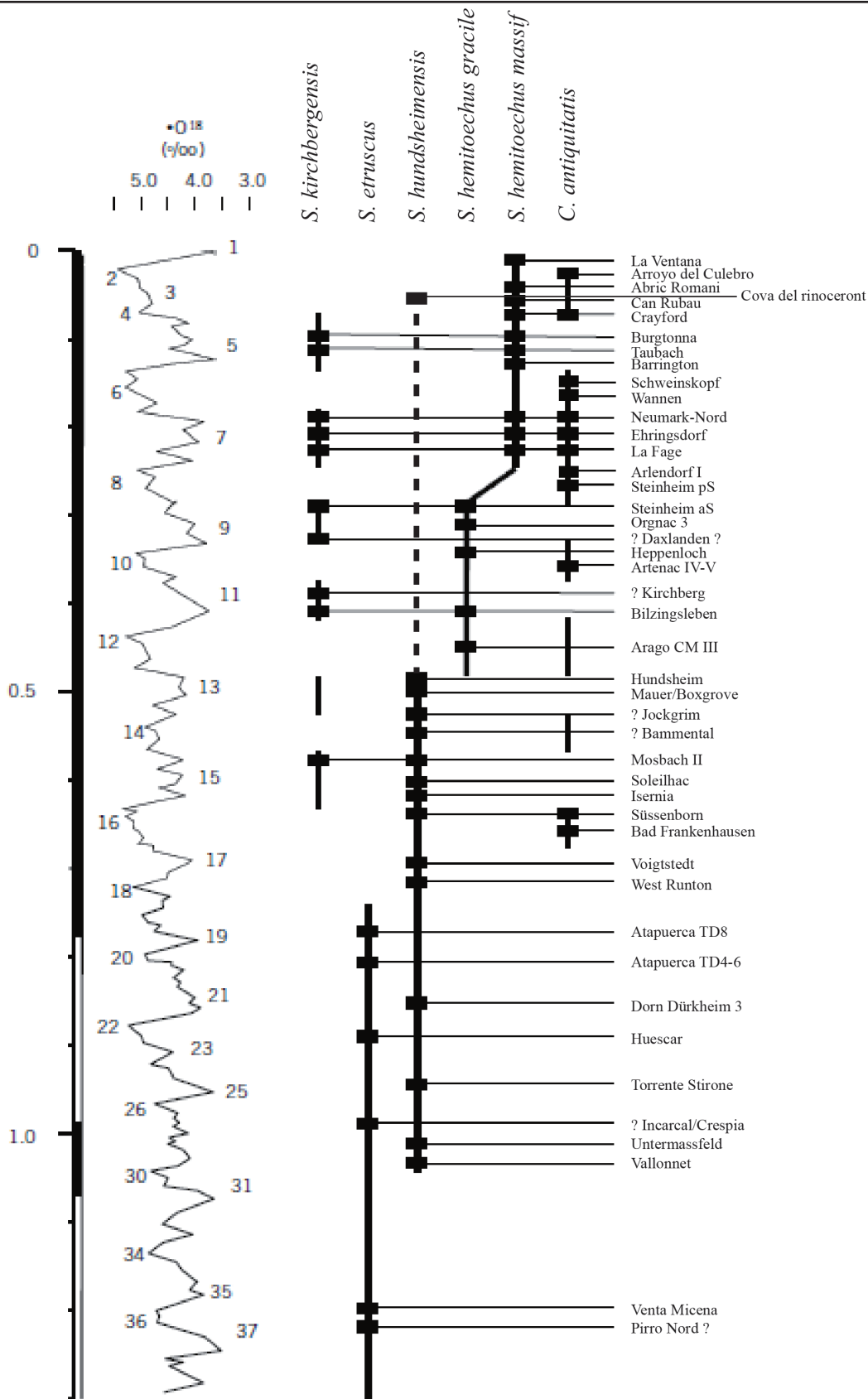


Figure 28 : Distribution stratigraphique des différents rhinocéros en Europe de l'Ouest au cours du Quaternaire, *in* Made (van der), 2010 modifiée.

a) Le genre *Stephanorhinus*

Stephanorhinus hundsheimensis est un rhinocéros de taille moyenne à grande, présent en Europe dès 1,5 Ma jusqu'à 0,5 Ma excepté en Espagne où il persiste jusqu'au stade isotopique 6. Durant cette période, il occupe pratiquement toute l'Europe (Fig. 29) et a donc habité des environnements très variés et contrastés.

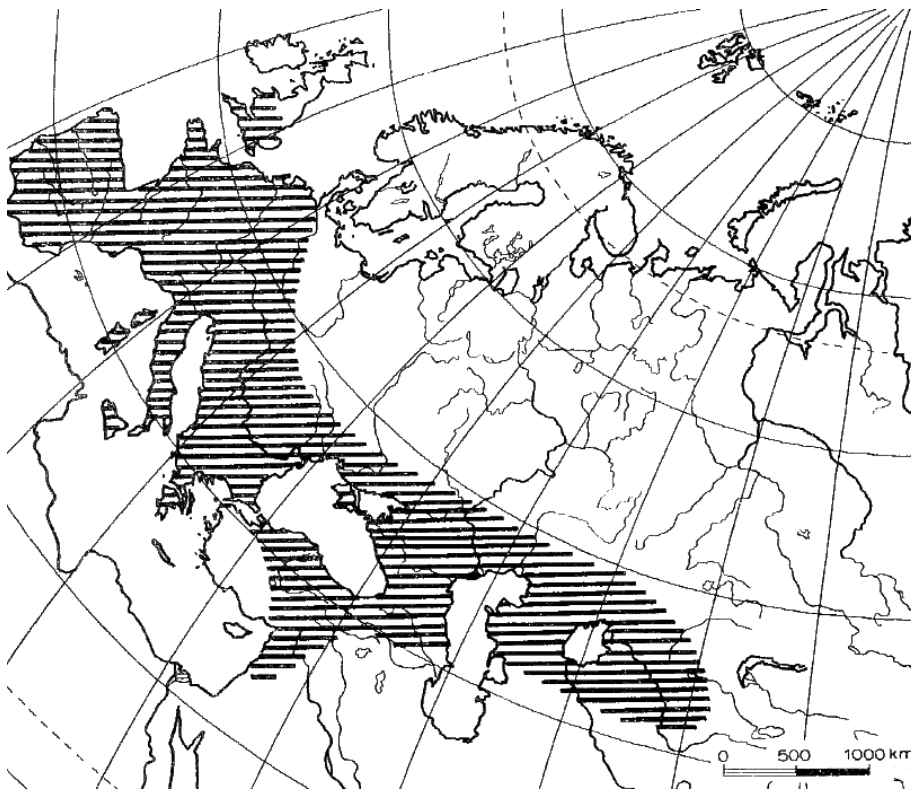


Figure 29 : Aire de répartition approximative de *S. hundsheimensis*, in Kahlke, 1969

Morphologiquement, *S. hundsheimensis* était un rhinocéros aux membres allongés, dont les proportions laissent supposer une locomotion cursoriale (Fig. 30). La position de la tête, mi-haute, laisse supposer que ce rhinocéros se nourrissait de plantes de hauteur intermédiaire sans être spécialisé dans une alimentation de type paisseur ou brouteur (Kahlke et Kaiser, 2011). Les dents brachyodontes laissent à supposer une alimentation de type brouteur (Lacombat, 2005).

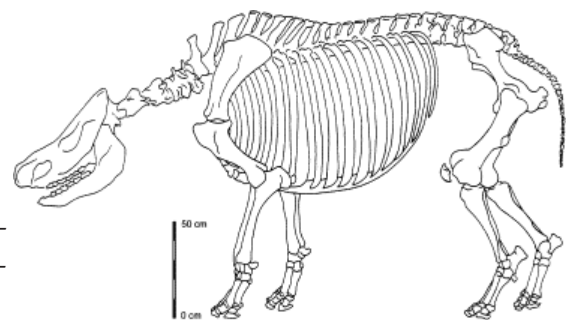


Figure 30 : Reconstitution du squelette de *S. hundsheimensis* à partir d'un individu mâle d'Untermabfeld daté de 1,05 Ma (Kahlke, 2006).

Des études de méso-usure dentaires montrent que *S. hundsheimensis* était très flexible pour son alimentation et son habitat, bien plus que tous les rhinocéros postérieurs (Kahlke et Kaiser, 2011). C'est ce généralisme écologique qui provoquera très probablement sa disparition au cours du Pléistocène moyen avec le succès de *S. hemitoechus*, *S. kirchbergensis* et *C. antiquitatis*. Ces trois rhinocéros étaient bien plus spécialisés et ont concurrencé *S. hundsheimensis* sur des biotopes variés (Guérin, 1980 ; Fortelius et al., 1993). Les rhinocéros spécialisés ont pu être favorisés par l'avènement des cycles de 100 000 ans qui permet une plus grande stabilité comportementale par rapport aux cycles de 41 000 ans nécessitant une importante plasticité (Kahlke et Kaiser, 2011) (cf. Partie I, chapitre II-1).

Stephanorhinus hemitoechus est un animal de taille moyenne à grande possédant une aire de répartition, moins connue que les autres rhinocéros pléistocènes. On le retrouve en Europe, au Proche-Orient (**Fig. 31**) et en Afrique du nord.



Figure 31 : Aire de répartition approximative de *S. hemitoechus* en Europe et en Asie, d'après Pushkina, 2007.

Morphologiquement *Stephanorhinus hemitoechus* a des membres courts et robustes (surtout au niveau des métapodes) et des articulations souples qui lui confèrent un mode de locomotion graviportale (Lacombat 2003 ; 2009). Le port de sa tête était bas (Fortelius et al., 1993) et ses dents sub-hypsodontes. Ces caractères laissent supposer qu'il était plus à l'aise en milieu ouvert (Guérin, 1980 ; Janis, 1990 ; Mazza, 1993) et qu'il était un mangeur mixte de végétation basse (Fortelius, 1982).

Des études de méso-usure dentaires ont montré que malgré sa morphologie spécialisée pour paître, *S. hemitoechus* était un mangeur mixte (Van Asperen et Kahlke, 2015). En effet,

l'alimentation de ce rhinocéros dépendait fortement de son habitat : s'il était contraint de s'adapter à un habitat peu diversifié en végétaux, son alimentation était surtout de type paisseur. A l'inverse, durant les moments où les biotopes étaient plus riches en différents types de végétaux, comme durant le stade isotopique 5, son alimentation se diversifiait (mangeur mixte, Van Asperen et Kahlke, 2015).

Du point de vue du climat, *S. hemitoechus* semble être l'espèce de rhinocéros la moins inféodée à l'humidité (Guérin, 1980). En raison de sa dentition abrasive, *S. hemitoechus* a probablement trouvé dans le bassin méditerranéen un climat favorable à sa diffusion (Lacombat, 2003). Plus tard, à la faveur des stades plus tempérés, l'espèce devient plus commune dans le reste de l'Europe et atteint son extension maximale durant le stade isotopique 5 (Pandolfi et al., 2013).

Stephanorhinus kirchbergensis est un animal de très grande taille, pouvant, pour les grands mâles, atteindre 2,5 mètres au garrot (Guerin et Patou-Mathis, 1996). Sa répartition géographique est très importante : elle concerne l'Europe, le Moyen-Orient, la Sibérie et la Chine (Fig. 32).

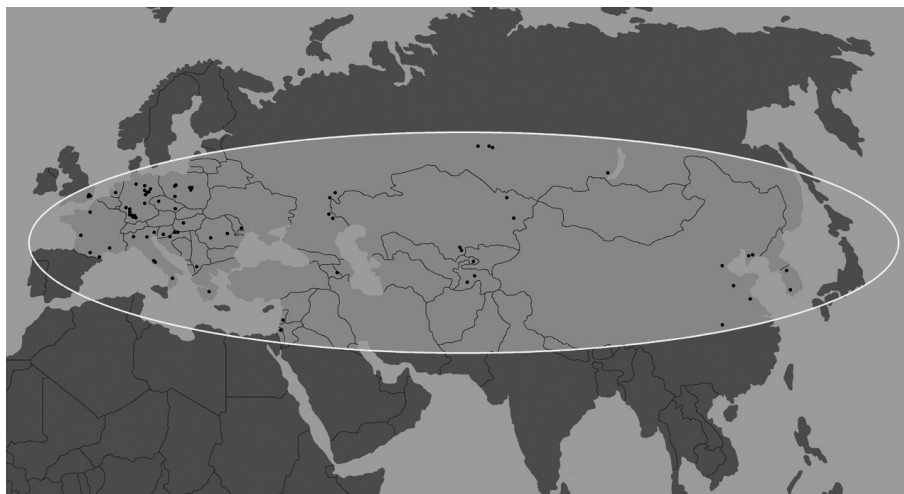


Figure 32 : Aire de répartition approximative de *S. kirchbergensis*, in Billia et Zervanova, 2015.

En Europe, il est connu en France, en Angleterre, en Allemagne, dans toute l'Europe centrale mais aussi en Grèce (Mégapolis, Melentis, 1965). Sa présence est également avérée en Italie. Il semble par contre absent d'Espagne (Lacombat, 2003). Au Moyen-Orient, il est signalé en Israël à Tabun Mont Carmel, au Liban à Ksar'Akil (Hooijer, 1961) et en Azerbaïdjan à Azich

(Aliyev, 1969). Au nord, il est présent jusqu'en Sibérie centrale, à proximité du lac Baïkal (Guérin, 1980). Il a notamment été signalé près de l'Ob' (Krasny Yar, oblast de Tomks, sud-est de la Sibérie occidentale), mais reste très rare dans ces régions (Shpansky et Billia, 2012). À l'est, il est signalé en Chine dans plus de trente sites (Tong, 2001), depuis le Pléistocène inférieur jusqu'au Pléistocène supérieur, avec un apex durant le Pléistocène moyen. *S. kirchbergensis* semble donc être le rhinocéros de Chine le plus répandu dans l'espace et le temps (Tong, 2012).

Morphologiquement, *S. kirchbergensis* était un animal aux membres allongés, au port de la tête assez haut et aux molaires modérément hypsodontes (Fortelius et al., 1993). Ces caractères le classeraient dans le groupe des brouteurs (Guerin et Patou-Mathis, 1996).

Les études de méso-usure dentaires (Van Asperen et Kahlke, 2015) tendent à montrer le même schéma chez *S. kirchbergensis* que chez *S. hemitoechus*. Ces animaux étaient capables de s'adapter à des environnements variés et de changer leur alimentation en fonction du contexte. Ainsi, pendant les moments où la variabilité végétale était basse, *S. kirchbergensis* était un mangeur mixte, et brouteur lorsque les conditions étaient plus favorables.

Ces biotopes préférentiels sont encore mal connus : il a été considéré comme l'un des représentants de la faune tempérée du Quaternaire moyen (Lavocat, 1966). Sa présence pourrait être davantage inféodée à l'humidité du climat qu'à la température (Guérin, 1980). En effet, la densité de vestiges de *S. kirchbergensis* est plus importante dans le centre des terres, peut-être en raison d'un plus haut taux d'humidité qu'au bord des mers (Lacombat, 2009).

Ce taxon reste néanmoins assez ubiquiste étant donnée son aire de répartition importante. Il a, de plus, été signalé en Chine, à Rhino Cave, à plus de 2000 mètres d'altitude (Tong et Wu, 2010). Aujourd'hui, parmi les rhinocérodinés, seul le rhinocéros de Sumatra a été rencontré aussi haut en altitude, bien qu'il ne s'agisse pour lui que d'une zone de passage (Hubback, 1939 ; Rookmaaker et Klee, 2010).

b) Le genre *Coelodonta*

Coelodonta thibetana était déjà adapté aux climats froids : ses dents à haute couronne indiquent qu'il devait avoir une alimentation mixte, plus particulièrement d'herbacées. Son milieu

de prédilection devait être les hauts plateaux tibétains (Deng, et al., 2011). Au cours du Quaternaire, le refroidissement et l'assèchement du climat ont permis aux *Coelodonta* de se répandre en Asie puis en Europe. Ils ont pu coloniser le plus grand territoire jamais occupé par un rhinocéros (Fig. 33), couvrant quasiment toute l'Eurasie, depuis la Corée jusqu'à l'Espagne, dans son expansion maximum (23,78 millions km²) tout en cohabitant avec des *Stephanorhinus* européens (Kahlke et Lacombat, 2008). Le rhinocéros laineux n'a par contre *a priori* jamais traversé le détroit de Béring (comme *Bos*) alors que plusieurs de ces contemporains comme le mammouth, le bison, le yak, l'antilope saïga ou les humains l'ont fait (Prothero et al., 1989) et que le passage était possible à plusieurs reprises au cours du Pléistocène : entre 70 000 et 60 000 ans, entre 45 000 et 35 000 ans et entre 35 000 et 11 000 ans (Hu et al., 2010). Les analyses d'assemblages fossiles de coléoptères en Béringie et ont pu montrer une différence de climat entre la zone occidentale (Nord-Est de la Sibérie), la zone orientale (Alaska/Yukon) et le passage entre les deux. La bande de terre avait un climat mésique, et un sol marécageux alors que les deux Béringie qui l'encadraient étaient plus sèches, certainement steppiques (Elias et Crocker, 2008). Des auteurs ont pensé que cette différence climatique agissait comme un filtre autorisant des espèces comme le mammouth ou le bœuf musqué à traverser et en empêchant d'autres comme le rhinocéros laineux (Guthrie, 2001 ; Kuzmina et al., 2010). Par ailleurs, Boeskorov (2012) a montré que les rhinocéros laineux sont particulièrement malhabiles sur les terrains mous. En analysant une momie de rhinocéros de la rivière Kolyma (Boeskorov et al., 2011), il a découvert que la pression au cm² d'un pied de rhinocéros quand il marche (1,8 kg/cm²) est 3 à 4 fois supérieure à celle d'un élan et 1,5 fois supérieure à celle d'un bison. La traversée d'un marécage devait donc être plus difficile pour cet animal lourd et court sur patte que pour ces congénères plus hauts ou plus légers.



Figure 33 : Aire de répartition approximative maximale de *C. antiquitatis* (d'après Kahlke et Lacombat, 2008).

C. antiquitatis disparaît durant la transition Pléistocène-Holocène. Les dates les plus récentes connues pour ce taxon sont d'environ 10 220 ans BP dans le gisement de Bobylek rock-shelter dans l'Oural (Markova et al., 2011). Le rhinocéros laineux avait certainement dû être préalablement affaibli par les derniers stades interglaciaires particulièrement chauds et accompagnés d'importants changements dans le couvert végétal (Stuart et Lister, 2012). Alors que les mammoths migraient vers l'Est pour trouver refuge sur une île où ils survécurent jusqu'à 3 700 BP, les rhinocéros ont certainement persisté un temps dans l'Oural et les plaines de la Sibérie occidentale (fonctionnant alors comme zone-refuge) avant de disparaître définitivement (Kuzmin, 2010).

L'impact des changements climatiques a été plus progressif sur les populations de mammoth que sur celles de rhinocéros (Markova et al., 2010), peut-être en raison de sa trop grande spécialisation à un biotope particulier (Stuart et Lister, 2012). L'augmentation de l'humidité pendant la transition, augmentant les précipitations et notamment chutes de neige (Guthrie, 1990 ; Sher, 1997) a dû être un facteur aggravant.

Morphologiquement, le rhinocéros laineux a le port de tête bas et les dents très hypsodontes typiques des pousseurs. Son dos est long et ses métapodes trapus lui confèrent une locomotion graviportale (Guérin et Patou-Mathis, 1996). Sa morphologie se rapproche assez du rhinocéros de Java, *R. sondaicus* (Boeskorov, 2012) même s'il est génétiquement plus proche du rhinocéros de Sumatra (*D. sumatrensis*) duquel il se serait séparé il y a 21 à 26 Ma (Orlando et al., 2003).

Le mode de vie de *C. antiquitatis* doit être proche du rhinocéros blanc (*C. simum*) qui affectionne les habitats ouverts et la consommation d'herbacées. De nombreuses convergences anatomiques, liées à leur mode de vie, ont d'ailleurs été observées entre ces deux taxons (Guérin, 1989). L'étude du contenu des estomacs des momies de rhinocéros suggère une alimentation tournée vers les herbacées (Guthrie, 1990). Néanmoins, les études de micro- et méso-usure dentaire et les études biochimiques montrent une plus grande variabilité dans l'alimentation de ces animaux. L'étude de la composition biochimique d'une corne de *C. antiquitatis* congelée dans le permafrost a permis de mettre en évidence une alimentation saisonnière chez cet individu (Tiunov et Kirillova, 2010). Les études sur l'usure des dents montrent que ce rhinocéros devait avoir une préférence pour la consommation de graminées mais savait s'adapter à son milieu et

modifier son comportement alimentaire si besoin (Rivals et al., 2009a).

IV. Synthèse des problématiques éco-paléontologiques des genres *Bos*, *Bison*, *Equus*, *Stephanorhinus* et *Coelodonta*.

Les dynamiques et les processus évolutifs des grands mammifères herbivores comme les bovidés, les équidés ou les rhinocerotidés sont encore parcellaires et mal connus. Ils sont intrinsèquement liés à leur éthologie et leur écologie à travers les relations complexes que la faune entretient avec ses biotopes. La description et la compréhension de paramètres taxinomiques, anatomiques et écologiques de plusieurs espèces sont donc nécessaires pour décrire l'environnement et les relations qu'entretient la faune avec celui-ci. Ces analyses passent d'abord par une détermination taxinomique et anatomique rigoureuse des animaux, puis par la description morphométrique des éléments des squelettes de chacune des cohortes et leurs particularités fonctionnelles. Enfin, la description des habitudes alimentaires (grâce à l'usure dentaire et la morphologie) des différentes espèces et populations issues de chacun des gisements étudiés permet de déterminer les environnements locaux.

En raison de leur grande proximité morphologique, les aurochs et les bisons sont très souvent placés dans la catégorie « grands bovidés » alors qu'il s'agit d'espèces différentes ayant un rythme biologique et un mode de vie différent. La distinction spécifique à l'aide d'outils déjà existants et de nouvelles observations est nécessaire pour une meilleure compréhension de l'écologie des grands bovidés et des biotopes qu'ils occupaient. Les rhinocéros du genre *Stephanorhinus* connaissent une histoire évolutive complexe en Eurasie avec l'existence concomitante de différentes espèces : *S. hundsheimensis*, *S. hemitoechus* et *S. kirchbergensis*. Comme les grands bovidés, le genre *Stephanorhinus* connaît des attributions imprécises dommageables pour la connaissance des espèces et de leurs biotopes.

Pour le genre *Coelodonta*, la transition entre le Pléistocène moyen et supérieur correspond également à la transition entre les taxons *Coelodonta antiquitatis praecursor/Coelodonta tologijensis* et *Coelodonta antiquitatis antiquitatis*. L'apport de nouvelles données pourrait permettre d'apporter des réponses à cette question et de développer nos connaissances sur le

rythme évolutif des rhinocéros laineux. Ce genre a en effet connu un développement linéaire, se spécialisant progressivement depuis le Miocène aux environnements ouverts, froids et secs et à la consommation de graminées. L'étude de ces taxons à une échelle plus locale (géographique comme chronologique) permettrait de détailler les modes d'évolution du genre *Coelodonta* avec une meilleure résolution.

Aujourd'hui, la plupart des paléontologues considèrent que tous les chevaux caballins quaternaires appartiennent à la même espèce : *Equus ferus* ssp. et que les différences morphologiques observées sont d'ordre interspécifique. Pourtant l'holotype d'*Equus ferus*, un tarpan castré (donc domestique), ne ressemble pas anatomiquement aux chevaux pléistocènes (Eisenmann et Mashkour, 2005). De plus, l'histoire évolutive des chevaux durant le Quaternaire est très complexe : ces animaux ont occupé une très large zone géographique durant un laps de temps important, tandis que leur densité de population se contractait et se dilatait en fonction de l'environnement et du climat. Cela a provoqué l'isolation de certains groupes (cf. chapitre I, partie III-1-b) et a pu être le moteur d'évolutions locales comme le suggère le grand nombre d'espèces décrites. L'étude des chevaux suppose ainsi la prise en compte de la variabilité de l'espèce dans un contexte mouvant : les caractères anatomiques peuvent donc traduire des adaptations environnementales, mais aussi des dynamiques évolutives. La distinction des facteurs des transformations anatomiques informe donc sur les dynamiques environnementales (du locus) et évolutives (du taxon).

Ce travail propose donc des descriptions anatomiques et taxinomiques des grands bovidés, des chevaux caballins et des rhinocerotidés du Sud de la France pour la période-clef qu'est la fin du Pléistocène moyen et le début du Pléistocène supérieur afin de mieux comprendre leurs évolutions et leurs filiations. L'apport d'informations sur leurs modes de vie et en particulier leurs modes d'alimentation (par l'étude de l'usure dentaire), la description des environnements locaux au moment de leur mort compléteront nos études pour préciser les modalités de spéciations des chevaux pléistocène. L'étude de la diète des grands mammifères herbivores permet en effet de décrire les climats et les environnements locaux à semi-régionaux. Elle apporte des données sur la variabilité mais aussi sur les milieux et biotopes exploités, parfois en fonction des saisons. Elle peut se faire à une double échelle : géographique mais aussi temporelle, à mettre en relation avec les grandes tendances climatiques, plus globales. Nos données, et nos approches

intégrées, permettront de mieux déterminer les caractéristiques des écosystèmes et des communautés animales et humaines. Nous pourrons ainsi considérer les variations des habitats au cours du temps et tester les modèles précédents de phylogénie, mais aussi de reconstitutions, pour le Sud-Ouest comme pour le Sud-Est de la France. En effet, à la fin du Pléistocène moyen et au début du Pléistocène supérieur, ces deux régions sont occupées par des groupes humains dont les modes de vie, très dépendants de l'environnement, sont encore mal documentés.

Chapitre III : Matériel et méthodes.

Nos questionnements portent sur l'évolution des grands mammifères herbivores et leurs adaptations aux changements environnementaux de la fin du Pléistocène moyen et du début du Pléistocène supérieur. Nous avons donc sélectionné les collections archéo-paléontologiques de onze gisements du Sud-Est et du Sud-Ouest de la France qui livrent des séries fossiles diversifiées (Fig. 34). Une présentation de chacun de ces gisements est donnée ci-dessous, sous forme d'un bilan des travaux précisant le contexte géologique, stratigraphique, taxinomique, taphonomique, paléoenvironnemental, anthropologique et archéologique. Ces contextes sont essentiels pour les interprétations finales de nos études écométriques dans la compréhension des accumulations fauniques et leurs relations avec les comportements humains. Une deuxième partie expose l'ensemble des méthodes d'analyses utilisées, développant notamment différentes approches statistiques. Elles sont appliquées à la fois en paléontologie (biométrie, morphofonction) mais aussi en paléoécologie (écométrie), et concernent même une première approche taphonomique.

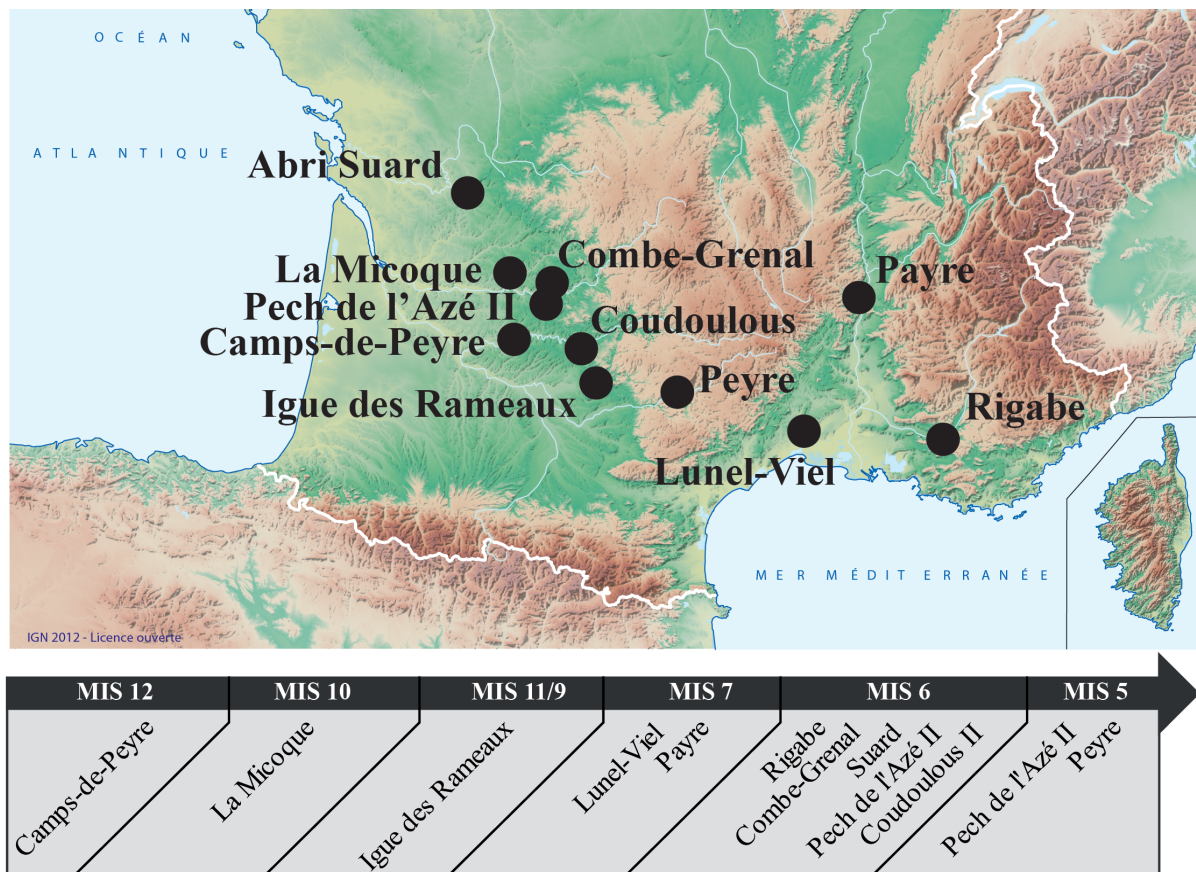


Figure 34 : Position géographique et chronologique des gisements du corpus d'étude.

I. Présentation des sites.

1. Camp-de-peyre.

Le site de Camp-de-peyre (**Fig. 35**), situé à Sauveterre-la-Lémance (Lot-et-Garonne) a été découvert en 1976. Il s'agit d'un aven, mis au jour lors de l'avancée du front de taille de la carrière du Martinet. Après les premiers prélèvements réalisés par R. Pinéda et A. Morala lors de la découverte, des fouilles de sauvetage ont été menées en 1976 et 1977 par F. Delpech, F. Prat et J.-M. Le Tensorer (Delpech et al., 1978).

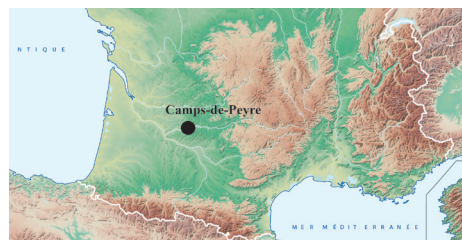


Figure 35 : Emplacement géographique de Camp-de-peyre

Le gisement est situé sur un petit causse calcaire du Crétacé. Durant le Tertiaire et le Pléistocène, plusieurs événements tectoniques ont provoqué l'apparition de failles, élargies par la suite par la circulation de l'eau provoquant l'apparition d'un karst (Le Tensorer, 1981). Certaines fissures se sont ensuite remplies de sédiments et de matériel paléontologique dont le gisement de Camp-de-peyre mais plusieurs autres sites sont également documentés dans ce système karstique (Le Tensorer, 1973).

Le site de Camp-de-peyre en lui-même correspond à une vaste fissure d'une trentaine de mètres de hauteur, très étroite au sommet. La cavité est séparée par un cône d'éboulis (zone B) en deux salles (zone A et C) d'où partent des débuts de galeries (Le Tensorer, 1981) (**Fig. 36**).

Ce gisement n'a livré aucune industrie et l'origine de l'accumulation résulterait d'un piégeage naturel.

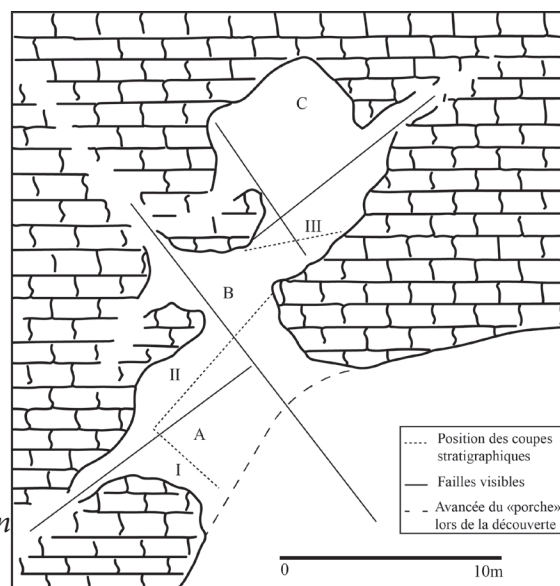


Figure 36 : Plan du gisement de Camp-de-peyre, in Le Tensorer, 1981.

a) *Stratigraphie.*

Les recherches ont eu lieu dans les trois zones de la cavité notées A, B et C. Les dépôts, de plus de cinq mètres d'épaisseur, sont divisés en trois ensembles comprenant plusieurs couches (Le Tensorer, 1981) (**Fig. 37**):

- Ensemble supérieur :

- A : niveaux concrétionnés argileux.
- B : éboulis calcaires argileux.
- C : argiles sableuses rougeâtres.
- D : éboulis anguleux.

- Ensemble moyen :

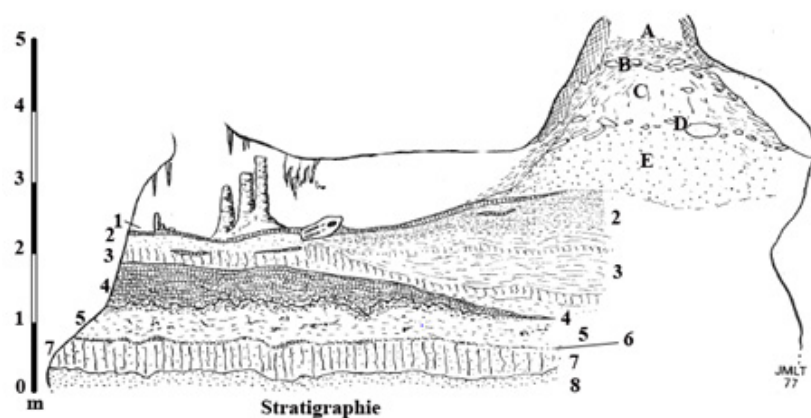
- 1 : plancher stalagmitique.
- 2-3 : ensemble sableux, localement plus argileux. Riches en faune.
- 4 : complexe stalagmitique.
- 5 : niveaux argilo-sableux rubéfiés. Riche en faune.
- 6 : niveau concrétionné.
- 7 : argiles grises.
- 8 : sables argileux roux. Présence de faune.

- Ensemble inférieur :

- 9 : niveau d'argiles versicolores avec des passées sableuses. Complètement stérile.

Les niveaux 5 à 8 s'amincissent de la zone A vers la zone C pour y disparaître.

Figure 37 : Stratigraphie générale (Coupe II) du site de Camp-de-peyre, in Le Tensorer, 1981.



b) Associations fauniques.

La faune de Camp-de-peyre est très variée. Plusieurs espèces de carnivores et d'herbivores sont représentées ainsi que de nombreux rongeurs et lagomorphes (Tabl. 3). Très peu de taxons ont fait l'objet d'une étude précise : après la publication d'une première liste faunique (Delpech et al., 1978), des études ont été menées sur les léporidés (Donard, 1982), sur les rongeurs (Marquet, 1993) et sur les équidés (Guadelli et Prat, 1995).

Tableau 3 : Liste des espèces présentes dans l'aven de Camp-de-peyre, d'après Delpech et al., 1978 et Marquet, 1993.

Auteur	Espèces	Ensemble moyen			Hors-strati.
		2-3	5	8	
Delpech et al., 1978	<i>Panthera</i>	x			
	<i>Meles</i>	x			
	<i>Mustelidae</i>	x			
	<i>Canis etruscus</i>	x			
	<i>Alopex</i> sp.				x
	<i>Vulpes</i>				x
	<i>Ursus</i> sp.				x
	<i>Cervus</i>	x			
	<i>Rangifer</i>	x	x	x	
	<i>Bison</i>	x	x	x	
	<i>Ovis</i>	x	x	x	
	<i>Equus mosbachensis</i>	x	x		
	<i>Rupicapra</i>				x
	<i>Lepus timidus campdepeyri</i>	x		x	x
	<i>Ochotona pusilla</i>	x			
Marquet, 1993	<i>Dicrostonyx torquatus</i>	x			
	<i>Eliomys quercinus</i>	x			
	<i>Apodemus sylvaticus</i>	x			
	<i>Pitymys subterraneus</i>	x		x	
	<i>Arvicola terrestris</i>	x			
	<i>Microtus arvalis</i>	x			
	<i>Allocricetus bursae</i>	x			
	<i>Microtus gregalis</i>	x		x	
	<i>Clethrionomys glareolus</i>				x
	<i>Microtus agrestis</i>				x
	<i>Citellus superciliosus</i>				x
	<i>Pliomys lenki</i>				x

c) Eléments de paléoenvironnement

Les données sur le climat et l'environnement autour de Camp-de-peyre pendant la formation du site reposent sur l'étude de la faune et l'observation des sédiments (Le Tensorer, 1981 ; Marquet, 1993 ; Guadelli et Prat, 1995). Les trois niveaux fossilifères (c. 2-3, 5 et 8) contiennent en abondance du renne, du lemming à collier et du campagnol des hauteurs suggérant un climat très rigoureux. Cette observation est confirmée par l'analyse du sédiment. La présence de mulots sylvestres et de campagnols roussâtres suppose l'existence de lieux abrités. La steppe, parsemée de quelques bosquets d'arbres, devait dominer autour de Camp-de-peyre. Pour les couches 8 à 6, le climat devait être assez rigoureux tandis qu'au début de la formation des couches 3 et 2, il était modérément froid pour devenir de moins en moins clément.

d) *Éléments de datation.*

Comme pour le paléoenvironnement, c'est la composition du spectre faunique qui donne des éléments chronologiques. La présence de *Canis etruscus*, connu par ailleurs à la grotte de l'Escale (Bonifay, 1971) donne au gisement un âge mindélien (Delpech et al., 1978 ; Guadelli et Prat, 1995). Marquet (1993) signale la présence d'*Allocricetus bursae duraciensis* et de *Pitymys* qui suggèrent également un âge assez ancien avant le Riss et à la fin du Mindel. L'accumulation de Camp-de-peyre correspondrait ainsi aux stades isotopiques 10 ou 12.

2. La Micoque

Le site de La Micoque est connu depuis 1895. C'est un site majeur pour la connaissance des cultures et techniques des hommes préhistoriques, car il a permis la première description de deux complexes lithiques : le Micoquien et le Tayacien (Breuil, 1932a ; 1932b). Ce gisement a fait l'objet de nombreuses fouilles successives (Chauvet et Rivière, 1896 ; 1897 ; Capitan, 1896 ; Coutil, 1905 ; Capitan et Peyrony, 1906 ; Capitan, 1907 ; Peyrony, 1908 ; Hauser, 1907 ; 1908) dirigées par : Chauvet et Rivière (1896), Capitan (1896), Harlé (1897), Peyrony (1898 puis de 1929 à 1932), Coutil (de 1903 à 1905), Cartailhac (1905), Hauser (de 1906 à 1907), Bordes (1965) et finalement Debénath et Rigaud (1983 à 1996).

Le site de La Micoque (**Fig. 38**) est situé sur la commune des Eyzies-de-Tayac-Sireuil (Dordogne). Il est localisé sur le flanc gauche de la vallée du Manaurie, confluent avec la Vézère, et domine le lit de la rivière d'une vingtaine de mètres (**Fig. 39**). Il s'agit d'un gisement en pied de falaise de calcaire du Coniacien (Texier, 2009) qui aurait été utilisé comme une halte de chasse par les hommes préhistoriques (Langlois, 2004).



Figure 38 : Emplacement géographique de La Micoque

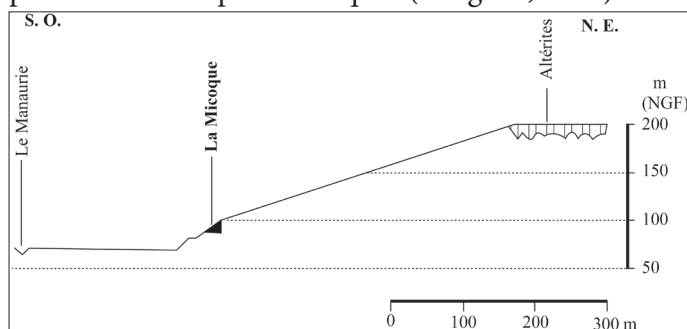


Figure 39 : Profil transversal du versant gauche de la vallée du Manaurie au droit du site de La Micoque, *in* Texier, 2009

a) Stratigraphie

Depuis le XIX^{ème} siècle, de nombreuses interprétations stratigraphiques ont été publiées, revues et commentées par Rosendhal, 2006. En 1933 et 1938, Peyrony décrit une dizaine de couches horizontales et les nomme de A à N. C'est cette publication qui est utilisée comme référence dans la très grande majorité des travaux ultérieurs. Dans le cadre de ce travail, la dénomination des couches par Peyrony sera conservée et associée à l'interprétation géologique la plus récente, publiée par Texier et Bertran en 1993, puis complétée par Texier en 2009 suite aux fouilles de Debénath et Rigaud. Les dépôts de La Micoque comprennent trois ensembles sédimentaires emboîtés (F1, F2 et F3). Les niveaux fossilifères décrits par Peyrony (**Fig. 40**), correspondent tous à l'ensemble sédimentaire médian, F2 (Texier et Bertran, 1993 ; Texier, 2009) :

- A la base de la séquence, la couche A est épaisse d'un mètre. Elle a une texture argileuse à argilo-sableuse et contient des cailloux et des blocs.

- Sur les sept mètres d'épaisseur suivants de l'ensemble sédimentaire, les niveaux sont saturés de galets et graviers calcaires « *granoclassés à structure ouverte à semi-ouverte* » (Texier, 2009 p.24). En bas de cette section, le litage des graviers et sables est oblique (12 à 22°) ou entrecroisé avec des lentilles d'argiles rouges venant boucher les interstices d'entassement. Au-dessus, les niveaux sont sub-horizontaux et comportent des passes limono-sableuses.

Les couches E, H et J sont les plus riches en restes fauniques et seront les seules concernées par l'étude. Les restes osseux déterminables sont trop rares dans les autres niveaux pour permettre des comparaisons satisfaisantes.

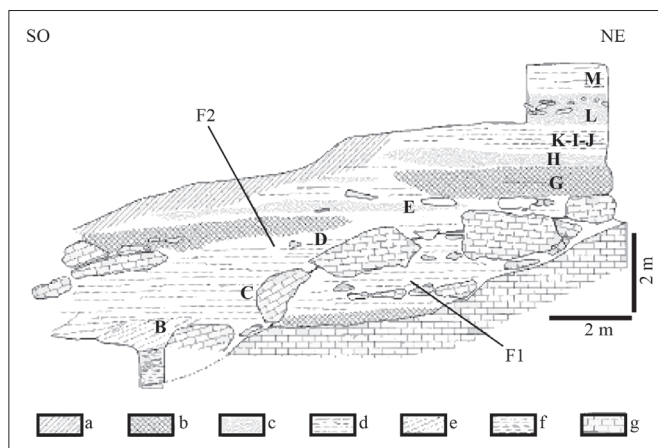


Figure 40 : Séquence stratigraphique de La Micoque avec lithostratigraphie du témoin principal. a : horizon K du sol de surface ; b : horizons cimentés par des carbonates ; c : niveaux diamic-tiques rouges ; d : alluvions graveleuses à stratification horizontales mal exprimée ; e : alluvions graveleuses à stratification entrecroisée ; f : alluvions argileuses ; g : substratum et blocs calcaires volumineux. Les couches indiquées proviennent des travaux de Peyrony, 1938 et de Laville et Rigaud, 1969. Les ensembles F1 et F2 ont été définis par Texier, 2009, *in* Texier, 2009, modifié.

b) Systèmes techniques

Plusieurs systèmes techniques ont été reconnus et décrits dans différents niveaux de La Micoque. La dénomination des industries lithiques a beaucoup évolué entre les années 1930 et aujourd'hui.

Dans un premier temps, les artefacts des niveaux fossilifères les plus anciens (c. E à L) ont été attribués à une nouvelle chrono-culture créée à cette occasion, le Tayacien (Breuil, 1932a). Par la suite, Bourgon (1957) associe cette industrie au « proto-Moustérien », c'est-à-dire, un techno-complexe pré-würmien déjà pleinement moustérien. En 1984, Bordes poursuit cette idée en décrivant par exemple un moustérien primitif dans la couche E. En 1991, Debénath et al., apportent de nouvelles précisions, du plus ancien au plus récent :

- Couche E : la production lithique est caractérisée par un débitage discoïde élémentaire réduit à seulement trois ou quatre enlèvements sur les nucléus. Les produits sont très majoritairement des racloirs (43%) à retouche de type Quina et des denticulés. Cette industrie s'inscrirait bien dans un complexe moustérien non-levallois.

- Couche H : les outils retrouvés forment un ensemble homogène de pièces bifaciales, d'éclats fins et de quelques racloirs simples. La retouche Quina est toujours présente, mais moins abondante que précédemment (Geneste, *in* Debénath et Rigaud, 1992, *in* Langlois, 2005).

- Couches I, J, K et L : les éclats produits deviennent plus minces et tranchants et les nucléus plus discoïdes. Les racloirs sont toujours présents accompagnés de quelques pièces bifaciales.

Dans un second temps, les artefacts du sommet de la séquence (c. N) ont été rapportés au Micoquien (Breuil, 1932b). Ce niveau a été complètement épuisé par les fouilles successives et avait déjà complètement disparu pour les fouilles de Bordes (1965), puis de Debénath et Rigaud (1983 à 1996). Il serait inclus dans l'ensemble sédimentaire médian (F2) de Texier et Bertan, 1993 (Rosendahl, 2006).

Quelques artefacts lithiques ont été ponctuellement retrouvés dans les ensembles sédimentaires F1 et F3 (Texier, 2009). Leur attribution culturelle est encore incertaine bien que Debénath et al., 1991 mentionnent des éclats de taille de bifaces micoquiens, tout en haut de la séquence, dans l'ensemble F3.

c) Associations fauniques

La liste faunique des animaux présents à La Micoque est assez pauvre et très largement dominée par les équidés comme le notaient déjà Chauvet et Rivière en 1897. La liste des espèces la plus récente a été réalisée par Delpech et al., 1995 à partir des fouilles de Debénath et Rigaud (Tabl. 4). Les chevaux représentent 88,4% des restes déterminés.

	Couches/Espèces	E	F	H	I	J	K	L	Total	%
Ensemble moyen	<i>Rangifer tarandus</i>	11+9 ?	1 ?	2+2 ?		1+1 ?	1 ?	10+3 ?	41	3,90%
	Cervidés indet.	7+1 ?		5				1	14	1,30%
	<i>Cervus</i> sp.	4+5 ?		1+2 ?		1 ?			13	1,20%
	Bovidés indet.	1		1					2	0,20%
	<i>Bovinae</i>	15+1 ?	1	13+2 ?	3	7+2 ?		1	45	4,30%
	<i>Rupicapra rupicapra</i>	1 ?							1	0,10%
	Equidés indet.	12		9	88	23		5	137	13%
	<i>Equus caballus</i>	287+17 ?	4+1 ?	97+14 ?	19+2 ?	208+22 ?	12+2 ?	107+2 ?	794	75,30%
	<i>Equus hydruntinus</i>					1 ?			1	0,10%
	<i>Rhinocerotidae</i>				1				1	0,10%
	<i>Elephantidae</i>	1 ?							1	0,10%
	<i>Oryctolagus cuniculus</i>			1					1	0,10%
	<i>Canis lupus</i>	1							1	0,10%
	<i>Ursus</i> sp.	1						2	3	0,30%
Total		374	7	149	113	266	15	131	1055	100%

Tableau 4 : Liste des espèces présentes dans le site de La Micoque. Les chiffres suivis d'un point d'interrogation désignent les déterminations incertaines. D'après Delpech, 1995, in Langlois, 2004.

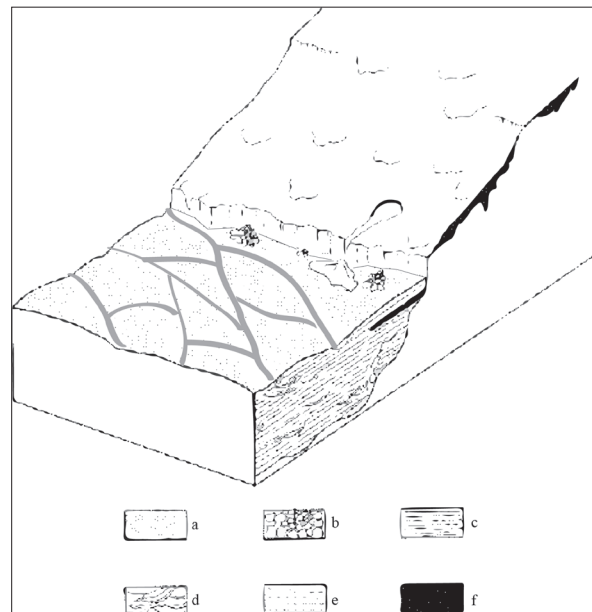
Les chevaux ont déjà fait l'objet de plusieurs études (Prat, 1968 ; Langlois, 2004 ; 2005) qui l'attribuent à *E. mosbachensis*. En 2005, Langlois estime que ce cheval est assez distinct et l'attribue à la sous-espèce *E. mosbachensis micoquii* nov. ssp., Langlois, 2005 dont il est l'holotype.

d) Eléments de paléoenvironnement

Les données paléoenvironnementales proviennent principalement de l'observation des sédiments (Texier et Bertran, 1993 ; Texier, 2009). La nature du dépôt de galets de l'ensemble médian (F2) évoque un transport fluvial vif dans des chenaux d'écoulement droits et instables. Cette organisation est typique du fonctionnement d'une « rivière à chenaux tressés » (Texier, 2009, p.27). Le sédiment serait dans ce cas, déposé par les chenaux. Les écoulements violents et ponctuels au cours de l'année sont typiques de climat aride ou semi-aride (Texier et Bertran, 1993). La morphologie des lentilles de sédiment est interprétée comme l'ersatz de blocs de glace.

Ainsi, l'ensemble médian (F2) correspondrait à une accumulation très rapide au cours d'un même stade isotopique froid. L'environnement était ouvert et marqué par la présence très proche d'une rivière capricieuse (**Fig. 41**). Le climat était probablement aride et rigoureux.

Figure 41 : Essai de reconstitution de l'environnement morpho-sédimentaire lors des occupations humaines. En gris, la rivière à chenaux tressés. a : alluvions grossières ; b : éboulis ; c : alluvions à stratification sub-horizontale ; d : alluvions à stratification entrecroisée ; e : alluvions argileuses ; f : altérites et coulées de débris formées aux dépens de celles-ci, *in* Texier, 2009.



Les données cémento-chronologique et l'étude de la composition des harems de chevaux présents sur le site (Langlois, 2004) donnent des indications saisonnières sur l'occupation du site par les hommes. Ces derniers auraient chassé des chevaux uniquement à la bonne saison, entre mai et novembre, en centrant leur choix sur les juments.

e) Éléments de datation.

Les datations radiométriques les plus récentes ont été proposées par Falguères et al., 1997, elles combinent les méthodes d'ESR et d'U/Th et ont été appliquées sur des dents de chevaux. Elles proposent des dates allant d'environ 350 000 ans pour les couches les plus anciennes (c. E) à environ 280 000 ans pour les couches supérieures (c. L) de l'ensemble médian. Ces dates confirmeraient les hypothèses de Texier et Bertran (1993) et correspondraient au stade isotopique 10 (Falguères et al., 1997).

3. L'Igüe des Rameaux.

Le gisement de l'Igüe des Rameaux est situé dans la commune de Saint-Antonin-Noble-Val dans le Tarn-et-Garonne (Fig. 42). Il a été découvert en 1971 par la Société Spéléo-Archéologique de Caussade (S.S.A.C.). En 1985, en menant des travaux de désobstruction, les membres de la S.S.A.C. découvrent une nouvelle galerie recelant un abondant matériel paléontologique et archéologique. Des fouilles de sauvetage ont été réalisées dès 1985 et des fouilles programmées dirigées par F. Rouzaud ont suivi entre 1987 et 1991 (Rouzaud, 1985 ; Rouzaud et al., 1986 ; 1987 ; 1988 ; 1989 ; 1990a ; 1990b ; 1991). La cavité a livré de très nombreux restes fauniques, mais aussi quelques artefacts lithiques (Rouzaud et al., 1990a ; Coumont, 2006).

Le gisement fossilifère est contenu dans une diaclase large de 2 à 5 mètres à sa base, longue d'une cinquantaine de mètres avec un dénivelé d'une vingtaine de mètres (Fig. 43). Un important massif stalagmitique sépare la galerie en deux zones nommées : partie Amont et partie Aval. La configuration du site ne permettant pas de poser un carroyage général, des secteurs de fouille ont été définis dans ces deux zones. Ainsi, les secteurs A, B, C et D correspondent à la zone Amont et les secteurs E, F et G, à la zone Aval (Fig. 44).

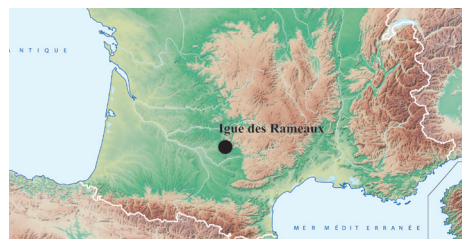
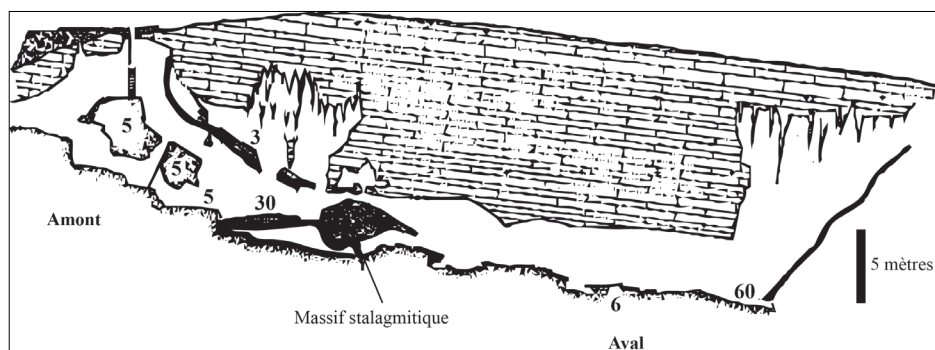


Figure 42 : Emplacement géographique de l'Igüe des Rameaux



Figure 43 : Plan simplifié de la cavité. Modifié d'après Rouzaud et al., 1990a. La flèche indique le Nord et les lettres, les secteurs de fouille, *in* Boudadi-Maligne, 2010.

Figure 44 : Relevé topographique de la cavité de l'Igüe des Rameaux, d'après F. Rouzaud et al., 1990a, *in* Coumont, 2006.



a) *Stratigraphie.*

La stratigraphie de l'Igue des Rameaux est assez compliquée. Le réseau karstique est toujours en activité et les ensembles sédimentaires ont été très perturbés par plusieurs soutirages successifs qui ont mené à une inversion partielle des dépôts de la zone Aval et à un mélange d'une partie des couches 5 et 6.

Boudadi-Maligne (2010, p. 242) fait la synthèse des travaux de Rouzaud et al. (1990a), Jeannet (2005) et Coumont (2006) qui permettent d'identifier quatre épisodes de remplissage :

« - Les dépôts les plus anciens (couches 590 à 593, secteurs B, C, D, E et F) se forment alors que le réseau est souvent en charge, entraînant le lessivage de plusieurs de ces couches. Ces dépôts ne contiennent pas de restes osseux ou lithiques.

- Dans un second temps, des niveaux fossilifères se mettent en place dans le secteur Amont. Au-dessus du plancher stalagmitique 4, les couches 3 et 30 livrent des restes osseux. La concrétion entre les secteurs D et E individualise alors, les zones Aval et Amont.

- Au cours d'un troisième épisode, les dépôts de la zone Aval (couches 60, 61, 62, 621, 622 et 63) se mettent en place. Dans ces niveaux, les restes de faunes sont très abondants.

- Enfin, dans un quatrième temps, les dépôts de la partie Amont (couches 5, 50, 501 et autres subdivisions) se forment au-dessus d'un fin plancher stalagmitique (couche 55). »

L'étude taphonomique menée sur les restes d'herbivores par Coumont (2006) démontre l'indépendance complète des deux zones, Aval et Amont, puisqu'aucun remontage n'existe entre ces deux secteurs. Ils sont, en revanche, présents entre les couches de l'ensemble 5 d'une part et de l'ensemble 6 d'autre part, suggérant que ces subdivisions ne correspondent pas à l'histoire taphonomique des ossements. Ainsi, les restes osseux des ensembles 5 et 6 dans leur globalité seront concernés par cette étude. Ils sont, en effet, particulièrement abondants dans ces niveaux alors que l'ensemble 3 est assez pauvre. Ce dernier correspond à un ancien remplissage, dont le soutirage surmonte les niveaux plus récents de l'ensemble 5 (donc inversion stratigraphique ici).

b) *Industrie lithique et activité humaine.*

Soixante-seize pièces lithiques ont été découvertes exclusivement dans la partie Amont de l'Igüe des Rameaux. La grande majorité de ces artefacts sont des galets de quartz locaux et aménagés (Rouzaud et al., 1990a).

La présence de petites séries lithiques a été régulièrement observée dans les avens pièges comme à Coudoulous I, Coudoulous II ou La Borde (Brugal et Jaubert, 1991). Cette récurrence traduirait un « *charognage contrôlé et actif* » (Brugal et Jaubert, 1991, p. 38) de la part des hommes préhistoriques. Dans le cas de l'Igüe des Rameaux, très peu de stries de découpe ont pu être observées sur les restes osseux. En revanche, Coumont (2006) note une sous-représentation des os des membres des chevaux par rapport aux crânes ou aux os des ceintures. Elle émet ainsi l'hypothèse que l'accumulation de l'Igüe des Rameaux est due à la chute accidentelle d'animaux dans la cavité. Les humains seraient, ensuite, venus prélever les pièces les plus faciles à transporter sur les carcasses.

c) *Associations fauniques.*

Un nombre très abondant d'espèces est présent à l'Igüe des Rameaux (Tabl. 5). Dans la partie aval, ce sont les carnivores et en particulier les loups qui dominent très largement le spectre faunique tandis que dans la partie Amont, les herbivores sont les mieux représentés, notamment par les chevaux dont le NMI a été estimé à 25 individus (Coumont, 2006).

Espèces	Partie Amont	Partie Aval
<i>Elephas antiquus</i>	x	x
<i>Coelodonta antiquitatis</i>	x	x
<i>Equus caballus</i>	xx	x
<i>Equus hydruntinus</i>	x	x
<i>Haploidoceros mediterraneus</i> / <i>Euctenoceros mediterraneus</i>	x	x
<i>Cervus elaphus</i>	x	x
<i>Caprinae</i>	x	
<i>Hemitragus</i>	x	x
<i>Bovinae</i>	x	x
<i>Sus scrofa</i>	x	x
<i>Canis lupus lunellensis</i>	x	xx
<i>Vulpes</i>	x	x
<i>Ursus arctos</i>	x	x
<i>Crocota spelaea</i>	x	xx
<i>Hyaena prisca</i>	x	x
<i>Panthera (Leo) spelaea</i>	x	xx
<i>Lynx sp.</i>	x	
<i>Mustelidae</i>		x
<i>Lagomorphes</i>	x	x
<i>Marmota sp.</i>		x
<i>Arvicola sp.</i>	x	x
<i>Microtinae</i>		x
<i>Muridae</i>		x
<i>Talpa</i>	x	x
<i>Ericaneus</i>		x
<i>Aves</i>	x	x
<i>Chiroptera</i>	x	x
<i>Amphibiens</i>		x
<i>Cheloniens</i>	x	
<i>Reptilia</i>		x

Tableau 5 : Liste des espèces présentes dans le site de l'Igüe des Rameaux, d'après Rouzaud et al., 1990a et Boudadi-Maligne, 2010, modifié. Les croix représentent l'abondance relative des espèces.

d) *Eléments de paléoenvironnement.*

Le paléoenvironnement associé aux dépôts de l'Igue des Rameaux est assez mal connu. Les tests palynologiques ont montré qu'aucun pollen n'était conservé dans les sédiments (Rouzaud et al., 1988). L'étude de la microfaune a permis d'évaluer l'ambiance climatique et environnementale autour du site en fonction des niveaux sédimentaires (Jeannet et Mein, 2016). L'écart entre les températures hivernales et estivales traduit un climat tempéré-frais pour la partie Aval et semi-continental pour l'ensemble Amont. Leurs moyennes sont assez stables au cours du temps. Les précipitations diminuent légèrement depuis l'ensemble Aval jusqu'à la partie Amont tandis que le nombre de jours d'enneigement augmente légèrement. La couverture forestière atteint presque 25% de la composition de la végétation pour la partie Aval et diminue légèrement pour la partie Amont où la steppe domine avec 46,2% de la composition.

L'étude des courbes de mortalité des herbivores des deux ensembles informe, par ailleurs, sur la saisonnalité. La chute des ongulés dans l'aven semble avoir toujours eu lieu en été, quel que soit l'ensemble ou la zone (Coumont, 2006).

e) *Élément de datation.*

Plusieurs tentatives de datations U/Th ont été réalisées sur les planchers stalagmitiques du site (Rouzaud et al., 1991) sans fournir de résultats fiables (Boudadi-Maligne, 2010). Ainsi, seule la faune et le degré évolutif des espèces informent sur l'ancienneté du remplissage. L'accumulation se serait produite en deux temps (Rouzaud et al., 1990a ; Jeannet, 2005 ; Coumont, 2006) :

- La présence de taxons du Pléistocène moyen comme *Haploidoceros mediterraneus* (anciennement genre *Euctenoceros*, Croitor et al., 2008) ou *Hyaena prisca* a été interprété comme la preuve d'un remplissage entre la fin du Mindel et le début du Riss. Il serait ainsi daté d'environ 340-300 000 ans BP et serait contemporain de Lunel-Viel (Rouzaud et al., 1990a). La taille des hyènes, des loups et des chevaux indiquerait une seconde phase de remplissage plus récente par rapport au spectre faunique de Lunel-Viel (Rouzaud et al., 1990a).

- L'étude de l'évolution différentielle de l'émail d'Arvicola suggère que l'ensemble 3 se serait déposé en premier lieu vers 300 000 ans BP alors que les ensembles 5 et 6 seraient plus ou moins contemporains et datés de l'Éémien (Jeannet, 2005). La révision du matériel des muridés en

2016 (Jeannet et Mein, 2016) suggère plutôt un remplissage uniquement au Pléistocène moyen.

Plusieurs travaux récents permettent de discuter ces datations hypothétiques. Pendant longtemps, *Haploidoceros mediterraneus* n'était connu qu'à Lunel-Viel et l'Igue des Rameaux, mais il a été décrit récemment en Espagne dans des niveaux datés du début du Pléistocène supérieur (Daura et al., 2015). Cette découverte atteste sa présence au Pléistocène supérieur et nuance son statut de « marqueur biochronologique ancien ». Le loup de l'Igue des Rameaux appartient à la même sous-espèce que celui de Lunel-Viel ; la différence de taille entre les deux populations est très probablement due à des variations climatiques avec des individus soumis à un climat méditerranéen et qui seraient alors de plus petite taille que leurs homologues plus « continentaux » (Boudadi-Maligne, 2010). De nombreux processus ont altéré le remplissage de l'Igue des Rameaux dont on connaît encore mal les étapes des dépôts. Ainsi, la position des espèces à travers leur emplacement stratigraphique est sujette à débat ce qui limite les études biochronologiques. Par ailleurs, les nouvelles connaissances acquises sur l'évolution de certaines espèces doivent être prises en compte dans l'étude chronologique de ce gisement.

Dans le cadre de ce travail, nous nous baserons sur l'étude la plus récente, menée sur les loups par Boudadi-Maligne en 2010. Cette auteure considère les loups de l'ensemble 6 de l'Igue des Rameaux comme une population homogène datée de la deuxième moitié du Pléistocène moyen (stades isotopiques 12 à 7). Toutes les études antérieures s'entendent, par ailleurs, sur l'attribution de la séquence à un stade isotopique tempéré et ce sera également notre cas.

4. Lunel-Viel

Les grottes de Lunel-Viel, ou grottes du Mas des Caves, se situent dans l'Hérault à proximité du village éponyme de Lunel-Viel, entre Montpellier et Nîmes (**Fig. 45**).

Au total, quatre grottes ont été découvertes et une cinquième est mentionnée (**Fig. 46**). Cette dernière cavité correspond probablement à un petit boyau de la grotte IV n'ayant connu qu'un ramassage de surface (M.-F. Bonifay, comm. pers.). Les grottes II et III sont de simples fissures longues d'une cinquantaine de mètres qui s'ouvrent à proximité de la grotte I. Celle-ci forme un couloir de 180 mètres de long jusqu'à 15 mètres de large avec une hauteur de plafond allant de 1 à 4 mètres.



Figure 45 : Emplacement géographique de Lunel-Viel

Dans son prolongement, la grotte IV possède un profil plus vertical que la grotte I et forme un couloir large de 10 à 20 mètres, long de 140 mètres et dont la hauteur peut atteindre les 20 mètres (Guilhaumon, 1982). Elles font toutes parties d'un même système karstique creusé dans un calcaire miocène et renferme « des dépôts limoneux et graveleux issus du lessivage des formations superficielles fluvio-torrentielles des Costières du Languedoc d'âge Pliocène supérieur et Pléistocène anciens » (Bonifay, 1980, p. 233). Durant la seconde partie du Pléistocène moyen, l'effondrement du plafond a scindé la grotte en deux (grotte I et IV) en formant une doline. Les grottes I et IV sont ensuite occupées par des lacs souterrains (Bonnet, 1967 ; Bonifay, 1981 ; Le Grand, 1994a ; 1994b ; Fosse, 1994a).

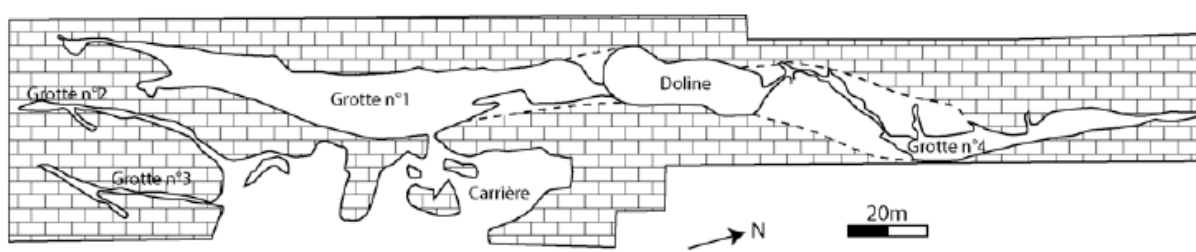


Figure 46 : Plan des cavités de Lunel-Viel, *in* Boudadi-Maligne, 2010

La première grotte de Lunel-Viel est découverte en 1800 lorsque l'exploitation du calcaire comme pierre de construction perce le flanc de la grotte. Les cavités II et III sont probablement découvertes de la même façon. En 1824, des visiteurs remarquèrent un os qu'ils portèrent à la faculté des Sciences de Montpellier. Marcel de Serres l'attribue à l'aurochs et organise des fouilles entre 1824 et 1827 sous la direction de M. Mouquin-Taudon. En dégagant une partie du remplissage, ils découvrent alors la véritable ampleur de la grotte I de Lunel-Viel (Noury, 1997). Ils ont creusé une tranchée de soixante mètres de long (volume fouillé d'environ 600 m³) qui leur permet de recueillir 1 200 pièces ostéologiques et mène à la publication d'une monographie en 1839 (Serres (de), et al., 1839). Connue essentiellement pour son remplissage paléontologique, les premières mentions d'artefacts lithiques provenant de Lunel-Viel sont plus tardives ; en 1865, F. Garrigou signale la présence de quartzites taillés dans la collection de l'abbé Lavergne, pièce qui aurait été remise à Lartet (Garrigou, 1865).

Après une première visite en 1957, de nouvelles fouilles reprennent 150 ans après les premières, entre 1962 et 1983 sous la direction d'Eugène Bonifay. Ces recherches permettent de retrouver l'entrée naturelle de la grotte I et de découvrir la grotte IV. Les deux grottes formaient un ensemble unique lorsqu'une portion du plafond s'est effondrée, formant une doline (**Fig. 47**).

Celle-ci a constitué l'ouverture naturelle des grottes et a permis leur fonctionnement comme abri pendant 80 000 ans. Par la suite, le colmatage total de la doline a interdit l'accès aux grottes. La grotte IV et son extension probable la grotte V ont fait uniquement l'objet de ramassages de surface avant que leur accès ne soit comblé pour leur préservation. Les fouilles se sont ainsi concentrées dans la grotte I sur une surface assez limitée (Noury, 1997).

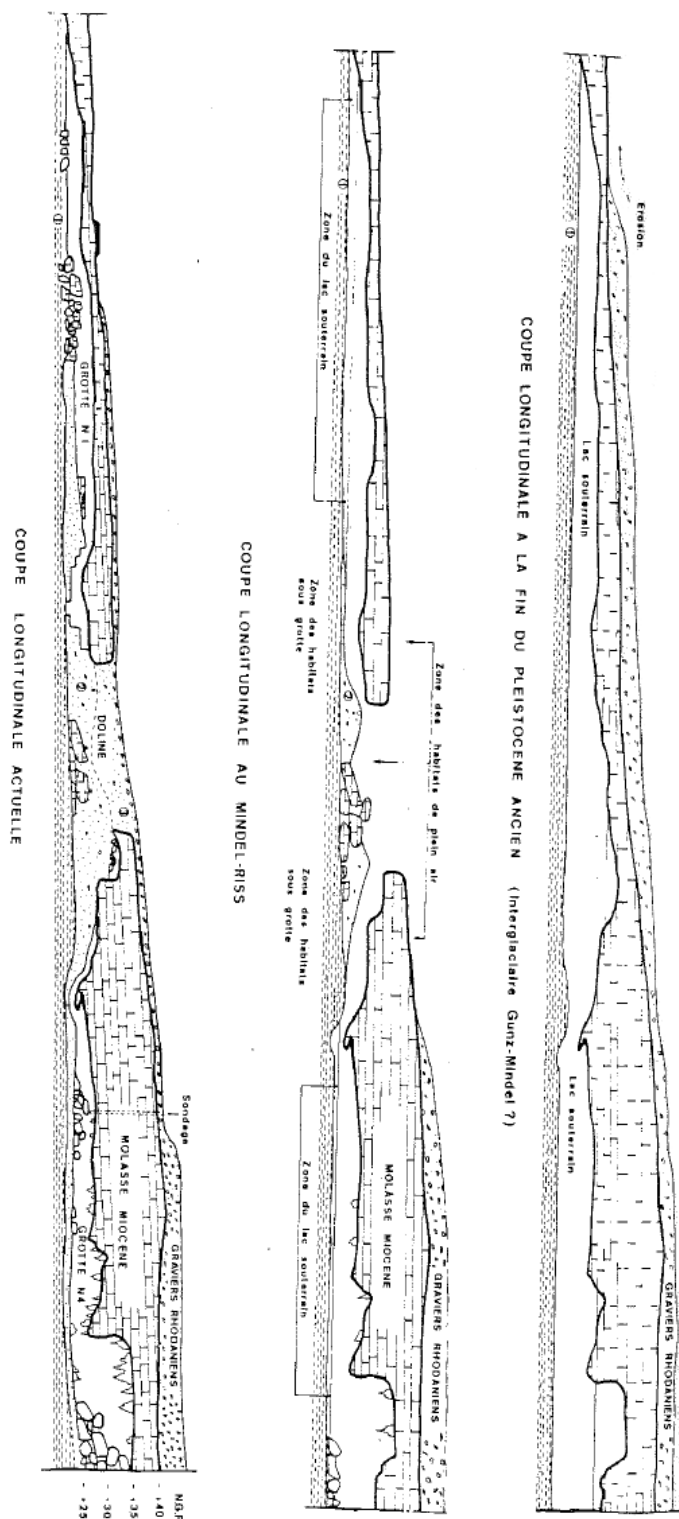


Figure 47 : Coupe longitudinale de Lunel-Viel à la fin du Pléistocène ancien, au Mindel-Riss et actuellement, *in* Bonifay, 1981.

a) Stratigraphie.

Quatorze couches ont été identifiées dans la grotte I (Fig. 48) sur la base de critères macroscopiques des sédiments (Bonifay, 1968). Les couches 1 à 5 correspondent à un premier ensemble stratigraphique correspondant au glissement des objets et du sédiment depuis le cône d'éboulis au niveau de la doline alors qu'elle était déjà partiellement obstruée (Le Grand, 1994b). Dans le second ensemble (couches 6 à 14), le dépôt résulterait d'apports naturels (cône d'éboulis, lac) et anthropiques. Le matériel est considéré comme étant en position primaire (Bonifay, 1981 ; Le Grand, 1994b). Les remontages et les études taphonomiques menés sur le matériel lithique (Le Grand, 1994a) et faunique (Fosse, 1994a) contestent l'intégrité des couches, très altérées par des phénomènes de gravité et ruissellement. En revanche, très peu de remontages ont pu être faits entre les deux grands ensembles. Ainsi, Fosse (1996) propose de considérer le matériel archéo-paléontologique en regroupant les couches : de la première à la cinquième puis de la sixième à la onzième.

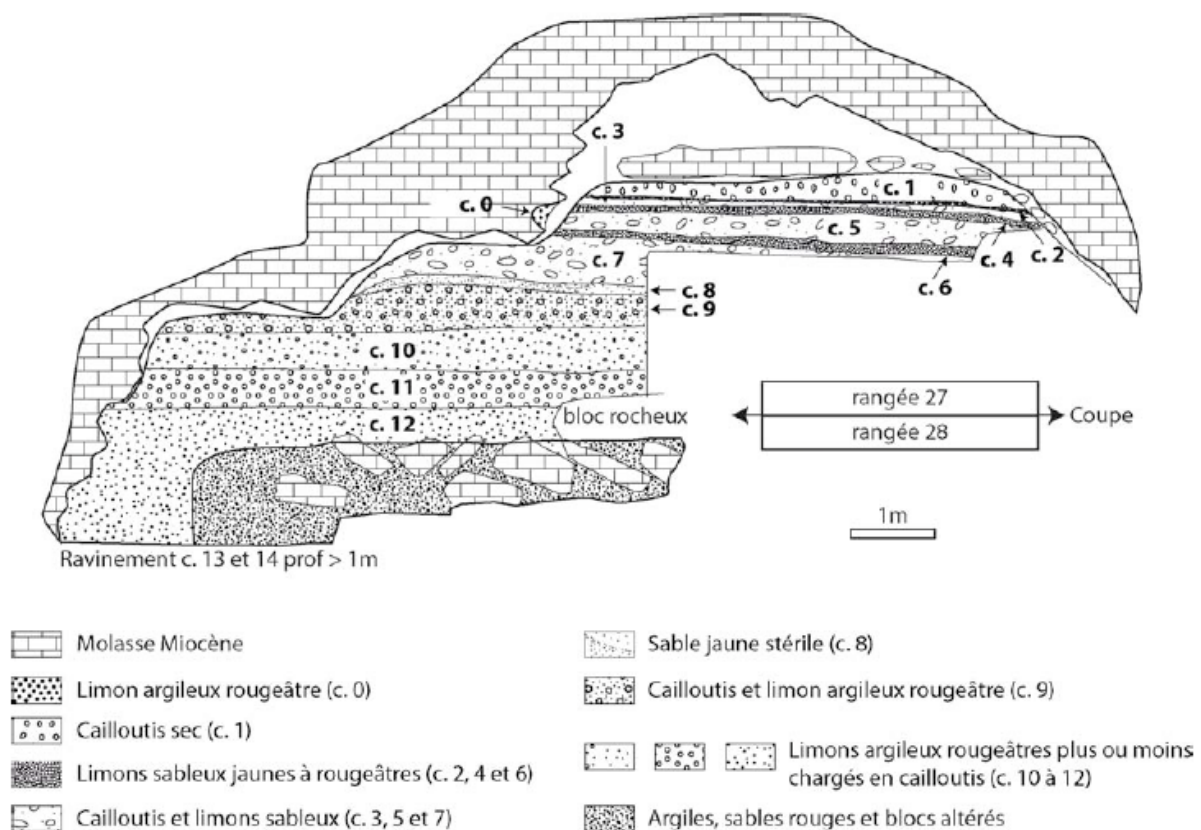


Figure 48 : Stratigraphie de la grotte de Lunel-Viel I, in Boudadi-Maligne, 2010.

b) Industrie lithique et activités humaines.

Le matériel lithique correspond à des objets en quartz, quartzite et silex surtout présents dans l'ensemble supérieur (Le Grand, 1994a). Le débitage est Levallois sans biface (Bonifay, 1989) sur des blocs de silex de bonne qualité, par surfaces alternées sur du silex de qualité médiocre et le façonnage de galets taillés sur des blocs de quartzite (Le grand, 1994a).

Des traces humaines d'aménagement de l'espace ont été observées lors de la fouille : foyers, pavage, murets et alignements de blocs (Bonifay, 1981). Leur existence est néanmoins fortement critiquée et ne peut être considérée sans réserve (Le Grand, 1994a).

L'occupation humaine a pendant longtemps été considérée comme l'agent principal du remplissage. Cette idée est nuancée dès 1982 (Guilhaumon, 1982) puis des études taphonomiques postérieures ont montré que les hyènes étaient les principales responsables de l'accumulation (Fosse, 1994a ; 1996 ; Fourvel, 2012 ; Fourvel et al., 2012).

c) Associations fauniques

De nombreux taxons provenant de Lunel-Viel I ont déjà fait l'objet d'analyses paléontologiques : les carnivores (Bonifay, 1971), dont les loups (Boudadi-Maligne, 2012), les équidés (Bonifay, 1980 ; 1981), les bovidés (Brugal, 1983 ; 1984) et les cervidés (Noury, 1997 ; Croitor et al., 2008). Ces travaux ont permis de définir un spectre faunique important et varié (**Tabl. 6**), dominé par les cervidés, les équidés et les bovidés. Parmi les carnivores, ce sont les hyènes qui sont les mieux représentées.

Il faut noter que le rhinocéros a été attribué à *Dicerorhinus etruscus* par M.-F. Bonifay (1973) ce qui paraît un peu tardif pour ce taxon. Dans sa thèse, C. Guérin (1980) en fait un *S. hemitoechus* sans justifier ce changement et en 2003, F. Lacombe suit l'avis de Guérin sans plus de précision.

Espèces	Auteur
<i>Dicerorhinus etruscus</i> /	Bonifay, 1971 /
<i>Stephanorhinus (Dicerorhinus) hemitoechus</i>	Guérin, 1980
<i>Cervus elaphus</i>	Croitor <i>et al.</i> , 2008
<i>Euctenoceros mediterraneus</i>	Croitor <i>et al.</i> , 2008
<i>Capreolus cf. süssenbornensis</i>	Fosse, 1994b
<i>Equus mosbachensis palustris</i>	Bonifay, 1980
<i>Equus hydruntinus minor</i>	Bonifay, 1991
<i>Bison cf. schoetensacki</i>	Brugal, 1983
<i>Bos primigenius trochoceros</i>	Brugal, 1983
<i>Sus sp.</i>	Fosse, 1994b
<i>Crocuta spelaea intermedia</i>	Bonifay, 1971 ; Fosse, 1994b
<i>Hyaena prisca</i>	Bonifay, 1971 ; Fosse, 1994b
<i>Panthera (leo) spelaea</i>	Bonifay, 1971 ; Fosse, 1994b
<i>Lynx spelaea</i>	Bonifay, 1971 ; Fosse, 1994b
<i>Lynx cf. pardina</i>	Bonifay, 1971 ; Fosse, 1994b
<i>Felis lunellensis</i>	Bonifay, 1971 ; Fosse, 1994b
<i>Felis monspessulana</i>	Bonifay, 1971 ; Fosse, 1994b
<i>Ursus cf. deningeri</i>	Bonifay, 1971 ; Fosse, 1994b
<i>Canis lupus lunellensis</i>	Bonifay, 1971 ; Fosse, 1994b ; Boudadi-Maligne, 2010
<i>Cuon priscus</i>	Bonifay, 1971 ; Fosse, 1994b
<i>Vulpes vulpes</i>	Bonifay, 1971 ; Fosse, 1994b
<i>Meles thoralis spelaeus</i> /	Bonifay, 1971 ; Fosse, 1994b /
<i>Meles meles</i>	Argant <i>et Mallye</i> , 2005 ; Mallye, 2007
<i>Mustela palerminea</i>	Bonifay, 1971 ; Fosse, 1994b
<i>Lutra sp.</i>	Bonifay, 1971 ; Fosse, 1994b

Tableau 6 : Inventaire des espèces de grands et moyens mammifères présents à Lunel-Viel.

La séquence a également livré quelques restes de micromammifères, notamment *Microtus brecciensis* et *Pitymys duodecimcostatus* (Jeannet, 1976), une quarantaine d'espèces d'oiseaux (Mourer-Chauviré, 1975) ainsi que des restes de léporidés, batraciens et tortues.

Les données métriques du squelette des bovinés ont été transmises par J.-Ph. Brugal, qu'il en soit ici remercié.

d) *Eléments de paléoenvironnement*

Ce sont les associations fauniques qui informent le mieux sur l'environnement et le climat lors du dépôt des deux ensembles. Dans l'ensemble supérieur, la végétation arbustive était peu abondante tandis que dans l'ensemble inférieur, le milieu était plus fermé. Le climat devait

être plus chaud pour l'ensemble supérieur que pour l'ensemble inférieur (Fosse, 1994a). De plus, la présence de certaines espèces d'oiseaux comme *Hieraaetus fasciatus* et *Falco naumanni* est typique de l'espace méditerranéen. Enfin, à partir de la taille des phalanges III des chevaux, M.-F. Bonifay suppose un milieu très humide, voire marécageux par moment (Bonifay, 1980).

e) *Eléments de datation.*

Le stade évolutif de certains animaux présents dans les niveaux de Lunel-Viel comme le rhinocéros, l'haploidoceros, l'hydrontin et le blaireau ont permis d'estimer que les dépôts datent de la fin de l'interglaciaire Mindel-Riss, c'est-à-dire, environ 350 000 ans BP (Bonifay, 1975). Depuis quelques temps, cette estimation est critiquée en même temps que le stade évolutif des taxons invoqués. En effet, *Meles thoralis* correspondrait plutôt à *Meles meles* (Argant et Mallye, 2005 ; Mallye, 2007) et *Dicerorhinus etruscus* pourrait être un *Stephanorhinus hemitoechus* (Guérin, 1980 ; Lacombe, 2003). La taille des premières molaires inférieures du loup est particulièrement réduite comme c'est le cas parmi les loups les plus anciens. Cette morphologie peut néanmoins également être expliquée par le milieu méditerranéen qui influence négativement la taille du loup (Boudadi-Maligne, 2010). L'ancienneté du site de Lunel-Viel peut ainsi être relativisée et sera discutée dans les parties suivantes.

5. Payre.

Le gisement de Payre est situé sur la commune de Rompon en Ardèche (Fig. 49). Il surplombe d'une soixantaine de mètres le niveau actuel de la rivière La Payre qui coule en contrebas.



Figure 49 : Emplacement géographique de Payre

On peut distinguer plusieurs locus : Payre I, II et III (Fig. 50). Payre III est une petite grotte située en bas des zones I et II. Payre I et II constituent au final un même site situé sur une terrasse longue d'une vingtaine de mètres et large d'une dizaine. Les deux zones étaient à l'origine deux salles d'une même grotte et elles partagent la même séquence stratigraphique. Avec le temps, le plafond de la cavité s'est effondré séparant les deux locus et transformant Payre I en abri sous roche et Payre II en terrasse à l'air libre (Moncel et al., 2002 ; Daujeard, 2008).



Figure 50 : Plan de la terrasse de Payre, *in* Moncel et al., 2008

Le site de Payre a été découvert dans les années 1940 par le ramassage de silex et d'ossements qui affleuraient à la surface de la terrasse du gisement. Plusieurs archéologues se sont ensuite succédés sur le site (Moncel, *in* Moncel et al., 2008b) :

- Entre 1946 et 1951, Dupin fouille Payre III et découvre une sépulture chalcolithique.
- Les fouilles se poursuivent à Payre III avec Beaux (de 1946 à 1951) et Combier (1949) avec la découverte de davantage de pièces chalcolithiques et d'un niveau moustérien remanié.
- En 1950, Beaux et Combier commencent à fouiller à Payre I ou II, au-dessus du premier gisement et découvrent une faune « froide » sans industrie (Combier, 1957).
- En 1952, Sierra-Salvado fouille à Payre I et découvre une sépulture chalcolithique et du matériel moustérien. Ces fouilles sont poursuivies en 1953 et 1954 avec Sierra-Salvado, Taupenas et Combier.
- Entre 1990 et 2002 des fouilles programmées sont menées à Payre I et Payre II par Moncel après qu'un arbre ait été déraciné par un orage, emportant avec lui de nombreux artefacts.

a) Stratigraphie.

L'analyse de la séquence stratigraphique, des dépôts sédimentaires et de la microfaune permet de mettre en évidence trois phases principales de remplissage (El Hazzazi, 1998 ; Moncel et al., 2002 ; Moncel et al., *in* Moncel et al., 2008c). Tout d'abord, un remplissage karstique en grotte, ensuite, le plafond de la cavité a commencé à s'effondrer et les sédiments se sont accumulés sous un abri ouvert. Dans un dernier temps, au niveau de Payre II, le plafond avait complètement disparu et le remplissage s'est fait à l'air libre (Fig. 51). Chacune de ces phases contient des remplissages archéologiques et géologiques. La séquence est composée de neuf ensembles notés de A à I dont au moins quatre montrent la présence d'occupations humaines : les ensembles D, E, F et G. La couche H est un plancher stalagmitique daté du stade isotopique 7 sur lequel s'est déroulée la première occupation anthropique.

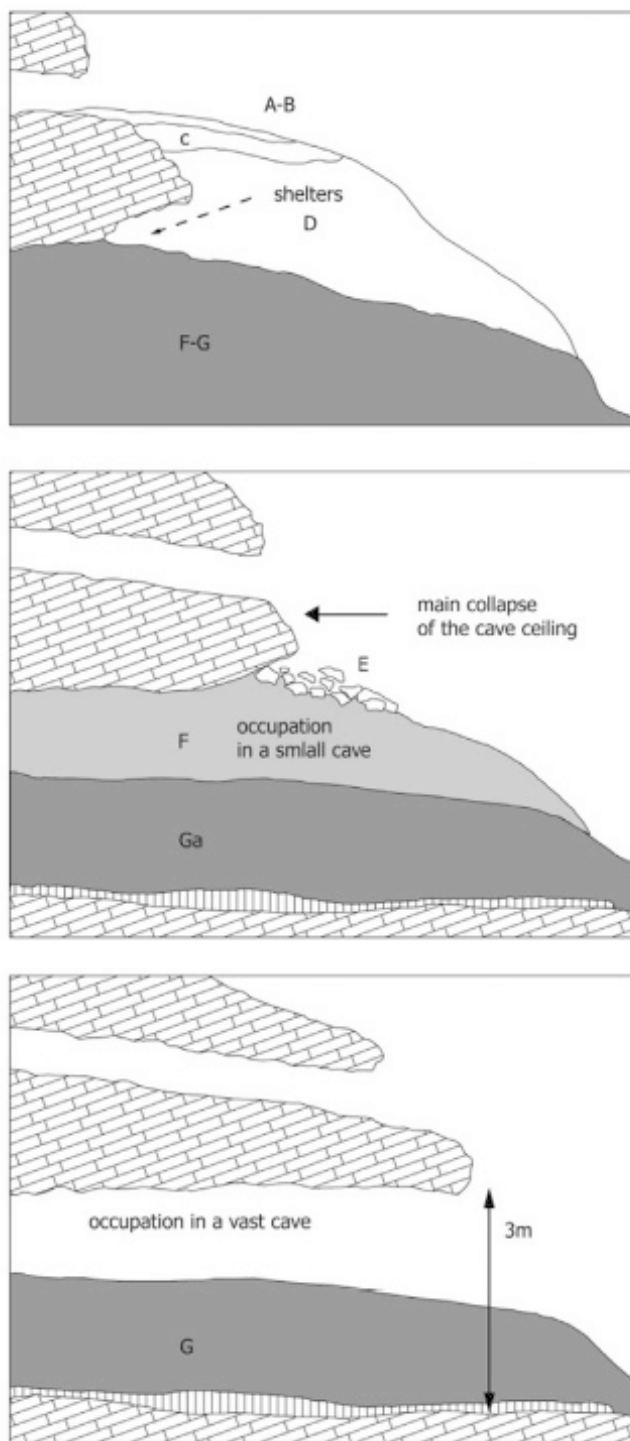


Figure 51 : Etapes de l'accumulation des dépôts sédimentaire à Payre, *in* Bocherens et al., 2016

- Première phase de remplissage en grotte (stades isotopiques 7 à 5) :

- Ensemble H : Plancher stalagmitique.

- Ensemble G : Sédiment orange, caillouteux et presque totalement bréchifié. Il atteint plus d'un mètre d'épaisseur dans la partie Est du site. Il est subdivisé en six unités et a livré de nombreux outils, restes fauniques et quelques restes humains (Moncel et Condemi, 1996 ; 1997).

- Ensemble F : Sédiment gris, partiellement bréchifié d'environ un mètre épaisseur. Il est subdivisé en sept sous-niveaux archéologiques distincts.

- Ensemble E : brèche gris-blanche constituée de bloc calcaires correspondant à différentes phases d'effondrement du plafond. Il est assez pauvre en matériel archéologique et celui-ci proviendrait très probablement de remaniement superficiel des dépôts (Moncel et al., *in* Moncel et al., 2008c).

- **Phase de remplissage sous abri puis à l'air libre (stade isotopique 6 ou 5) :**

- Ensemble D et C : Sédiment brun-rouge caillouteux localement bréchifié et épais d'environ 80 centimètres. La couche C correspond à la partie supérieure de l'unité. Sa couleur est plus grise et son étendue est très limitée. La couche D est subdivisée en deux sous-unités et son remplissage archéologique est très riche.

- **Dernière phase de remplissage à l'air libre postérieure à 80 000 ans :**

- Ensembles B et A : Sédiment jaune et pulvérulent. Très peu de matériel archéologique a été récolté dans ces ensembles.

Dans le cadre de notre étude, seuls les ensembles G, F, E et D ont été étudiés. Ils contiennent en effet un matériel abondant nécessaire à notre analyse et correspondent à l'échelle de temps considérée : la fin du Pléistocène moyen et le début du Pléistocène supérieur.

b) Restes humains

Des restes humains (principalement des dents) ont été retrouvés tout au long de la stratigraphie, de l'ensemble D à l'ensemble G mais sont particulièrement nombreux dans ce dernier (Masaoudi, 1995 ; Masaoudi et al., 1997). Ils correspondent à un minimum de 6 individus dont la majorité sont âgés entre 6 et 9 ans (Condemi et Moncel, *in* Moncel et al., 2008). Les dents

présentent de grande ressemblance avec celles des Néandertaliens dits « classiques ». Plusieurs hypothèses expliquent la présence de ces restes dans le site (Conдеми et Moncel, *in* Moncel et al., 2008) :

- Pour les ensembles F et D : une forte fréquentation animale est constatée ; les éléments osseux humains auraient pu être apportés par les carnivores dans le site.
- Pour l'ensemble G : ce niveau est beaucoup plus anthropique ; les corps y auraient pu être abandonnés puis, les ossements et dents dispersés par les activités cavernicoles des carnivores ou des humains.

c) Industrie lithique et activités humaines

Les roches dans lesquelles ont été façonnés les artefacts sont variées : silex, basalte, quartz, quartzite et calcaire. La plupart des matériaux sont locaux, la zone de collecte dépasse rarement la vallée de l'Escoutay, allant jusqu'à trente kilomètres pour les plus lointains (Moncel et Fernandes, *in* Moncel et al., 2008). Le débitage dominant est discoïde et l'outillage est principalement constitué de raclours et de denticulés (Moncel, 1993 ; 1996 ; Moncel et al., 1993 ; 2002).

Il y aurait trois grandes phases d'occupation humaine dans la grotte. Les hommes présents à Payre ont exploité le milieu naturel : matériaux lithiques, espèces animales,... et ont sélectionné des denrées particulières. Certaines carcasses (petits et moyens animaux) ont été ramenées et traitées sur place tandis que seules des portions choisies de proies de grande taille ont été amenées dans le site (Moncel et Patou-Mathis, *in* Moncel et al., 2008). Les modes d'occupation du site varient selon les niveaux. En effet, les animaux des ensembles les plus anciens (F et G) auraient été chassés durant la saison chaude, tandis que les hommes étaient présents dans l'ensemble D pendant la saison froide. De plus, les durées d'occupation diffèrent : pour les ensembles G et D, les humains sont restés plus longtemps, probablement une saison et auraient chassé plutôt dans la vallée tandis que pour l'ensemble F, l'accumulation résulterait plutôt de passages très ponctuels et successifs et de parties de chasse en haut du plateau (Rivals et al., 2009b ; Bocherens et al., 2016).

d) Associations fauniques.

La liste des espèces présente à Payre est très variée (**Tabl. 7**). Parmi les herbivores, le

cerf élaphe est abondant suivi par les bovinés et les équidés. Les rhinocéros sont représentés par très peu de restes, surtout des dents (Guérin, 1980 ; Lacombat et al., *in* Moncel et al., 2008), et ne seront pas considérés dans cette étude. Parmi les carnivores, les ours, qui ont utilisé la grotte durant leur hibernation, sont très abondants. Les bovinés ont fait l'objet d'observations directes. En revanche, les données métriques des chevaux nous ont été transmises par Ph. Fernandez (LAMPEA) que nous remercions ici. De même, les données brutes de l'usure dentaire des ongués (bovinés et chevaux), déjà publiées (Rivals et al., 2009b) nous ont été transmises par F. Rivals (IPHES) que nous remercions également.

Espèces	Ensemble D	Ensemble F	Ensemble G
<i>Palaeoloxodon antiquus</i>	x		
<i>Stephanorhinus hemitoechus</i>	x	x	x
<i>Stephanorhinus kirchbergensis</i>	x	x	x
<i>Equus cf. caballus</i>	x	x	x
<i>Bos primigenius</i>	x	x	x
<i>Bison</i> sp.		x	x
<i>Hemitragus</i> sp.	x	x	x
<i>Rupicapra</i> sp.	x	x	x
<i>Cervus elaphus</i>	x	x	x
<i>Megaloceros</i> sp.	x	x	x
<i>Dama dama</i>	x	x	x
<i>Capreolus capreolus</i>	x	x	x
<i>Sus scrofa</i>	x	x	x
<i>Ursus spelaeus</i>	x	x	x
<i>Ursus arctos</i>	x	x	x
<i>Cuon</i> sp.	x	x	
<i>Canis lupus</i>	x	x	x
<i>Vulpes vulpes</i>	x	x	x
<i>Panthera (Leo) spelaea</i>	x	x	
<i>Panthera pardus</i>	x	x	x
<i>Felis silvestris</i>	x	x	
<i>Lynx</i> sp.		x	
<i>Crocuta crocuta</i>	x	x	x
<i>Meles meles</i>	x	x	x
<i>Martes martes</i>		x	
<i>Castor fiber</i>	x	x	x
<i>Lepus</i> sp.		x	
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	x	x	x

Tableau 7 : Liste des espèces présentes à Payre à l'exception de la microfaune, *in* Patou-Mathis et al., *in* Moncel et al., 2008.

e) *Eléments de paléoenvironnement.*

Pour les niveaux G et F, l'analyse de la microfaune suggère un climat froid et sec évoluant vers un froid plus intense et plus humide dans l'ensemble D (El Hazzazi, 1998 ; Moncel et al., 2002 ; Desclaux et al., *in* Moncel et al., 2008). Les analyses polliniques de l'ensemble F traduisent un environnement semi-forestier à tendance méditerranéenne (Kalaï, 1998 ; Kalaï et al., 2001). Elles contredisent ainsi les résultats de la microfaune, mais ce décalage peut être dû à un déplacement des pollens dans le sédiment (Moncel et al., *in* Moncel et al., 2008c). Pour l'ensemble D, les données de la microfaune et du pollen s'accordent et traduisent un environnement semi-ouvert dominé par les graminées et les chênes.

f) *Eléments de datation.*

Plusieurs méthodes de datation ont été utilisées pour dater les ensembles stratigraphiques de Payre (Fig. 52). Les deux plus anciennes phases d'occupation humaine, contenues dans l'ensemble G, ont été datées par thermoluminescence sur silex chauffés de la fin du stade isotopique 8 et du stade isotopique 7. Les datations par thermoluminescence menées sur des objets de l'ensemble F donnent un âge équivalent : stade isotopique 8/7. La dernière grande phase de dépôts et d'occupations humaines, l'ensemble D a été daté par U/Th et ESR et correspond à la fin du stade isotopique 6 ou au début du 5 (Moncel et al., *in* Moncel et al., 2008d).

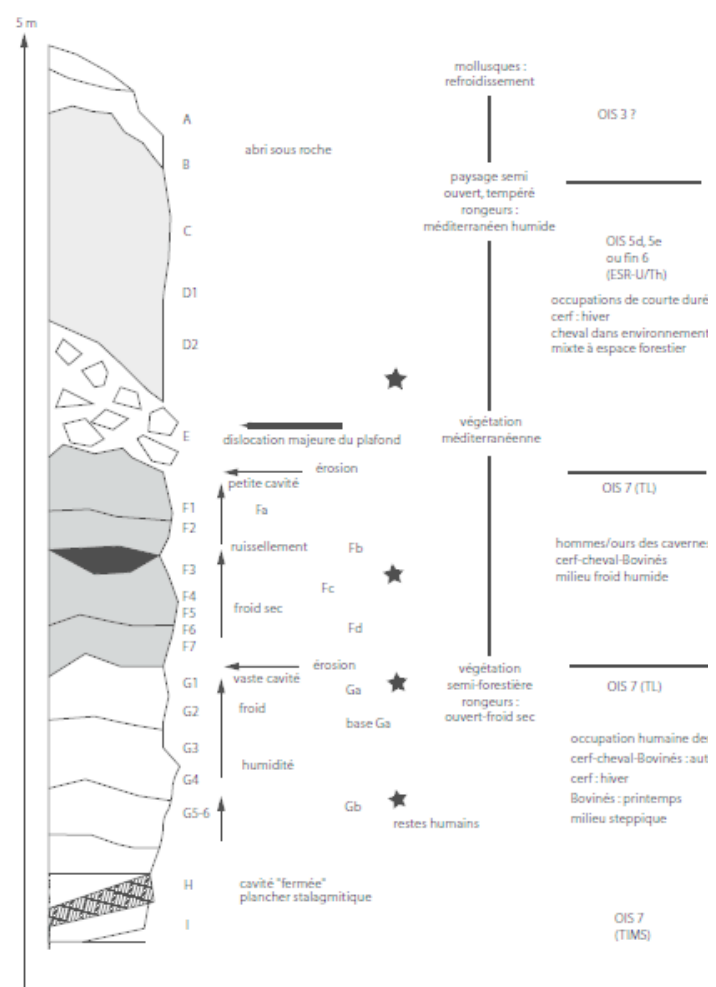


Figure 52 : Représentation schématique de la séquence du site de Payre, *in* Daujeard et al., 2011

6. Rigabe.

La grotte de Rigabe se trouve dans le Var, sur la commune d'Artigues (**Fig. 53**). Elle est située sur le rebord d'un petit plateau dominant, une trentaine de mètres plus bas, un petit torrent intermittent (affluent du Labeou, lui-même affluent de la Durance). La grotte fait partie d'un très ancien réseau hydrographique souterrain creusé dans des calcaires dolomitiques blancs du Portlandien dans lequel plusieurs gouffres plus ou moins colmatés ont été observés (Escalon de Fonton et Lumley (de), 1960 ; Bonifay, 1965 ; Defleur, 1981).

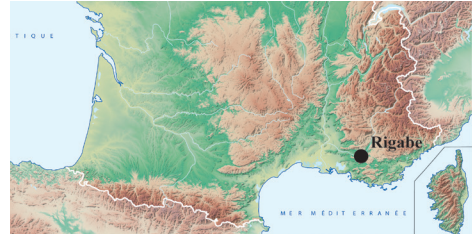


Figure 53 : Emplacement géographique de Rigabe

Les parois de la grotte de Rigabe précèdent son porche d'une vingtaine de mètres suggérant qu'au cours de son histoire, celui-ci n'a cessé de reculer sans que l'on puisse établir précisément les différentes étapes de l'effondrement. La grotte forme un long couloir (**Fig. 54**) qui se plie franchement en quatre coudes. Le remplissage archéologique interne est recouvert par endroit d'éboulis tant le plafond est fissuré par les racines des arbres, voire complètement percé en un endroit (**Fig. 55**) (Escalon de Fonton et Lumley (de), 1960 ; Bonifay, 1965). La surface de la grotte a été divisée et fouillée sur plusieurs zones numérotées de I à V et une dernière nommée « cuisine ».

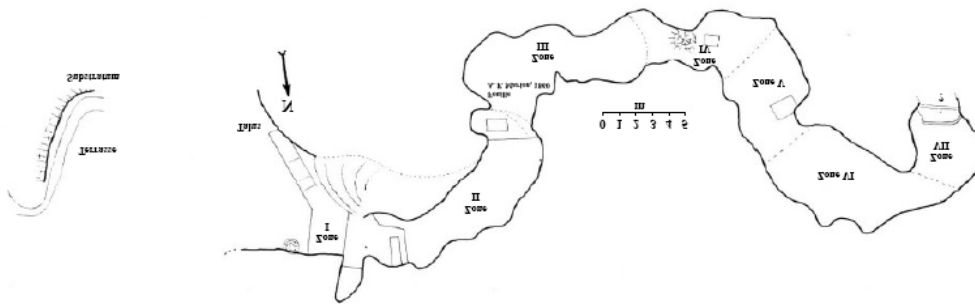


Figure 54 : Plan générale de la grotte de Rigabe, *in* Escalon de Fonton et Lumley (de), 1960

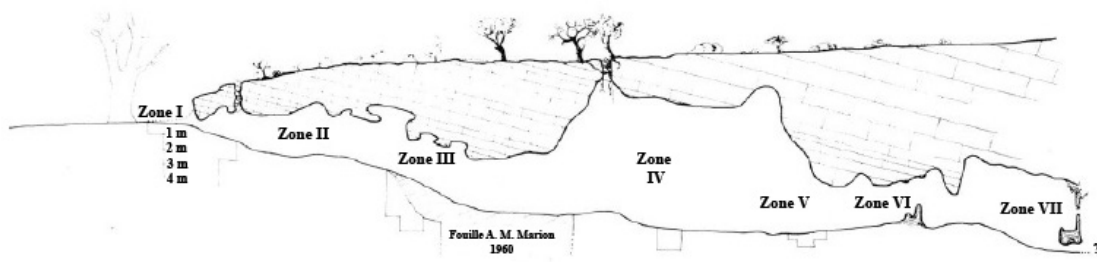


Figure 55 : Coupe générale de la grotte de Rigabe, *in* Escalon de Fonton et Lumley (de), 1960

La grotte de Rigabe est connue depuis les années 1860 quand A. Marion la découvre et commence à la fouiller. Il ne s'intéresse qu'aux restes fauniques et ne prête pas attention aux artefacts lithiques. Il note néanmoins que certains os semblent travaillés et incisés (Marion, 1866 ; 1867). Ensuite, au début du XX^{ème} siècle, un frère mariste aurait repris des recherches et C. Cotte (1905 ; 1906) signale la découverte de restes humains. Vers 1905, C. Cotte effectue des sondages près de l'entrée où il découvre plusieurs foyers remaniés sur plus d'un mètre de profondeur (Escalon de Fonton et Lumley (de), 1960). Entre 1931 et 1932, M. Gaffier effectue un sondage à l'extérieur de la grotte et y découvre de nombreux restes de faune. Notamment, les ossements d'un cheval assez distinct des autres chevaux quaternaires connus alors et il décrit la nouvelle espèce, *Equus rigabensis* (Gaffier, in Escalon de Fonton et Lumley (de), 1960). Entre 1953 et 1956, M. Escalon de Fonton et H. de Lumley commencent des fouilles sur les conseils de M. Gaffier dans les zones I à V (Escalon de Fonton et Lumley (de), 1960). Entre 1959 et 1968, E. Bonifay reprend les fouilles et découvre pour la première fois les dépôts anté-wurmiens. Entre 1982 et 1985, A. Defleur fouille les niveaux wurmiens des secteurs II et III et met au jour de l'outillage en os (Defleur, 1988). En 1985, Giraud dirige une dernière campagne essentiellement de relevés de coupe pour mieux comprendre l'occupation wurmienne (Giraud, 1985).

a) *Stratigraphie.*

A cause de l'histoire et de la conformation du site, sa stratigraphie est assez complexe. Le site est principalement connu par six zones (I à V et « cuisine ») et deux systèmes de numérotations cohabitent. Les couches notées grâce à des chiffres arabes compris entre 1 et 11 correspondent toutes à l'extérieur de la grotte tandis que les niveaux de l'intérieur de la grotte sont nommés par des lettres allant de A à S. L'étude géologique a permis de raccorder les niveaux des différentes zones entre eux (Escalon de Fonton et Lumley (de), 1960 ; Bonifay, 1964 ; Bonifay, 1965 ; Defleur, 1981). Du plus anciens au plus récent (**Fig. 56**) :

- Couches S, R, Q, P, O et X : limons argileux brun-rouge contenant un cailloutis abondant et très altéré épais d'environ deux mètres. Quelques artefacts lithiques et restes fauniques y ont été retrouvés. Un foyer aménagé appuyé contre un mur signalé.

- Couches J, K, L, N : cailloutis cryoclastiques à matrice argileuse marron-rougeâtre épais d'environ 2,5 mètres.

- Couche I : plancher stalagmitique de 50 centimètres d'épaisseur.

- Couches H, G, F et de 10 à 5 : argiles coluviées et cailloutis cryoclastiques peu denses.
- Couches M et de 4 à 3 : sédiments rouges.
- Couches E à B : dépôts d'argile plastique recélant de plus en plus de cailloutis depuis la couche E jusqu'à la couche B.
- Couche A : dépôts historiques.

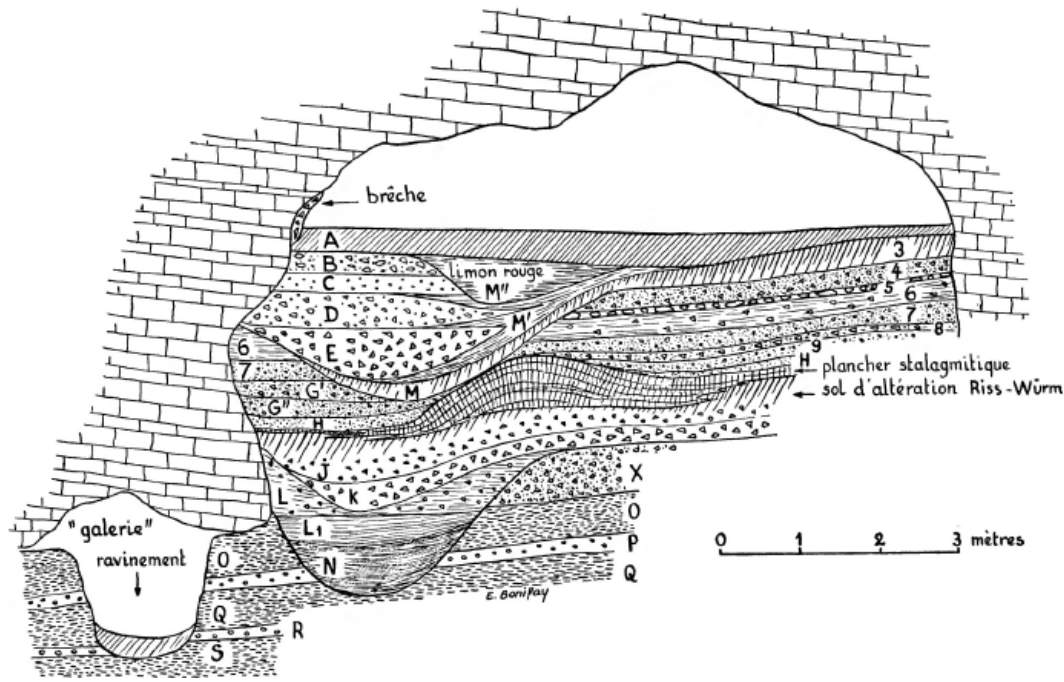


Figure 56 : Coupe stratigraphique schématisée, transversale de l'entrée de la grotte de Rigabe, in Bonifay, 1965

Les niveaux rissiens (couches X à J) n'ont été atteints que par les fouilles Bonifay entre 1959 et 1968 dont le produit est conservé en totalité au musée des Eyzies-de-Tayac-Sireuil. Ce sont uniquement ces niveaux qui ont été pris en compte ici.

b) Restes humains.

Outre les restes humains retrouvés par le frère mariste (signalés par Cotte mais dont nous n'avons pas trouvé trace ailleurs dans la littérature), la grotte de Rigabe a livré deux dents d'enfants. Elles proviennent de couches datées du Würm I et II et correspondent à deux individus dont l'âge devait être compris entre 2 et 6 ans. Leurs caractères morphologiques rappellent les dents de Néandertaliens (Lumley (de), 1973 ; Lumley (de), 1976 ; Defleur, 1981).

c) Industrie lithique et activité humaine.

Des artefacts lithiques sont présents tout au long de la séquence stratigraphique du site de Rigabe. Dans les niveaux rissiens, l'outillage est dominé par les racloirs simples convexes et doubles biconvexes ; les retouches sont écailleuses et sub-parallèles. Dans les niveaux wurmiens, les racloirs simples convexes et les retouches abruptes sont plus courants (Escalon de Fonton et Lumley (de), 1960). Le système technique dominant est le Levallois dans toute la séquence mais ces modalités évoluent avec le temps : dans les niveaux les plus anciens, « *le Levallois unipolaire récurrent et le Levallois unipolaire préférentiel dominant ; dans les niveaux plus récents, c'est le Levallois récurrent centripète qui prévaut* » (Clastres, 2015 p. 126).

Les silex des niveaux würmiens proviennent principalement de deux gîtes : le site Oligocène de la Quille (Le Puy-Sainte-Réparate) à une trentaine de kilomètres à l'Ouest de Rigabe et un gîte vaclusien situé entre 50 et 60 km au Nord-Ouest du site. Cela traduit des échanges ou des déplacements depuis le Nord, du Vaucluse jusque dans le haut Var (Giraud, 1986).

Pour les niveaux rissiens, les traces relevées sur les ossements, à la fois dues aux humains et aux carnivores, suggèrent qu'il s'agit d'un site mixte occupé en alternance par les uns ou par les autres. Les hommes ont probablement chassé les cervidés, bovinés et équidés qu'ils ont amené entiers dans la cavité tandis que les causes de la présence des carnivores et des caprinés seraient naturelles (Dessart, 2001).

Les modalités de la chasse et du dépeçage des proies des hommes des niveaux würmiens sont moins bien connues. Des artefacts en os ont été retrouvés dans ces niveaux, notamment un humérus d'aurochs aménagé (Defleur, 1986). Les proies constituent à la fois des réserves de nourriture mais également de matière première pour les hommes de ces niveaux.

d) Associations fauniques.

Depuis le début des fouilles, la faune de Rigabe a été décrite de nombreuses fois sans qu'aucun travail de synthèse regroupant tous les niveaux et toutes les périodes de fouille n'ait été réalisé. L'étude la plus complète concerne les fouilles E. Bonifay et a été réalisée par C. Dessart (2001). Elle propose une liste faunique (**Tabl. 8**) excluant les blaireaux (*Meles meles*), les lapins (*Oryctolagus cuniculus* ssp.) dont la présence peut être intrusive. De même, son étude ne prend pas en compte l'avifaune, l'herpétofaune et la microfaune. Cette dernière est très bien repré-

sentée dans le matériel des fouilles d'A. Defleur qui mentionne également du renard, du chat sauvage, de la tortue et du chevreuil dans les niveaux würmiens.

Espèces	Niveaux rissiens	Niveaux würmiens	Zone V
<i>Lynx spelaea</i>	x	x	
<i>Panthera pardus</i>			x
<i>Panthera (Leo) spelaea</i>	x	x	
<i>Felis silvestris</i> ***		x	
<i>Crocuta crocuta spelaea</i>	x	x	
<i>Canis lupus</i> sp.	x		
<i>Canis lupus mediterraneus</i>		x	
<i>Vulpes</i> sp.***		x	
<i>Ursus</i> sp. / <i>Ursus prearctos</i> *		x	
<i>Capra ibex ibex</i>	x	x	
<i>Hemitragus cedrensis</i>	x	x	
<i>Bos primigenius</i>	x	x	
<i>Cervus elaphus</i> ssp.	x	x	
<i>Capreolus</i> sp.		x	
<i>Sus scrofa</i> ssp.			x
<i>Equus caballus steinheimensis</i> / <i>Equus rigabensis</i> **	x	x	
<i>Equus hydruntinus</i>	x		
<i>Rhinocerotidae</i> ssp.	x	x	
<i>Oryctolagus cuniculus</i> spp.	x	x	
Rongeurs***		x	
Tortue***		x	

Tableau 8 : Liste des espèces présentes à Rigabe, d'après Dessart, 2001. Les étoiles précisent l'identité des autres auteurs qui ont contribué à cette liste : * : Bonifay, 1960 ; ** : Gaffier, in Escalon de Fonton et Lumley (de), 1960 ; *** : Defleur, 1981 ; 1984 ; 1985. La couche des ossements et artefacts issus de la zone V n'est pas indiquée, leur attribution chronologique reste donc inconnue.

Plusieurs taxons ont connu de multiples attributions spécifiques. Par exemple, une nouvelle espèce est décrite dans un premier temps à partir des restes de chevaux : *Equus rigabensis*. En 1960, M.-F. Bonifay signale qu'il s'agit d'un équidé caballin et le nomme *Equus caballus*. En 2001, Dessart l'attribut à *Equus caballus steinheimensis*.

Dans le cadre de notre étude, seuls les niveaux rissiens (fouillés uniquement par E. Bonifay) ont été pris en compte puisqu'ils correspondaient à notre cadre chronologique.

e) *Eléments de paléoenvironnement des niveaux rissiens*

La composition du spectre faunique traduirait un climat tempéré et humide (Dessart, 2001). L'analyse sédimentologique des dépôts apporte des précisions sur les conditions climatiques lors des dépôts. Ceux-ci traduisent un climat humide et froid (couches X à J), puis tempéré avec la formation du plancher stalagmitique I (Bonifay, 1959 ; Defleur, 1981).

f) *Eléments de datation*

La datation de la séquence de Rigabe est estimée à l'aide du stade évolutif des espèces animales et des caractéristiques sédimentaires (Fig. 57). Ainsi, les niveaux les plus anciens (X à J) ont été datés du Riss, le plancher stalagmitique I se serait formé lors de l'interglaciaire Riss-Würm. Les niveaux supérieurs correspondraient au Würm : les couches H à F et 10 à 5, au Würm I, les couches M, 4 et 3, à l'interstadaire würmien I-II et les couches E à B au Würm II (Bonifay, 1959 ; Bonifay, 1964 ; Defleur, 1981). Une date de 48 000 ans B.P. a été par ailleurs, obtenue par datation directe à l'aide de la méthode de racémisation des acides aminés pour la couche 2 (niveau würmien II présent uniquement dans la zone IIB) (Defleur, 1984).

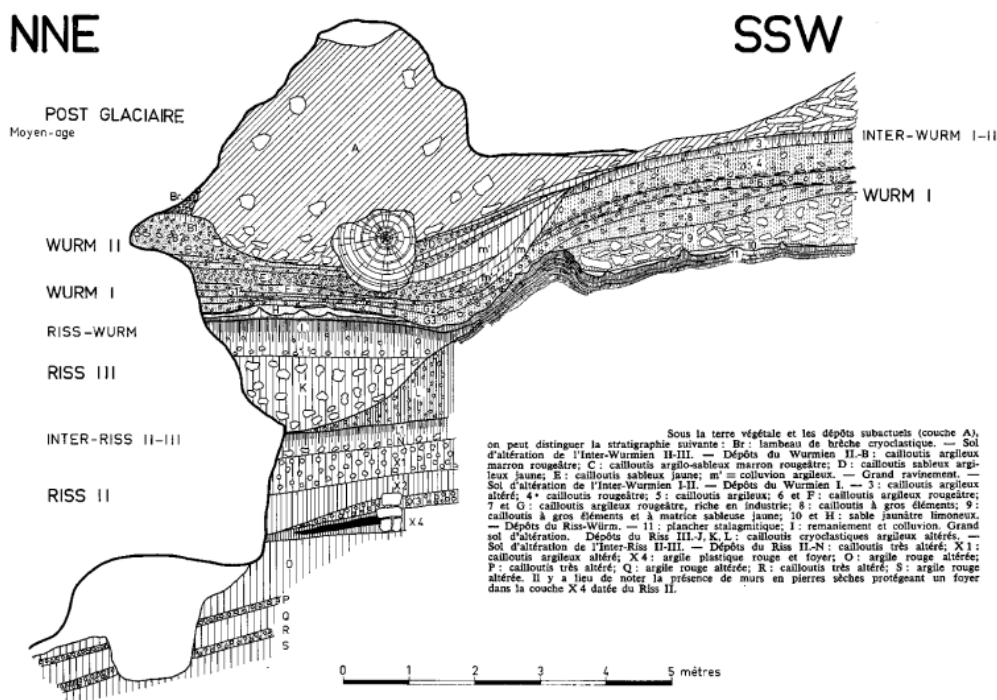


Figure 57 : Datation relative de la séquence stratigraphique de la grotte de Rigabe, in Lumley (de), 1971.

7. Abri Suard.

L'abri Suard se trouve en Charente sur la commune de La Chaise-de-Vouthon (**Fig. 58**). Il fait partie d'un ensemble de trois abri-grottes correspondant aux sites de La Chaise (**Fig. 59**) : Bourgeois-Delaunay, Suard et Duport (Debénath, 1974a). Ces grottes se sont formées dans les falaises de calcaire du Bajocien et surplombent la vallée de la Tardoire. Elles appartiennent à un réseau karstique plus étendu du karst de la Rochefoucauld (Enjalbert, 1947).



Figure 58 : Emplacement géographique de l'abri Suard.

Les premières fouilles datent des années 1870 et ont été menées par l'abbé Suard alors que le gisement était entièrement comblé de sédiment. Il ne publie pas ses recherches et ses successeurs creusent clandestinement dans la grotte. Ce n'est qu'en 1936 que débute les premières fouilles bien documentées dirigées par P. David suivies par des fouilles systéma-

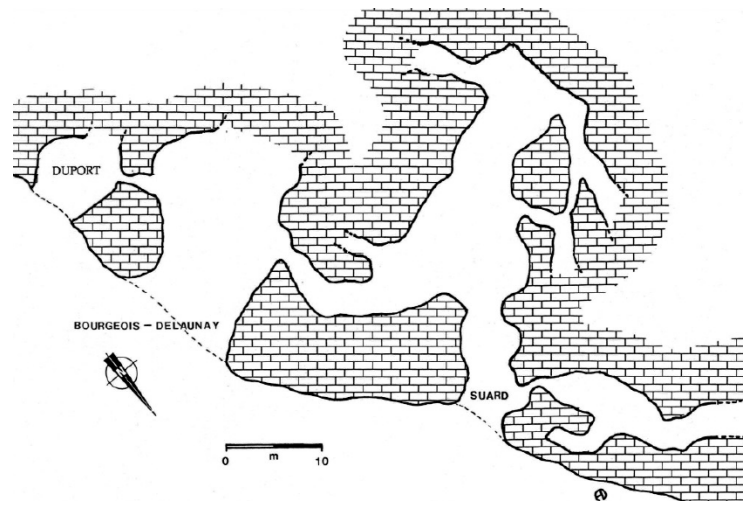


Figure 59 : Plan de La Chaise-de-Vouthon, *in* Debénath, 1974a.

tiques pratiquées entre 1945 et 1963. Il y découvre de nombreuses restes animaux, humains et des artefacts lithiques. Il propose également une première stratigraphie du gisement (David, 1956 ; David et Guillien, 1953). Par la suite, A. Debénath reprend les fouilles à La Chaise entre 1967 et 1983 et plus précisément à Suard entre 1970 et 1972. Elles ont, entre autre, permis de préciser le contexte chronologique et stratigraphique du site (Debénath, 1965 ; 1974a).

a) Stratigraphie.

Lorsqu'A. Debénath a repris les fouilles à l'abri Suard, il n'a pas été en mesure de retrouver les couches décrites par P. David. Il propose, ainsi une nouvelle numérotation allant de la couche 48 à la couche 54. A posteriori, A. Debénath chercha une correspondance entre ses niveaux et ceux de David. Il pensait notamment que les couches 48-49 pouvaient correspondre à la

couche VIII. Les raccords restent néanmoins limités et incertains. Ainsi, cette étude se concentre uniquement sur les ossements provenant des fouilles Debénath, plus nombreux et mieux datés (Debénath, 1974a).

L'ensemble sédimentaire fouillé par A. Debénath à 2,5 mètres d'épaisseur à l'entrée de l'abri et 1,5 mètre vers le fond (**Fig. 60**). Des niveaux les plus anciens aux plus récents (Debénath, 1974a ; Debénath, *in* Buisson-Catil et Primault, 2010) :

- Couche 54 : sédiment argilo-sableux contenant de gros blocs calcaires très altérés. Son épaisseur est d'environ deux mètres. Il n'a pas été possible de déterminer si elle reposait sur la roche-mère ou de gros blocs d'effondrement. Elle est stérile.

- Couche 53' : Plancher stalagmitique d'une dizaine de centimètres d'épaisseur en moyenne. Dans certaines portions de la grotte, il est réduit à quelques lambeaux.

- Couche 53 : La base est sableuse et jaunâtre (c. 53b) ; le sommet présente un niveau de blocs de grande dimension inclus dans une matrice argileuse brune (c. 53a).

- Couche 52 : Couche plus argileuse et plus rouge.

- Couche 51 : Sédiment jaune et sableux incluant des petits blocs calcaires peu bréchifiés

- Couche 50 : Composée de gros blocs d'effondrement et subdivisée en trois niveaux. Les couches 50a et 50c correspondent aux blocs et la couche 50b à un éboulis plus fins noyé dans une matrice sableuse présentant des figures de cryoturbation.

- Couche 49 : Eboulis cryoclastiques non concrétionnés dans une matrice sableuse.

- Couche 48 : Eboulis cryoclastiques bréchifiés sans matrice sédimentaire.

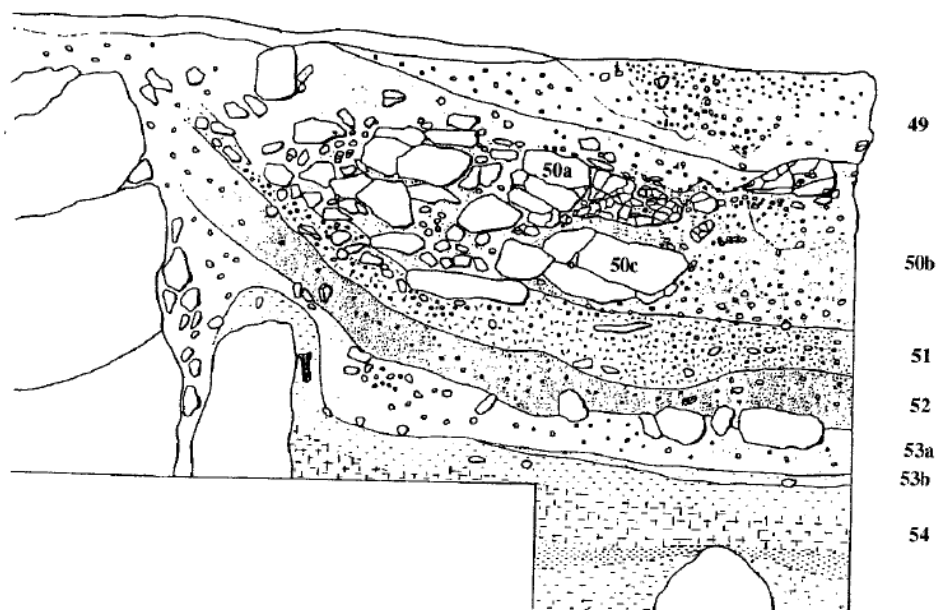


Figure 60 : Coupe stratigraphique synthétique, *in* Debénath, 1974

b) Restes humains.

Avec plus de soixante-dix restes humains, La Chaise est le site français le plus riche en restes néandertaliens. Cinquante-deux proviennent de l'abri Suard et la majorité a été retrouvée dans une petite zone de quatre m.² dans la partie arrière du remplissage, datée d'environ 151 000 BP par U/Th (Teilhol, *in* Buisson-Catil et Primault, 2010). Ces restes ont fait l'objet de très nombreuses études (dont Piveteau, 1970 ; Krukoff, 1970 ; Legoux, 1976 ; Lacombe, 1977 ; Genet-Varcin, 1976 ; Hublin, 1980 ; Coqueugniot, 1996 ; Teilhol, 2001).

Au moins sept individus sont présents à Suard ; toutes les classes d'âge sont représentées dont de très jeunes enfants d'environ trois ans, habituellement très rares. Les ossements humains de l'abri Suard présentent un mélange de caractères archaïques et de caractères (plus nombreux) faisant déjà référence aux néandertaliens « classiques ». Les êtres humains de Suard ont été rattachés tour à tour au groupe des Anténéandertaliens (Piveteau et al., 1982) ou à celui des Prénéandertaliens (Vandermeersch, 1987). Aujourd'hui, ils sont plutôt associés à une forme de transition entre les Anténéandertaliens et les Néandertaliens qu'on n'imaginait pas aussi ancienne avant l'étude de ces os (Teilhol, *in* Buisson-Catil et Primault, 2010).

c) Industrie lithique et activité humaine.

L'industrie lithique de Suard peut être attribuée au Moustérien typique riche en racloirs (Debénath, 1986 ; Delagnes, 1992). Les modes de débitage varient au cours du temps dans la séquence de Suard : dans les couches inférieures, il est de type Levallois. Cette technique sera de moins en moins utilisée au cours du temps (Debenath, 1974b ; Delagnes, 1992). Les outils les plus représentés sont les racloirs, puis les denticulés et les pointes ; et plus exceptionnellement, des outils pédonculés, des pièces foliacées bifaciales, ... assez rares habituellement pour cette époque (Debénath, *in* Buisson-Catil et Primault, 2010). L'origine des matières premières des artefacts lithiques de Suard est à la fois autochtone et allochtone. Les silex pouvaient provenir de zones distantes d'environ 70 km pour les plus lointaines. Ils arrivaient alors sur le gisement sous forme de blocs et étaient taillés sur place (Delagnes et al., 2006).

L'accumulation de Suard est essentiellement d'origine anthropique : les chevaux, les rennes et les cerfs ont été apportés entiers dans l'abri après avoir été chassés. En ce qui concerne le rhinocéros, il a été consommé par les hommes préhistoriques sans que l'on puisse établir si sa

présence résulte d'une véritable chasse ou d'un charognage actif (Griggo, 1995).

Il faut également signaler la présence d'encoques sur certaines diaphyses d'os longs d'animaux provenant de niveaux datés du stade isotopique 6 (**Fig. 61**). Ces traces ne sont pas liées à des activités de boucherie et leur sens demeure inconnu (Debénath et Duport, 1971 ; Debénath, 1974a). Des retouchoirs sont également présents sur le site comme c'est régulièrement le cas dans les gisements moustériens (Griggo, 1995). Enfin, Griggo (1995) remarque dans la couche 51 une surreprésentation des bois de massacre de rennes par rapport à ce qui a été consommé dans l'abri. Certains de ces bois forment une structure étonnante dont la fonction n'a pas pu être établie (Debénath, *in* Buisson-Catil et Primault, 2010).



Figure 61 : Os cochés de l'abri Suard, *in* Debénath, *in* Buisson-Catil et Primault, 2010.

d) Associations fauniques.

La faune provenant des fouilles de David a déjà fait l'objet d'études paléontologiques effectuées par David et Prat (1962 ; 1965) et Bouchud (1959 ; 1966). La grande faune provenant des fouilles de Debénath a été étudiée par Griggo (1995 ; 1996). Le spectre faunique des moyens et grands mammifères de Suard est notamment marqué par la présence de l'antilope saïga, un marqueur de grand froid (**Tabl. 9**).

L'étude de la microfaune a été effectuée par Marquet (1989, 1993) qui n'apparaissent pas dans la liste faunique ci-dessous. Cet auteur signale notamment la présence de *Microtus arvalis*, *Microtus gregalis*, *Arvicola terrestris*, *Citellus superciliosus*, *Dicrostonyx torquatus* et de *Lagurus lagurus*, allant dans le même sens d'un climat assez froid.

Espèces	Couche 48		Couche 49		Couche 50		Couche 51		Couche 52		Couche 53	
	NR	NMI	NR	NMI	NR	NMI	NR	NMI	NR	NMI	NR	NMI
<i>Panthera spelaea</i>												
<i>Crocuta spelaea</i>			1	1								
<i>Ursidae</i>					9	1					1	1
<i>Ursus deningeri-spelaeus</i>					15	1	2	1				
<i>Ursus arctos</i>											1	1
<i>Canis lupus</i>					7	1	17	2	17	2	2	1
<i>Vulpes vulpes</i>					3	1	1	1	1	1		
<i>Alopex lagopus</i>			1	1								
<i>Vulpes-Alopex</i>					2		3					
<i>Mammuthus primigenius</i>					1	1	12	1	2	1	3	2
<i>Coelodonta antiquitatis</i>					7	1	41	2	43	3	5	2
<i>Equus caballus piveteaui</i>	2	1	1	1	96	4	1153	26	591	16	98	3
<i>Equus hydruntinus</i>							1	1				
<i>Bovinae indet.</i>	1	1			12		21		10		2	
<i>Bos primigenius</i>					2	1			1	1	2	1
<i>Bison priscus</i>			1	1	3	1	3	1	1	1		
<i>Saiga tatarica</i>							2	1			1	1
<i>Cervus elaphus</i>					12	1	105	9	68	6	17	2
<i>Rangifer tarandus</i>	46	2	10	1	47	3	403	26(5)	82	5	27	2
Total	49	4	14	5	213	16	1769	71(50)	817	36	160	16

Tableau 9 : Inventaire de la grande et moyenne faune présente à Suard, fouilles Debénath, *in* Griggo, 1995.

e) *Éléments de paléoenvironnement*

De façon générale, l'analyse pollinique (Paquereau, 1976) suggère que l'ambiance climatique des couches 53 à 50 de Suard était froide et sèche (avec quelques moments plus humides) ; la couverture forestière était plutôt limitée. L'étude de la composition du spectre faunique montre un changement entre les couches 53 à 50 avec un environnement dominé par la steppe, et les couches 49 et 48 où le paysage devait être plus humide tout en restant steppique (Griggo, 1995 ; 1996) (**Fig. 62**). Les données environnementales sont synthétisées dans le tableau ci-dessous (**Tabl. 10**).

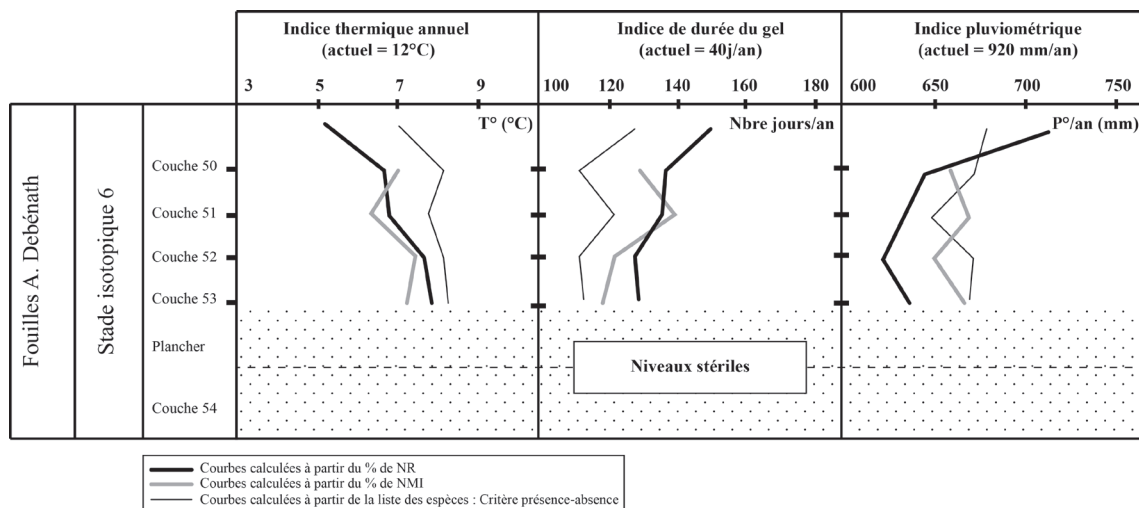


Figure 62 : Synthèse des données climatiques en fonction des niveaux sédimentaires de Suard à partir de l'étude de la grande faune, *in* Griggo, 1995.

f) Eléments de datation

Les études effectuées sur la faune et la microfaune concordent généralement pour placer l'accumulation de Suard dans le stade isotopique 6 (Griggo, 1995 ; Marquet, 1993). Des datations absolues ont été effectuées par thermoluminescence (Schvoerer et al., 1977) et par Th/U (Schwarcz et Debénath, 1979 ; Blackwell et al., 1983). La couche archéologique la plus ancienne, c.53', a été datée de $185\ 000 \pm 30\ 000$ ans BP et le plancher stalagmitique qui scelle la couche 50 a été daté de $101\ 000 \pm 7\ 000$ ans BP (Tabl. 10).

Tableau 10 : Synthèse des données chronologiques et palynologiques. (1) : Schvoerer et al., 1977 ; (2) : Schwarcz et Debénath, 1979 ; (3) : Blackwell et al., 1983. Données palynologiques : Paquereau, 1976, *in* Griggo, 1995.

Couche	Période	Date absolue	Climat	Pollens	
Plancher stalagmitique	Interglaciaire Riss-Würm	101 000 ± 7 000 (3)	Doux et humide	Boisement : 90% Noisetier, buis, chêne-vert, charme, aulne, pin sylvestre	
50	Riss III		Très froid et sec	Boisement : Pin sylvestre	
51			126 000 ± 15 000 (1)	Plus humide	
52				Moins froid plus humide	Boisement : 12% Pin sylvestre, noisetier, bouleau et saule
53			245 000 + 42 000 -28 000 (3)	Froid et sec	Boisement : 5% pin sylvestre
53'	Interstade Riss II-III	185 000 ± 30 000 (2)	Tempéré très humide	Boisement : 73% Pin sylvestre, noisetier, bouleau et saule	
54	Riss II		Humide	Boisement : 10 à 35% Epicea, sapin, hêtre	

8. Pech de l'Azé II c.9 à 4.

Le site de Pech de l'Azé II est situé sur la commune de Carsac-Aillac (Dordogne), à 5 km au Sud-Est de Sarlat (**Fig. 63**). Il fait partie d'un complexe comptant quatre autres gisements localisés sur une butte (un « pech ») calcaire coniacien recouvert d'altérites sablo-argileuses (Turq et al., 1999). Ce massif calcaire regorge de bancs de silex et est creusé de réseaux karstiques, ce qui pourrait expliquer en partie l'importance de l'implantation humaine dans cette zone (Turq et al., 2011).

Les sites de Pech de l'Azé dominent d'une trentaine de mètres le Farge, ruisseau se jetant dans l'Enéa qui rejoint à son tour la Dordogne (Texier, 2009). Un couloir karstique de soixante-dix mètres de long traverse la colline, l'une des issues correspond au Pech de l'Azé II et l'autre, au Pech de l'Azé I (**Fig. 64**). Le porche du Pech de l'Azé II est orienté au Nord-Ouest (Pech IIa) et se prolonge vers l'extérieur par un abri orienté Sud-Ouest (Pech IIb).

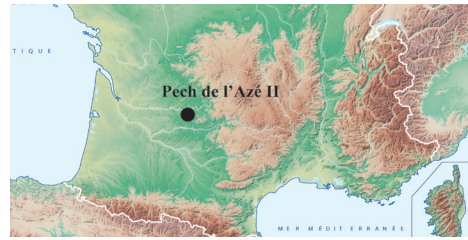


Figure 63 : Emplacement géographique de Pech de l'Azé II

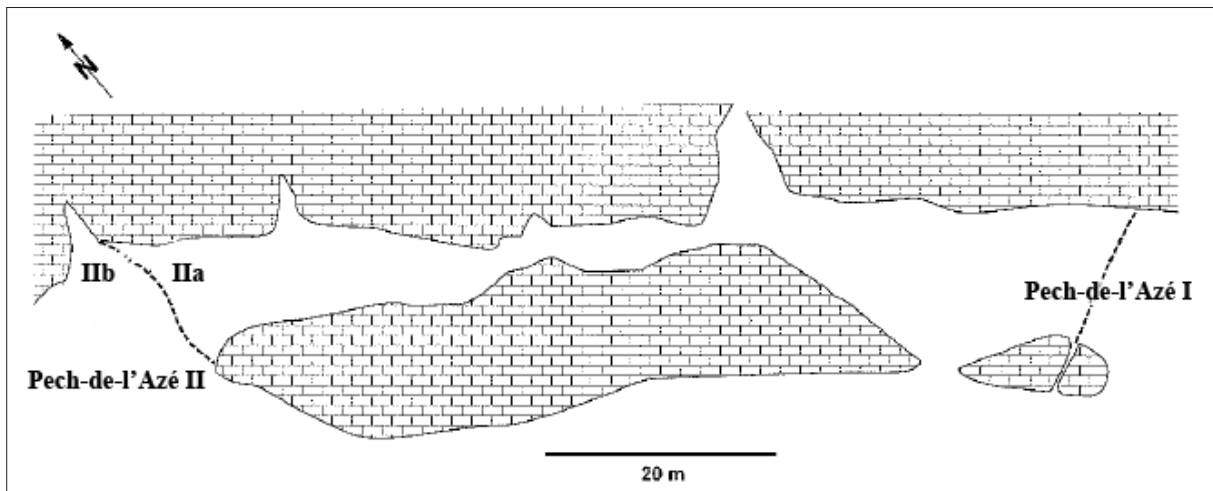


Figure 64 : Plan du conduit karstique et localisation des sites du Pech de l'Azé I et II, *in* Texier, 2009.

Le gisement du Pech de l'Azé I fut découvert par F. Jouannet en 1816 (Bordes, 1954) qui y fit quelques ramassages. Il y découvre des silex taillés mêlés à des ossements d'animaux et suppose l'origine anthropique des vestiges (Guichard, 2000). En 1828, l'abbé Audierne visite la grotte à son tour. Entre 1863 et 1864, H. Christy et E. Lartet sondent le gisement. Ce qui permettra plus tard à E. Lartet puis à G. de Mortillet de proposer une première chronologie paléontologique et archéologique (Mortillet, 1869). Les premières fouilles systématiques débutent en 1909.

Elles sont menées par H. Capitan et D. Peyrony qui y découvrent, entre autre, les ossements d'un jeune enfant néandertaliens (Peyrony, 1920). Entre 1929 et 1930, R. Vaufrey reprend l'étude du site et publie notamment des observations relatives à l'industrie lithique (Vaufrey, 1933). Il confie par la suite le gisement à Bordes et Bourgon qui lui succèdent entre 1948 et 1953. En 1949, ces derniers découvrent le gisement du Pech de l'Azé II (Bordes et Bourgon, 1950) ; il fit l'objet d'un sondage en 1950 qui permit d'obtenir une première stratigraphie (Bordes, 1972), puis de véritables fouilles par F. Bordes seul de 1951 à 1954 puis de 1967 à 1969.

a) Stratigraphie

La séquence stratigraphique de Pech de l'Azé II a connu plusieurs lectures au cours du temps. En 1954, F. Bordes identifie dix couches. Entre 1967 et 1969, H. Laville réalisa des prélèvements dans plusieurs secteurs du gisement et proposa une nouvelle grille chronostratigraphique des dépôts comprenant vingt couches (Laville, 1973). J.-P. Texier et al. (2009), proposent une reconstitution lithostratigraphique associée à un calage chronologique de l'évolution de gisements archéologiques de référence du Périgord, et notamment, parmi eux, Pech de l'Azé II. C'est sur cette interprétation des sédiments, détaillée dans le **tableau 11**, que repose notre travail. La lithostratigraphie des dépôts est organisée ainsi, du plus ancien au plus récent (Texier, 2009) (**Fig. 65**) :

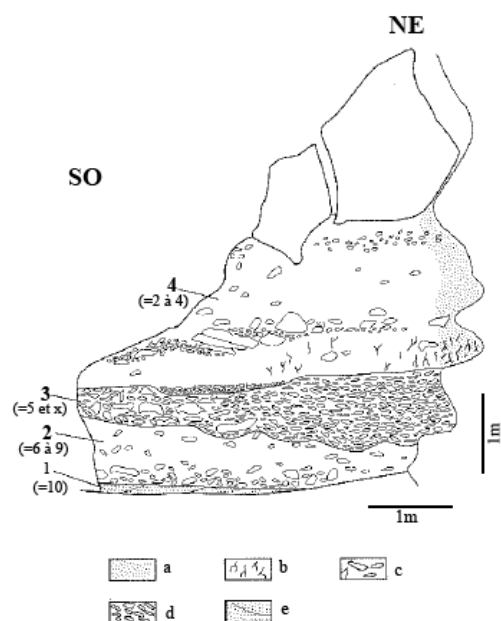
- Unité 1 : Sables quartzeux lités jaune-rouge épais d'une trentaine de centimètres.
- Unité 2 : Epaisse de 35 à 80 centimètres. Diamicton présentant une structure à support matriciel. Les éléments grossiers ne sont pas orientés et sont plus ou moins fortement émoussés. La matrice est un sable quartzeux plus ou moins argileux de couleur variable.
- Unité 3 : Epaisse de 35 à 100 centimètres. Couche formée de plaquette et de dalles de calcaire colmatée localement par un sable quartzeux plus ou moins argileux.
- Unité 4 : Son épaisseur atteint 180 centimètres. A sa base se trouve un niveau discontinu de graviers et petits cailloux. Au-dessus, cette unité présente tantôt un faciès lité, tantôt un faciès massif.

Les séquences stratigraphiques de la grotte (Pech IIa) et de l'abri (Pech IIb) sont identiques et les études archéologiques et paléontologiques précédentes ont considéré les couches dans toute leur extension (Bordes, 1954 ; Laquay, 1981 ; Teyssandier, 2010).

Phases définies par J.-P. Texier	Unités stratigraphiques		Evolution morpho-sédimentaire	Datations numériques	Positions chronologiques
	HL	JPT			
7	-	-	- Effondrement de la partie externe du toit de la cavité - Carbonations - Bioturbations	-	OIS 1
6	-	-	- Formation d'un gélisol profond ou d'un pergélisol	-	OIS 2 ou/et 4
5	2 à 4	4	- Ruissellement et éboulisation modérée - Formation localisée de concrétions carbonatées et de spéléothèmes	78 000 ± 6 600 à 41 000 ± 6 000 *	OIS 5
				103 000 ± 14 000 **	
				105 000 ± 7 000 à 60 100 ± 2 900 ***	
4	5 et x	3	- Eboulisation très active - Formation d'un gélisol profond ou d'un pergélisol - Cryoturbation localisée	124 000 ± 10 000 à 154 000 ± 14 000 *	Partie supérieure de l'OIS 6
3	6 à 9	2	- Ruissellement et éboulisation modérée - Formation d'un gélisol peu profond	175 000 ± 27 000 à 117 000 ± 13 000 *	Partie inférieure de l'OIS 6
				165 000 ± 16 000 à 143 000 ± 9 000 ***	
HIATUS					
2	10	1	- Accumulation de dépôts fluviatiles endokarstiques - Formation locale de spéléothèmes	-	Début du Quaternaire à début du Pléistocène moyen ?
1	-	-	- Formation du réseau karstique en contexte phréatique	-	

Tableau 11 : Tableau synthétique du découpe stratigraphique des dépôts du Pech-de-l'Azé II selon Henri Laville (HL) et Jean-Pierre Texier (JPT). * : datations ESR de Grün et al., 1991 ; ** : datations U/Th de Schwarcz et Blackwell, 1983 ; *** : datations U/Th de Jacobs et al., 2016. D'après Texier, 2009, modifié.

Figure 65 : Séquence stratigraphique de la coupe n°5. Les chiffres 1 à 4 correspondent aux unités sédimentaires de Texier, 2009. Les chiffres entre parenthèses correspondent aux unités définies par H. Laville, 1973. a : imprégnation calcitique ; b : pseudomycélium ; c : diamicton ; d : cailloutis semi-ouvert ; e : sables à stratifications entrecroisées, *in* Texier, 2009.



b) *Industrie lithique et activité humaine.*

C'est à partir du matériel lithique retrouvé dans les niveaux rissiens du Pech de l'Azé II que F. Bordes définit l'industrie acheuléenne méridionale (Bordes, 1971). La définition et la singularité de ce techno-complexe a depuis été discutée (Boëda, 1991 ; Turq, 1992) et l'industrie lithique est rattachée à l'importante diversité du Paléolithique moyen ancien. L'industrie des niveaux rissiens est caractérisée par la rareté des bifaces, la présence de hachereaux, de galets taillés, de nucléus « amorphes », un nombre modéré de racloirs et important d'encoches (Bordes, 1971 ; 1972). L'industrie des niveaux würmiens est moustérienne et le type de débitage est discoïde (Bordes, 1972 ; Teyssandier, 2010).

L'accumulation des herbivores est surtout d'origine anthropique. Quelques outils ont été taillés sur place et quelques restes de foyer ont subsisté. La présence d'un os gravé dans un but non-alimentaire est également à signaler dans les niveaux rissiens, ainsi qu'un os percé dans les niveaux würmiens (Bordes, 1972).

c) *Associations fauniques.*

La faune présente au Pech de l'Azé II a déjà fait l'objet de deux études. La première a été menée par Bordes et Prat (1965) et concerne les niveaux rissiens et la seconde, par Laquay (1981), uniquement sur les niveaux würmiens. Dès 1965, la présence du rhinocéros de Merck est reconnue (**Tabl. 12**) ce qui est très inhabituel pour cette zone géographique en période glaciaire.

Tableau 12 : Inventaire de la faune du Pech de l'Azé II. Les informations des unités 2 et 3 proviennent de Bordes et Prat, 1965 ; les informations de l'unité 4 proviennent de Laquay, 1981.

Espèces	Unité 2	Unité 3	Unité 4
<i>Ursus sp.</i>	x		
<i>Canis lupus</i>	x		x
<i>Vulpes vulpes</i>	x		
<i>Vulpes sp.</i>			x
<i>Hyena spelaea</i>	x		
<i>Lynx sp.</i>		x	
<i>Sus scrofa</i>	x		
<i>Capreolus capreolus</i>			x
<i>Capreolus sp.</i>	x		
<i>Cervus elaphus</i>	x	x	x
<i>Cervus sp.</i>	x		
<i>Megaceros sp.</i>	x		
<i>Bovidae</i>	x		
<i>Bovinae</i>			x
<i>Capra sp.</i>	x		
<i>Rupicapra rupicapra</i>	x		x
<i>Equus caballus</i>	x	x	x
<i>Rhinoceros mercki</i>	x	x	
<i>Lepus sp.</i>		x	
<i>Oryctolagus sp.</i>	x	x	x
<i>Talpa sp.</i>	x		
<i>Arvicola sp.</i>			x

d) Eléments de paléoenvironnement.

La séquence du Pech de l'Azé II a fait l'objet d'une étude palynologique (Paquereau, 1969) traduisant la composition végétale de l'environnement lors des accumulations (**Tabl. 13**). Malheureusement, les analyses sédimentaires ont mis en avant l'existence de phénomènes de ruissellement (Goldberg, 1979 ; Texier, 2009) connus pour leur potentiel perturbateur vis-à-vis de l'intégrité des couches (Lenoble, 2003). Les observations palynologiques doivent donc être considérées avec prudence. Texier (2009) recommande de considérer les artefacts archéologiques, paléontologiques et les pollens contenus dans les unités stratigraphiques comme des ensembles cumulant les données d'une période de temps relativement longue. Il nous semble ainsi plus prudent de considérer *a priori* les unités 3 et 2 comme correspondant à un climat froid (en raison de la présence de gélisol profond, Texier, 2009) et l'unité 4, à un climat tempéré.

OIS	Episode climatique	Phases JP Texier	Niveaux archéologiques (Bordes, 1972)	Industrie	Climat	Taux de boisement	Paysage/flore			
4	Wülm I	5	1	Ind.	Tempéré et humide	10%	Légèrement boisé puis vastes prairies et pelouses sèches			
			2A	Moustérien						
			2B	Ind.						
			2C	Moustérien						
			2D	M. Ferrassie				< 10 %	De plus en plus steppique. Pelouses, prairies sèches. Peu de pins sylvestres, flore très herbacée	
			2E	M. Ferrassie				10%		
			2F	M. Ferrassie				12%		
			2G	M. Ferrassie				33%		
			2G base							
			2G' sommet	M. Ferrassie				Froid et sec	10%	Recul des éléments forestiers
			2G'	Ind.				Plus doux, plus humide	23%	Paysage de parc très clair avec pin sylvestre et quelques feuillus.
			5a						3	M. typique
4A	M. typique				55%					
4B	M. denticulés	Tempéré et humide			50%	Forêt claire, bois de pins sylvestres et bosquets de feuillus.				
4C	M. typique				43%					
4D	M. typique	Moins rigoureux, plus humide			> 10 %					
4E	M. typique	Froid et sec			< 10 %	Zones ouvertes et sèches.				
Riss-Wülm	4				Froid et sec	Très faible				
6	Riss II	3			6	Acheuléen méridional	Tempéré et humide puis, progressivement froid et sec		Faible	Prairies sèches, steppes peu boisées, quelques pins sylvestres.
					7	Acheuléen méridional	Plus tempérée, humidité assez forte		25%	Paysage de parcs, bouquetaux de pins sylvestres, taillis de noisetiers, bouquetaux. Quelques feuillus, flore herbacée.
					8	Acheuléen méridional	Plus humide, moins froid		Légère remontée	Prairies, pelouses sèches, zones humides, quelques pins sylvestres, apparition de bouquetaux, noisetier
					9	Acheuléen	Très froid et sec		Très faible	Steppes peuplées de graminées, pelouses rases, très peu de pin sylvestre
					?	Mindel-Riss	2		10	stérile

Tableau 13 : Tableau synthétisant les paléoenvironnements du Pech de l'Azé II en incluant les données sur les industries lithiques, *in* Teyssandier, 2010, modifié.

e) *Eléments de datation.*

Le gisement du Pech de l'Azé II a fait l'objet de trois séries de datations radiométriques.

Les premières furent obtenues par Schwarcz et Blackwell en 1983 à partir de la méthode de l'U/Th. Ils obtiennent un âge de $103\,000 \pm 30\,000 / -25\,000$ ans BP pour un fragment de plancher stalagmitique de la couche 3, et $240\,000 \pm 30\,000$ ans pour un fragment de stalactite de la couche 5.

Dans un second temps, Grün et al., 1991 proposèrent 80 dates à partir de la méthode ESR sur 29 dents réparties dans toute la séquence. Ces dates placent les unités 3 et 2 dans le stade isotopique 6 et l'unité 4, dans le stade isotopique 5.

Enfin, Jacobs et al., 2016, proposèrent de nouvelles dates à partir de 17 échantillons répartis sur toute la séquence et de la méthode U/Th. Les résultats sont assez semblables à ceux de l'étude précédente : la portion rissienne de la séquence du Pech de l'Azé II est comprise entre $165\,000 \pm 16\,000$ ans BP et $143\,000 \pm 9\,000$ ans BP. La portion würmienne est datée de $105\,000 \pm 7\,000$ ans BP à $60\,100 \pm 2\,900$ ans BP (**Fig. 66**).

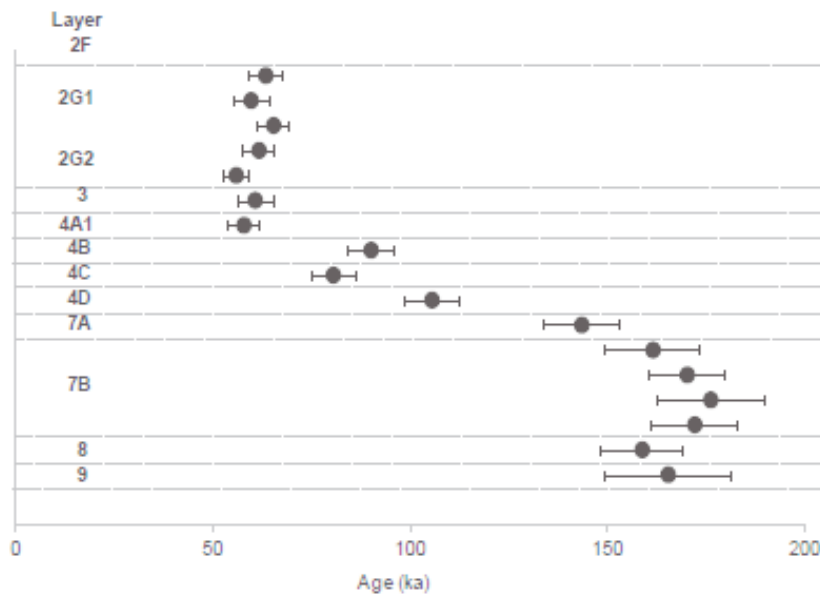


Figure 66 : Datations U/Th obtenues au Pech de l'Azé II, in Jacobs, 2016

9. Combe-Grenal c.63 à 56.

La grotte-abri de Combe-Grenal (Domme, Dordogne) se situe sur le versant sud d'un petit val-lon dont elle tire son nom, aujourd'hui à sec, à proximité se trouve le plateau de la « plaine de Born » (Fig. 67). La grotte a subi plusieurs épisodes d'érosion importants jusqu'à l'actuel où le porche est complètement effondré. Au sol, trois paliers principaux figurent les trois moments d'effondrement les plus intenses de l'histoire du gisement (Fig. 68).



Figure 67 : Emplacement géographique de Combe-Grenal

Au Moyen-âge, Combe-Grenal est partiellement détruit lors de la construction d'une étable. Il est véritablement découvert peu après Pech de l'Azé par la même personne : Jouannet, en 1816 et, visité par l'abbé Audierne en 1828. Il fit ensuite l'objet de fouilles clandestines puis, en 1864, E. Lartet et H. Christy y dirigent des prospections.

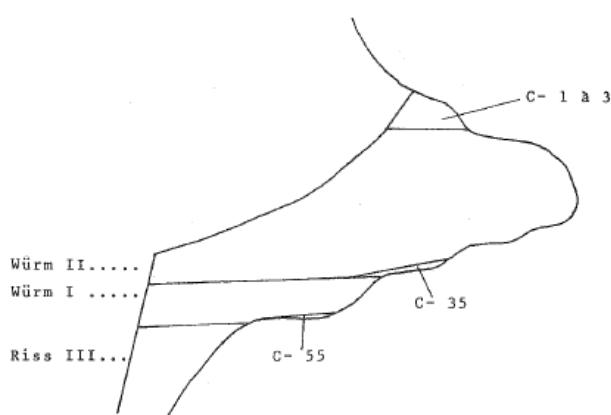


Figure 68 : Plan schématique de la grotte-abri de Combe-Grenal, d'après Bordes, *in* Laquay, 1981

Il fait l'objet de véritables fouilles au début du XXe siècle par L. Capitan et D. Peyrony. Au début des années 1930, D. et E. Peyrony reprennent des fouilles limitées avant l'arrivée de F. Bordes entre 1953 et 1965 à leur demande. F. Bordes mit au jour une stratigraphie de plus de 13 mètres d'épaisseur comprenant 55 couches moustériennes surmontant 9 couches acheuléennes (Bordes, 1984 ; Laville, 1975). Depuis 2015, de nouvelles fouilles, concernant les niveaux moustériens, ont repris à Combe-Grenal sous la direction de J.-Ph. Faivre (Faivre et al., 2015).

a) Stratigraphie.

Le découpage chrono-stratigraphique présenté ici correspond aux trois paliers d'érosion du substrat rocheux qui supportent la séquence stratigraphique de Combe-Grenal. Dans des travaux antérieurs, plusieurs auteurs utilisent déjà ce cadre morpho-stratigraphique (Mellars,

1996 ; Faivre, 2011) qui repose sur les travaux de Bordes et al., 1966, Laville, 1975 et Laville et al., 1980 (**Fig. 69**):

- Palier de base :

Il correspond aux niveaux 65 à 56. Epais de 2,5 mètres, il est constitué d'une série de formations détritiques reposant sur le palier d'érosion le plus ancien. Présence d'éboulis anguleux caractéristiques des périodes froides et sèches.

- Palier médian :

Il correspond aux niveaux 55 à 38. Epais de 2,5 mètres correspondant à quatre épisodes climatiques : froids (c.55 à 53), tempéré (c.52 à 50a), froid (c.49 à 44) et à nouveau tempéré (c.43 à 41). Les épisodes froids sont caractérisés par la présence d'éboulis calcaires arrondis ou de débris calcaires plus volumineux dans une matrice sédimentaire brune-jaune plus ou moins argileuse. Le sédiment est plus argileux et brun dans les épisodes tempérés. Les éboulis sont plus rares et des sols d'altérations ont été signalés.

- Palier supérieur :

Il correspond aux niveaux 37 à 1 et avoisinent les sept mètres de puissance. Présence d'éboulis et de débris calcaires dans des tailles et des proportions variables dans toute cette séquence entourés d'une matrice argilo-sableuse.

Dans ce travail, ce sont uniquement les couches du palier inférieur, généralement moins étudiées et correspondant à notre cadre chronologique, qui sont prises en compte.

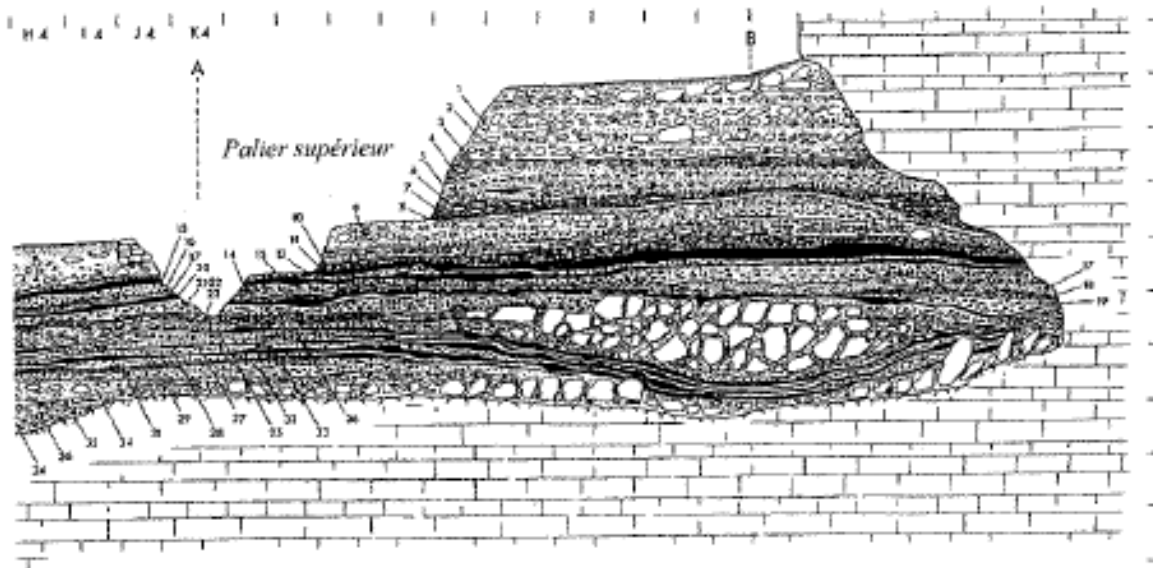
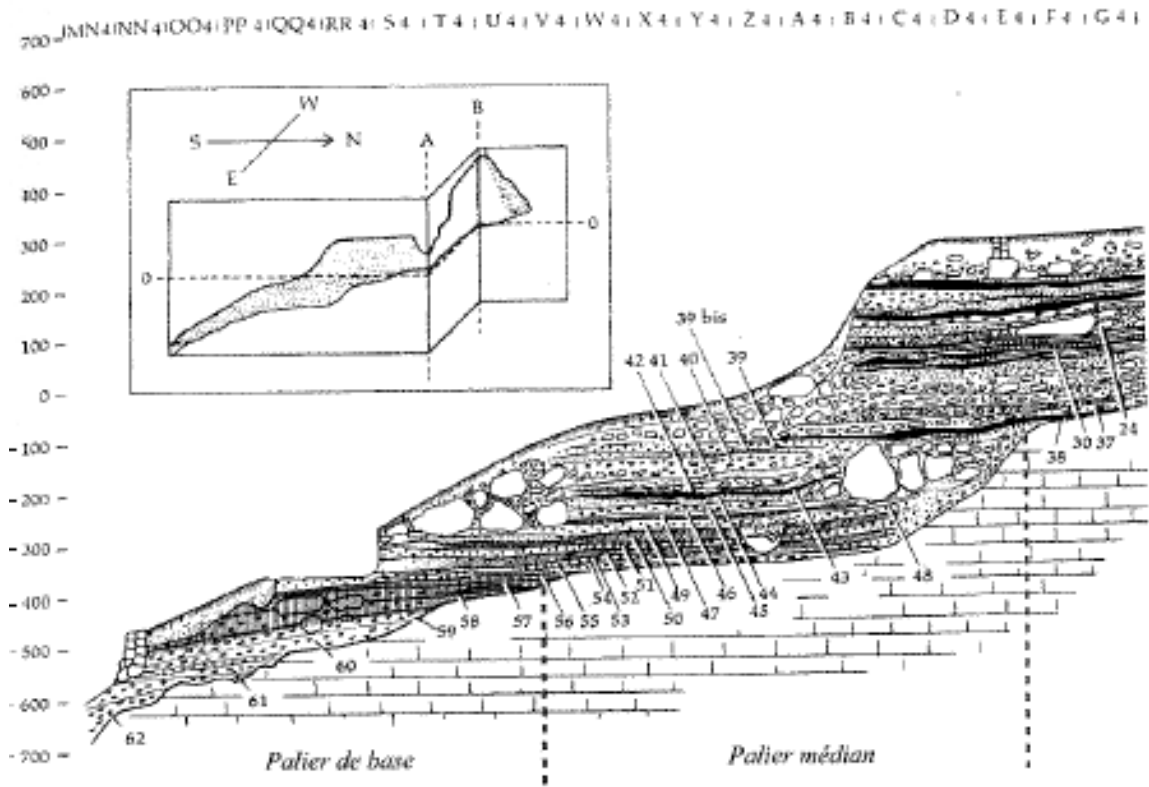


Figure 69 : Coupe stratigraphique synthétique de Combe-Grenal. Fouille Bordes, d'après Bordes, 1972.

b) Restes humains.

De très nombreux restes humains provenant des fouilles Peyrony et Bordes ont été retrouvés dans le site de Combe-Grenal. Ils proviennent surtout des paliers médians et supérieurs et ont fait l'objet de nombreuses publications (Genet-Varcin, 1982 ; Le Mort, 1989 ; Garralda et Vandermeersch, 2000a ; Garralda et al., 2005 ; Garralda, 2008). Un seul reste provient du palier inférieur (c.60) : une incisive déciduale inférieure centrale droite. Elle a été retrouvée dans les collections du musée des Eyzies-Tayac-Sireuil en 2009 (Maureille et al., 2010) et correspond à un enfant de 3-4 ans. Ses caractéristiques morphométriques permettent de le placer en sein de la lignée néandertalienne.

c) Industrie lithique et activité humaine.

F. Bordes (1971) associe l'industrie lithique du palier inférieur à l'Acheuléen méridional comme c'est le cas dans les niveaux anciens du Pech de l'Azé II et dont l'attribution a, depuis, été revue (cf. *supra*). Les caractéristiques principales de l'industrie lithique de ces deux sites sont, néanmoins, assez semblables. Les matières premières lithiques proviennent de l'environnement immédiat du site, les supports sont peu standardisés sur des nucléus acheuléens ou centripètes (Maureille et al., 2010). Les modes d'occupation humaine dans ces niveaux sont encore mal connus ; en effet, aucune étude archéozoologique n'a encore été menée.

d) Association faunique.

Les vestiges osseux des mammifères du palier inférieur de Combe-Grenal ont déjà fait l'objet de plusieurs études (Bordes et Prat, 1965 ; Delpech et Prat, 1980 ; 1995 ; Delpech et al., 1995). Le renne domine un assemblage composé d'espèces variées (**Tabl. 14**). Il représente en effet 92 à 97% de la totalité des restes d'ongulés. La présence de cette espèce est cohérente avec les indices sédimentaires d'un froid intense lors de la constitution de ces niveaux.

Espèces	Palier de base								
	Couches								
	63	62	61	60	60	59	58	57	56
<i>Dicerorhinus</i>									x
<i>Sus</i>								x	
<i>Dama</i>						x	x	x	x
<i>Capreolus</i>						x	x	x	
<i>Cervus (petit)</i>						x	x	x	x
<i>Cervus (grand)</i>					x	x	x	x	
<i>Bos</i>							x	x	x
<i>Bison</i>					x				
<i>Equus</i>	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Saïga</i>						x	x		
<i>Rupicapra</i>					x	x			
<i>Hemitragus</i>		x	x	x	x		x	x	
<i>Capra</i>	x	x		x	x	x	x	x	
<i>Rangifer</i>	x	x	x	x	x	x	x	x	x

Tableau 14 : Inventaire de la grande faune du palier de base de Combe-Grenal d'après Delpech et Prat, 1995.

e) *Eléments de paléoenvironnement*

L'étude des pollens conservés dans les couches du palier inférieur traduit un couvert forestier très faible (5 à 8%) dominé par le pin sylvestre (Bordes et al., 1966). Dans le spectre faunique, la prédominance du renne et la présence de l'antilope saïga confirme la très grande rigueur du climat. L'analyse de l'oxygène présent dans l'émail des dents des chevaux tout au long de la séquence confirmerait également la rigueur du climat dans les niveaux 62 à 56 (Richards et al., 2017). Les résultats obtenus à partir de cette méthode peuvent néanmoins être questionnés. Il s'agit, en effet, de résultats se rapportant aux premiers temps de la vie (moment de formation de l'émail) d'un individu par niveau sédimentaire pour cette portion de la séquence.

f) *Eléments de datation*

Aucune datation directe n'a encore été réalisée dans le site de Combe-Grenal. Des indices bio-chronologiques permettent néanmoins de proposer une position chronologique relative. Le stade évolutif des différents grands mammifères des couches 64 à 56 correspond à la même biozone que la couche 51 de l'abri Suard, datée d'environ $126\ 000 \pm 15\ 000$ ans BP (Delpech et al., 1995). Par ailleurs, la formation du palier inférieur aurait été très brève (peut-être moins de 1 000 ans) (Delpech et Prat, 1995). Il serait, ainsi, fort probable que ces niveaux se seraient mis en place à la toute fin du stade isotopique 6 (Maureille et al., 2010).

10. Coudoulous II.

Le site de Coudoulous II est situé dans le Lot, sur la commune de Tour-de-Faure (**Fig. 70**). Il fait partie d'un ensemble de trois gisements numérotés de I à III correspondant à un même système karstique (Jaubert et al., 2005). Ils sont établis en haut d'un plateau (280 mètres d'altitude soit 150 mètres au-dessus du niveau actuel du Célé) à la confluence du Lot et de son affluent, le Célé.

Il s'agit de trois avens-pièges (**Fig.71**) s'ouvrant dans des calcaires micritiques du Callovien (Astruc et al., 1992) qui constituent un ensemble homogène épais de 50 mètres. Ils font partie des cavités héritées du paléokarst éocène définies par Astruc et al. (1992), comme c'est le cas du Pech-Merle situé à proximité et à une altitude voisine. Ces cavités, colmatées, ont été partiellement vidangées ou soutirées au Quaternaire. Lorsqu'elles étaient ouvertes, elles ont permis l'accumulation d'un nouveau remplissage pouvant contenir des objets archéologiques ou paléontologiques. La circulation de l'eau est probablement à l'origine du creusement de la cavité comme en témoigne la présence de coupoles au plafond de Coudoulous II.

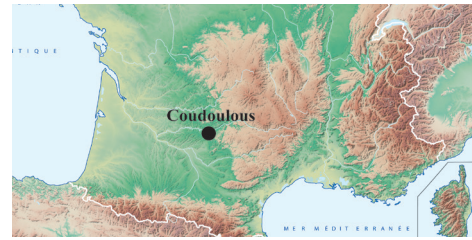


Figure 70 : Emplacement géographique des sites de Coudoulous

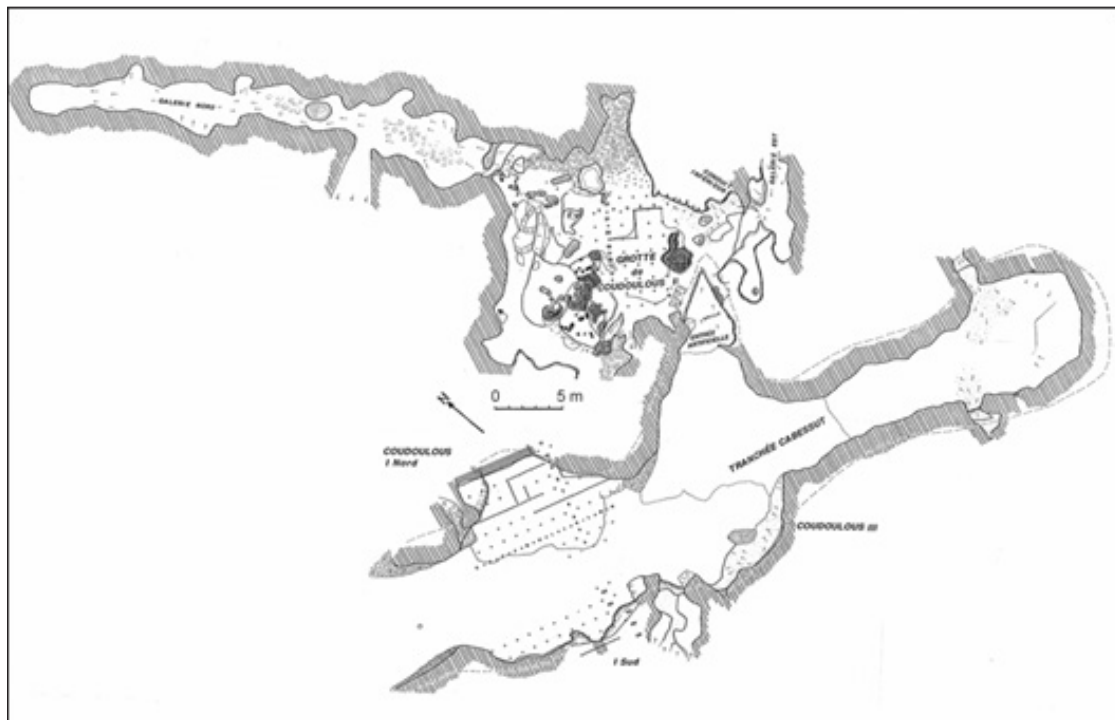


Figure 71 : Position des trois cavités du site de Coudoulous et des emplacements de fouille, dessin J. Jaubert, *in* Couchoud, 2006.

Les sites ont été découverts en 1955 lorsque Cabessut, propriétaire du terrain, entreprit des travaux afin d'aménager un accès à but touristique vers l'Igue de la Togne (connue depuis le début du siècle) située à une cinquantaine de mètres de l'entrée artificielle de Coudoulous II. Une importante tranchée fut creusée à l'aide d'explosif et entraîna la découverte des gisements de Coudoulous II en perçant la grotte par le côté et de la grotte III en 1956. En 1966, le remplissage de Coudoulous I est découvert : les travaux ont coupé en deux l'ancienne cavité et donc scindé le site en Coudoulous I nord et Coudoulous I sud (dont le plafond subsiste en partie). En 1966, Maury identifie les sites comme étant des gisements archéologiques et le signale aux autorités en 1970. Ce n'est qu'entre 1978 et 1980 que des fouilles de sauvetage codirigées par J. Clottes et E. Bonifay furent organisées. Ces fouilles ont concerné les trois sites :

- Coudoulous I : Une stratigraphie de 6 mètres de puissance environ, avec un très riche niveau du Paléolithique moyen (couche 4), précédé d'une séquence attribuée au «Mindel-Riss » et au début du « Riss ». Un plancher stalagmitique marque la base de la séquence fossilifère.

- Coudoulous II : Un sondage d'environ 8 m.² sur toute la profondeur de la séquence est réalisé dans cette grotte afin d'estimer son potentiel. Les objets lithiques sont rares mais une riche faune fossile est présente.

- Coudoulous III : Très pauvre en vestige, l'accumulation n'a pas été étudiée mais seulement relevée.

Entre 1993 et 2003, J. Jaubert et J.-Ph. Brugal relancent les recherches sur le site : le premier se concentre sur Coudoulous I alors que le second reprend la fouille du gisement paléontologique de Coudoulous II. Notre étude ne concerne que ce dernier site.

a) Stratigraphie.

L'accès actuel à la grotte de Coudoulous II est artificiel ; l'original est une fissure au plafond actuellement comblée par laquelle les sédiments détritiques et les constituants archéologiques ont pénétré dans la cavité (Brugal et al., 1996).

L'accumulation archéo-paléontologique correspond à l'ouverture de la cavité, de type aven, sur les causses. Une grande partie de la salle principale de la grotte est occupée par un cône d'éboulis épais de plus de trois mètres et situé à l'aplomb d'une diaclase d'orientation Nord-Ouest/Sud-Est. Les fouilles effectuées par J. Clottes et E. Bonifay puis par J.-Ph. Brugal se sont

concentrées uniquement sur la périphérie du cône dans la partie Est de la salle. Lors des premières fouilles, deux tranchées ont été creusées sur la totalité de la séquence, les zones ouvertes lors des secondes fouilles se distribuent autour de celles-ci (**Fig. 72**).

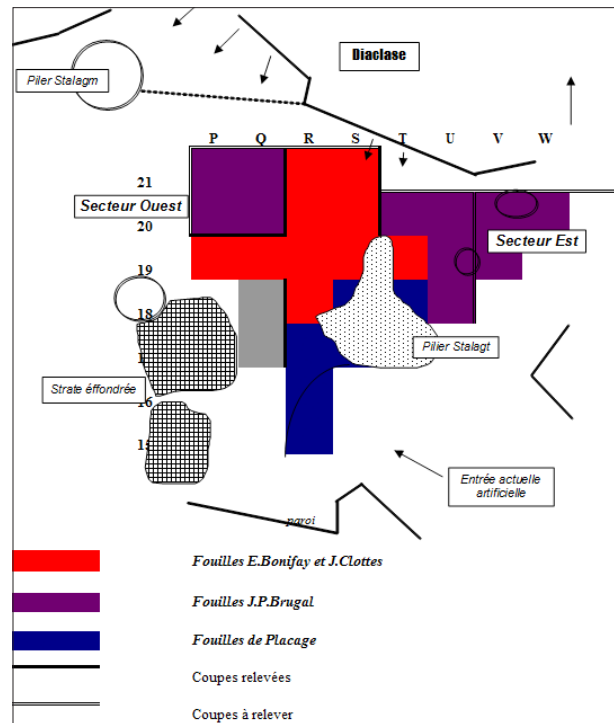


Figure 72 : Plan des fouilles de Clottes et Bonifay (en rouge) et de Brugal (bleu et violet), *in* Brugal et al., 2000.

Coudoulous II se divise en quatre ensembles, du plus ancien au plus récent (**Fig. 73**) :

- **Ensemble basal (couche 12 à 10) :**

Les premiers dépôts se sont accumulés lors du creusement de la grotte (période de karst interne). Ils ont été perturbés au moins par deux soutirages au niveau du conduit inférieur. Par la suite, des limons sableux micacés, gris, lités originaires d'un paléo-Lot ou d'un paléo-Célé ont envahi la grotte en passant probablement par un réseau actif sous-jacent (Kervazo et al., 2008). Ces niveaux sont stériles en termes de vestiges.

- **Ensemble inférieur (couche 9) :**

Correspond à l'ouverture du réseau vers l'extérieur ; les restes fauniques et lithiques sont vraisemblablement apportés par écoulements boueux ou flottages et on les retrouve plaqués contre les dalles et concrétions du chaos qui émerge du sommet de 10 (Kervazo et al., 2008) et emballés dans un sédiment fin argileux. L'ouverture était probablement assez éloignée du lieu de fouille (pas d'apports extérieurs dans le sédiment).

- **Plancher stalagmitique (couche 8) :**

Il témoigne d'une stabilisation des arrivées détritiques au profit des processus bio-chimiques. Ce type de dépôt est habituellement rapporté à des épisodes cléments (Bruxelles et Astruc, 2009).

- **Ensemble moyen (couches 7 à 5) :**

Son accumulation est également liée à l'ouverture de la diaclase qui surmonte le cône d'éboulis (Kervazo et al., 2008). Plusieurs épisodes de concrétionnements s'intercalent matérialisant les moments de stabilisation des arrivées détritiques :

- Base de la couche 7 : Arrivée de sédiment terreux depuis les sols du Causse. Le faible calibre des clastes indique un passage encore étroit vers la surface.

- couche 7b : Arrivée de blocs et concrétions : élargissement de la diaclase.

- couche 7a : Intercalation de lentilles caillouteuses.

- couche 6 : Arrivée de constituants de sols humide trahissant une pédogénèse sur le causse.

- couche 5 : Chute de blocs et concrétionnement.

- **Ensemble supérieur (couches 4 à 1) :**

La base de l'ensemble (couches 4 et 3) est marquée par des indices de dégradation environnementale. La matrice est plus limoneuse (en raison d'apport éolien sur le Causse ?) et marquée par des traces de cryoclastisme, solifluxion et cryoturbation (sur 60 à 80 mètres d'épaisseur de sédiment).

La partie supérieure de l'ensemble (couches 2 et 1) vient ensuite colmater l'ouverture au plafond. Les constituants externes ne pénètrent plus ou très peu dans la grotte et une ambiance de karst interne tend alors à se réinstaurer (Kervazo et al., 2008).

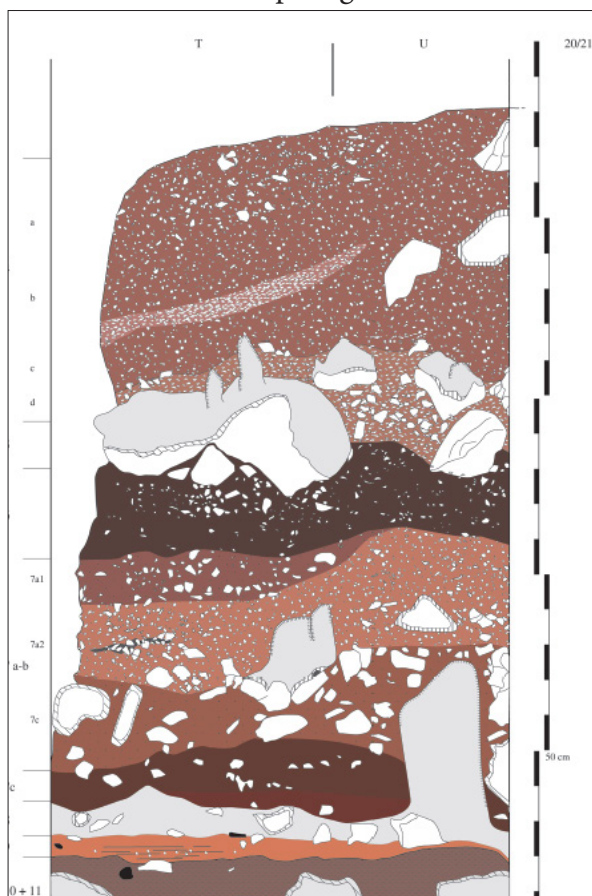


Figure 73 : Séquence stratigraphique de Coudoulous II, Brugal, comm. pers., et *in* They et al., 2008

Notre étude concerne uniquement la couche 9 qui correspond à la période chronologique définie et dans laquelle les taxons étudiés sont abondamment représentés (contrairement à la couche 7).

b) Industrie lithique et activité humaine.

Le remplissage est très pauvre en matériel lithique : un peu plus d'une centaine de pièces ont été décrites jusqu'à présent par J. Jaubert. Si toutes les unités stratigraphiques ont livré quelques pièces, les plus riches restent les couches 4, 6 et 7. Les quelques artefacts retrouvés dans la couche 9 de Coudoulous II proviennent des fouilles Clottes-Bonifay. Le premier est un fragment de « *quartz taillé et retouché par un façonnage abrupt* », le second est « *un petit nucléus en silex de volume polyédrique* » exploité à son maximum (Brugal et Jaubert, 1991, p. 22). Les autres silex ont été retrouvés dans un état de désilicification très avancée (« fantôme ») rendant impossible le prélèvement et, *a fortiori*, l'observation.

Deux hypothèses ont été retenues pour expliquer la présence de ces artefacts dans l'aven (Brugal et al., 2000) :

- Les humains auraient fréquenté les abords du site et quelques pièces seraient tombées à l'intérieur.
- Comme l'Igue des Rameaux, Coudoulous II serait un « site à indice de fréquentation humaine ». Les êtres humains y auraient pénétré ponctuellement afin de prélever de la viande sur certaines carcasses encore fraîches (Brugal et Jaubert, 1991).

L'étude taphonomique menée sur les couches de l'ensemble moyen (Costamagno, 1995) démontre que l'accumulation est avant tout due à la chute accidentelle des animaux dans l'aven, mais n'exclue pas de visites humaines.

c) Associations fauniques.

Suite aux fouilles de Brugal, un premier inventaire de la grande faune a été réalisé (Brugal et al., 2000) que plusieurs travaux sont venus compléter (Aouadi, 1997 ; Uzunidis, 2013) (**Tabl. 15**). Les herbivores, en particulier les cervidés, dominent largement l'assemblage. Celui-ci

est caractérisé notamment par la présence contemporaine de deux espèces de rhinocéros : *Stephanorhinus kirchbergensis* et *Coelodonta antiquitatis*.

Couche 9

Espèce	Auteur
<i>Canis lupus</i>	Brugal <i>et al.</i> , 2000
<i>Vulpes vulpes</i>	Brugal <i>et al.</i> , 2000
Carnivore indet.	Brugal <i>et al.</i> , 2000
<i>Mammuthus trogontherii</i> /	Aouadi, 1997 /
<i>Mammuthus intermedius</i>	Uzunidis, 2013
<i>Stephanorhinus kirchbergensis</i>	Uzunidis, 2013
<i>Coelodonta antiquitatis</i>	Brugal <i>et al.</i> , 2000 ; Uzunidis, 2013
<i>Bison priscus</i>	Brugal <i>et al.</i> , 2000 ; Uzunidis, 2013
<i>Bos primigenius</i>	Brugal <i>et al.</i> , 2000 ; Uzunidis, 2013
<i>Equus mosbachensis</i>	Brugal <i>et al.</i> , 2000 ; Uzunidis, 2013
<i>Cervus elaphus</i>	Brugal <i>et al.</i> , 2000
<i>Rangifer tarandus</i>	Brugal <i>et al.</i> , 2000
Herbivore indet.	Brugal <i>et al.</i> , 2000

Tableau 15 : Inventaire de la grande faune de la couche 9 de Coudoulous II (fouilles Bonifay et Brugal) et des références bibliographiques.

d) *Eléments de paléoenvironnement*

Les analyses polliniques effectuées par Girard, Thi Mai et Renaud-Miskovsky (*in* Brugal, 2000 ; Théry-Parisot *et al.*, 2008) pour les niveaux supérieurs n'a pas été possible pour la couche 9, qui n'en a pratiquement pas livré. Les principales données paléoenvironnementales proviennent de l'étude de la microfaune. Ils traduisent une période froide, relativement sèche et moyennement enneigée avec une végétation dominée par la prairie (Jeannet, *in* Brugal *et al.*, 2000). L'étude de l'avifaune nuance ces observations avec la présence d'un tarsométatarse de vautour fauve, puisque ce taxon est plus commun sous les climats tempérés (Louchard, *in* Brugal *et al.*, 2000).

e) *Eléments de datation.*

Des datations absolues ont été réalisées sur les spéléothèmes présents tout au long de la séquence de Coudoulous II (Quinif, *in* Brugal *et al.*, 2000) (**Fig. 74**) :

- Le plancher superficiel est daté de - 40 000 ans BP, mais il a pu se déposer à plusieurs moments et est actuellement toujours alimenté ponctuellement.
- Les dépôts supérieurs au plancher 5 correspondent au dernier cycle glaciaire et plus

précisément aux stades isotopiques 4 et 3. Une datation fiable a pu être obtenue pour le plancher 5 qui permet d'estimer que les couches supérieures se sont mises en place avant 89 200 ans BP (+13 400/-11 200).

- Les couches inférieures au plancher 5 correspondent à une période plus clémente, qui se seraient mises en place durant le stade isotopique 5.

- L'ensemble inférieur et l'ensemble basal sont antérieurs au plancher stalagmitique 8 dont la date est estimée autour de 120 000 ans BP (Kervazo et al., 2008). Les vestiges de la couche 9 datent donc au minimum du stade isotopique 6.

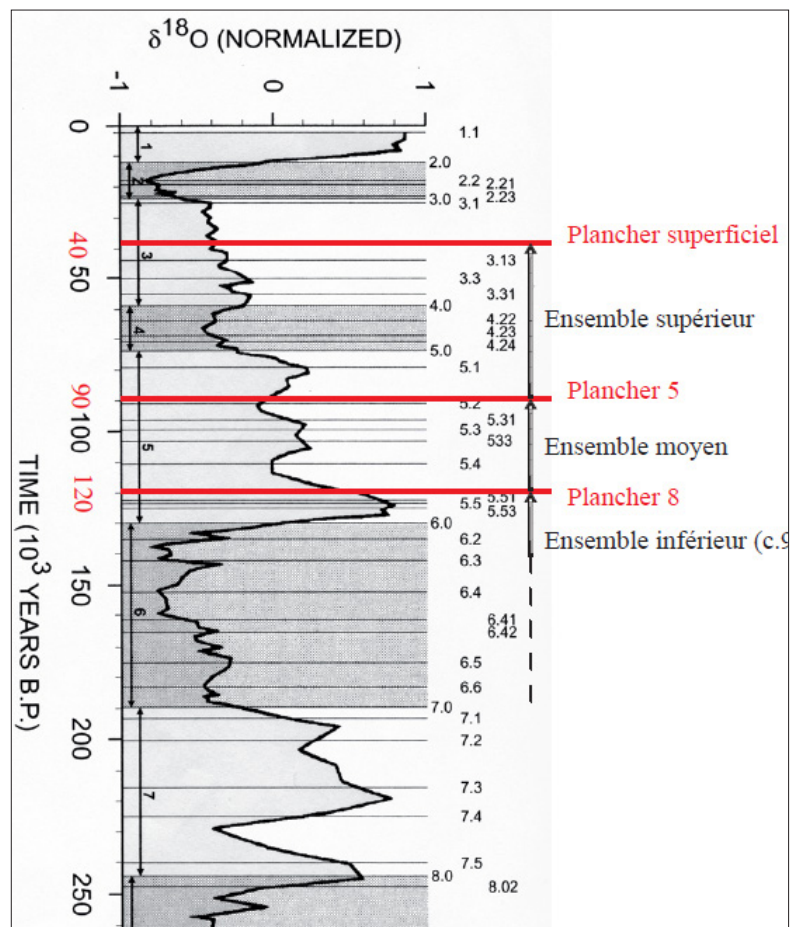


Figure 74 : Visualisation des dates associées aux ensembles de Coudoulous II. Courbe chrono-climatique *in* Martison et al., 1987, *in* Bradley, 1999. Modifié.

11. Peyre.

Le gisement de Peyre est situé sur la commune de Compregnac (Aveyron), en aval de Millau (**Fig. 75**). Il est perché en haut du Causse Rouge, sur la rive droite du Tarn, à 450 mètres au-dessus du niveau de la mer et 150 mètres au-dessus de la rivière (Brugal et Jaubert, 1991).



Figure 75 : Emplacement géographique de Peyre

Le site correspond à deux cavités : Peyre I et II, creusées l'une au-dessus de l'autre, dans des tufs calcaires appelés « tuf du réservoir » (**Fig. 76**). L'abbé Rouquette décrit Peyre I comme un couloir de cinq à six mètres de profondeur sur une hauteur de moins de deux mètres (Rouquette, 1868 ; Brugal, 1982, *in* Abed, 2012). La cavité de Peyre II, découverte lors des fouilles de J.-Ph. Brugal en 1983, a des dimensions beaucoup plus modestes : environ quatre mètres sur trois. Le remplissage présente un net pendage vers l'intérieur de la cavité ; la majorité du matériel archéologique a été retrouvée dans une « poche » en bas de cette pente (Brugal et Jaubert, 1991; Brugal, 1993).

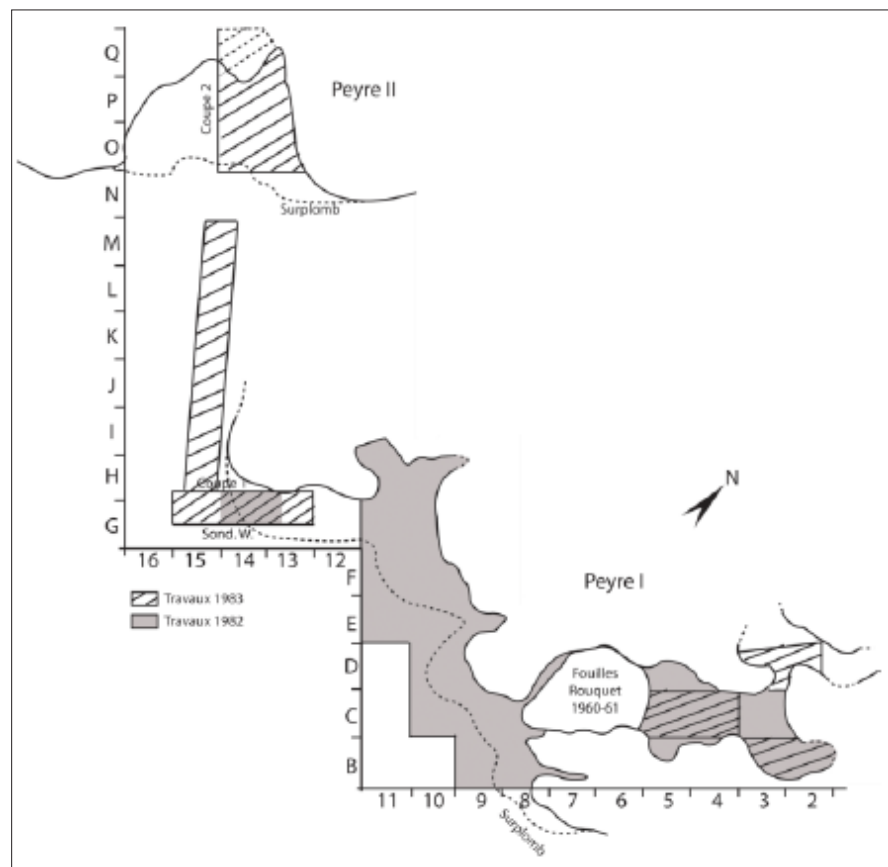


Figure 76 : Plan du gisement de Peyre, modifié, d'après Brugal et Jaubert, 1991, *in* Fourvel, 2012.

L'assemblage de Peyre I a été découvert en 1867 lorsque l'exploitation du calcaire des tufs du réservoir a mis au jour une brèche fossilifère (Rouquette, 1868). La commission de l'Académie de Toulouse et le géologue de Rouville déterminent la présence de quelques espèces (respectivement, sur les collectes de M. de Sambucy-Luzençon et de Rouquette), parmi elles, le cerf, le cheval, le renne, le mammoth et l'hyène. En 1940, la Société des Lettres, Sciences et Arts de l'Aveyron demande à G. Astre de réviser le matériel conservé dans le musée de Rodez (Abed, 2012). Le matériel paléontologique est étudié par Astre qui signale notamment la présence de deux équidés : *E. fossilis (caballus)* et *E. (asinus) hydruntinus* (Astre, 1963). Des fouilles, dirigées par R. Rouquet, ne reprennent qu'entre 1960 et 1961, mais le matériel n'a pas été déposé dans un musée et n'est pas ou plus accessible (Brugal, comm. pers.). Le site est de nouveau oublié et visité régulièrement par des pilleurs clandestins. Au cours des années 1980, un groupe de recherche pluridisciplinaire se forme pour étudier les formations de tufs de Peyre et de la vallée du Tarn. A cette occasion, des fouilles sont dirigées par J.-Ph. Brugal entre 1982 et 1983 (Brugal, 1981) dans la cavité du tuf du réservoir. Deux accumulations osseuses sont reconnues : Peyre I, correspondant à la brèche ossifère signalée par Rouquette puis Astre, et Peyre II : une petite cavité au-dessus de la brèche de Peyre I (Brugal et Jaubert, 1991 ; Brugal, 1993 ; Vernet et al., 2008).

a) Stratigraphie

Plusieurs zones ont fait l'objet de fouilles dans les gisements de Peyre : depuis le XIX^e siècle à Peyre I et en 1982 pour Peyre II (Fig. 77). A Peyre I, les fouilles Brugal soulignent l'homogénéité sédimentaire des niveaux fossilifères (Tabl. 16).

Peyre I		
Cavité	Bandes des dix	Sondage Ouest
- Sur 6 mètres de long : sédiment homogène d'argile rougeâtre de décalcification renfermant des microblocs de tufs.	- Un niveau fossilifère de sédiment homogène d'argile rouge similaire au niveau de la cavité. Forte action pédologique. Ossements très altérés	- Niveau fossilifère : même sédiment que dans les zones précédentes. Surmonté par une couche de gros blocs de tufs

Tableau 16 : Description du niveau fossilifère de Peyre I dans les différentes zones fouillées du site, d'après Brugal, 1982, in Abed, 2012.

A Peyre II, plusieurs niveaux ont été reconnus (Brugal, 1982, *in* Abed, 2012) (**Fig. 77**) :

- Couche 1 : Terre graveleuse grisâtre avec de gros blocs de tufs. Ce niveau est creusé de terriers, racines et contient du matériel archéo-paléontologique remanié.
- Couche 2 : Sédiment à dominante argileuse avec quelques micros blocs de tufs. Ce niveau est quasiment stérile.
- Couche 3 : Sédiment à dominante sableuse, concrétionné. Ce niveau est quasiment stérile.
- Couche 4 : Sédiment argileux rougeâtre. Faune très abondante.
- Couche 5 : Niveau concrétionné dans lequel sont présents des escargots.

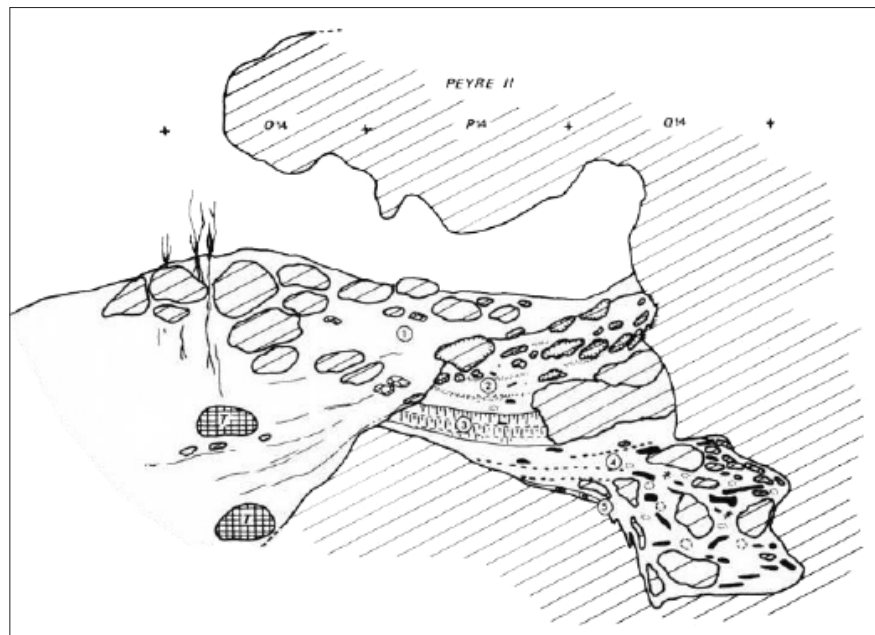


Figure 77 : Coupe stratigraphique de Peyre II, d'après Brugal et Jaubert, *in* Fourvel, 2012.

La contemporanéité stricte des remplissages de Peyre I et II n'a pas pu être définitivement établie, mais plusieurs indices sédimentaires vont dans ce sens et sont renforcés par les données du spectre faunique, identique dans les deux grottes. Ainsi, dans la suite de ce travail, nous allons considérer la totalité du remplissage paléontologique comme étant homogène, à l'instar de plusieurs études antérieures (Abed, 2012 ; Fourvel, 2012).

b) Industrie lithique et activité humaine

Une douzaine de pièces lithiques ont été découvertes à Peyre (Brugal, 1983b, *in* Abed, 2012), en particulier dans la couche 4 de Peyre II. Les matières premières sont variées : chaille, silex ou encore quartz (par ordre d'importance numérique). La plupart des artefacts sont inclassables, et un seul outil est connu : un racloir simple sur support Levallois en quartz (figuré *in*

Brugal et Jaubert, 1991 : Fig.8).

L'analyse taphonomique des ossements détermine que la hyène est responsable de l'accumulation, ainsi que le porc-épic (Brugal, inédit ; Fourvel, 2012 ; Fourvel et al., 2012). Le site aurait été visité ponctuellement par des humains comme le suggèrent les outils retrouvés. Comme l'Igüe des Rameaux et Coudoulous II, il ferait partie des gisements à « indices de fréquentation humaine » (Brugal et Jaubert, 1991).

c) Associations fauniques.

Les déterminations paléontologiques successives permettent de disposer d'une liste faunique assez complète (**Tabl. 17**). Fourvel (2012) note que le cerf est le taxon le mieux représenté dans Peyre I et II et que le groupe des carnivores est toujours assez diversifié et toujours largement dominé par l'hyène.

	Rouquette, 1868	Astre, 1963	Brugal, 1993 ; Vernet, et al., 2008	Fourvel, 2012	Fourvel, 2012
	Peyre				
			Peyre I		Peyre II
Carnivore	<i>Hyena spelaea</i>	<i>Hyaena crocuta spelaea</i>	<i>Crocuta crocuta spelaea</i>	<i>Crocuta crocuta spelaea</i>	<i>Crocuta crocuta spelaea</i>
	<i>Ursus spelaeus</i>	<i>Ursus arctos fossilis</i>	<i>Ursus sp.</i>	<i>Ursus sp.</i>	
			<i>Canis lupus ssp.</i>	<i>Canis lupus ssp.</i>	<i>Canis lupus ssp.</i>
			<i>Vulpes vulpes</i>	<i>Vulpes vulpes</i>	<i>Vulpes vulpes</i>
		<i>Felis pardus</i>	<i>Panthera pardus</i>	<i>Panthera pardus</i>	<i>Panthera pardus</i>
			cf. <i>gulo</i>		cf. <i>gulo</i>
			<i>Felis silvestris</i>		
			<i>Meles meles</i>		
			<i>Mustela sp.</i>		
					<i>Panthera (Leo) spelaea</i>
	<i>Elephas primigenius</i>	<i>Elephas primigenius</i>	<i>Mammuthus primigenius</i>	<i>Mammuthus sp.</i>	
		<i>Elephas primigenius var. sibiricus</i>			
		<i>Rhinoceros tichorhinus</i>	<i>Coelodonta antiquitatis</i>	<i>Rhinocerotidae</i>	
		<i>Bos primigenius</i>	<i>Bos primigenius</i>	<i>Bos/Bison</i>	<i>Bos/Bison</i>
		<i>Megaceros hibernicus</i>	<i>Megaloceros sp.</i>	<i>Megaloceros giganteus</i>	
	<i>Cervus elpahus</i>	<i>Cervus elpahus antiquus</i>	<i>Cervus elaphus</i>	<i>Cervus elaphus</i>	<i>Cervus elaphus</i>
	<i>Cervus tarandus</i>				
Ongulé	<i>Equus caballus fossilis</i>	<i>Equus caballus fossilis</i>	<i>Equus caballus sp.</i>	<i>Equus caballus</i>	<i>Equus caballus</i>
		<i>Equus (Asinus) hydruntinus</i>	<i>Equus hydruntinus</i>		
		<i>Capra ibex</i>	<i>Capra ibex</i>	<i>Capra ibex</i>	<i>Capra ibex</i>
		<i>Rupicapra rupicapra</i>		<i>Rupicapra rupicapra</i>	<i>Rupicapra rupicapra</i>
		<i>Sus scrofa</i>	<i>Sus scrofa</i>	<i>Sus scrofa</i>	<i>Sus scrofa</i>
			<i>Capreolus capreolus</i>		<i>Capreolus capreolus</i>
	<i>Castor ?</i>	<i>Castor fiber</i>			
Rongeur et lagomorphes	<i>Hystrix ?</i>		<i>Hystrix sp.</i>	<i>Hystrix sp.</i>	<i>Hystrix sp.</i>
		<i>Arctomys marmota primigenia</i>	<i>Marmota sp.</i>	<i>Marmota marmota</i>	<i>Marmota marmota</i>
				<i>Erinaceus europaeus</i>	
				<i>Lagomorpha</i>	<i>Lagomorpha</i>

Tableau 17 : Inventaire de la faune de Peyre selon les différentes études qui se sont succédées.

d) *Eléments de paléoenvironnement.*

Les premières études sur la faune suggéraient un climat froid avec la présence du rhinocéros laineux et du mammouth (Astre, 1963). Les fouilles suivantes apportent de nouveaux éléments et le spectre faunique s'enrichit de taxons inféodés aux milieux tempérés (cerfs, hydrotins, aurochs, sangliers, porc-épics) (Brugal, 1981 ; Vernet et al., 1983 ; Brugal et Jaubert, 1991 ; Brugal, 1993 ; Vernet et al., 2008). De plus, l'étude des macro-restes végétaux contenus dans le tuf traduit un milieu de type supraméditerranéen avec la présence importante du buis (Roiron, 1993). Il faut noter que la formation des travertins, ou tufs, ne peut être qu'antérieure aux occupations et accumulations de faunes. L'ensemble indique des périodes de type interglaciaire soumis à un climat tempéré et sec.

e) *Eléments de datation.*

Aucune datation directe n'a pu être réalisée à Peyre. L'accumulation peut être datée du début du Pléistocène supérieur au regard des associations fauniques. Peyre I serait légèrement antérieure à Peyre II (Vernet et al., 2008) (Fig. 78).

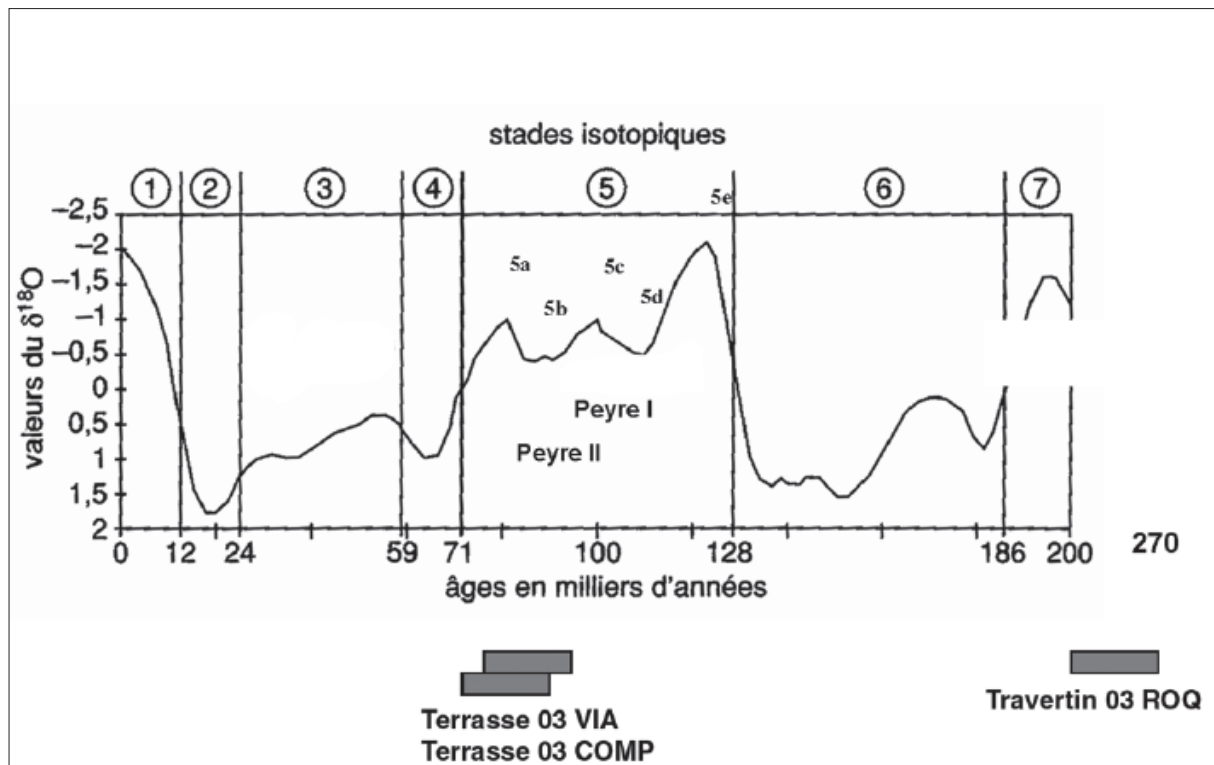


Figure 78 : Position chronologique supposée de Peyre I et II, d'après Vernet et al., 2008, modifié.

II. Méthodes.

Nous avons utilisé plusieurs outils méthodologiques afin de répondre à nos différentes problématiques concernant l'évolution, les adaptations et les comportements des bovinés, équidés et rhinocérotydés ainsi que la composition des environnements locaux du Pléistocène moyen et du Pléistocène supérieur dans le Sud-Est et le Sud-Ouest de la France. Les études combinant à la fois les analyses morpho-écométriques et la reconstitution de la diète individuelle des ongulés restent encore assez inédites bien que prometteuses pour la compréhension du cadre environnemental des humains préhistoriques et de leurs modes de vie.

1. Etude paléontologique.

a) Détermination osseuse.

La détermination anatomique et taxinomique du matériel étudié se base sur l'utilisation des collections ostéologiques de comparaison (ostéothèques du LAMPEA¹ à Aix-en-Provence, de PACEA² à Bordeaux et des musées d'Angoulême et des Eyzies-de-Tayac-Sireuil), ainsi que sur une bibliographie généraliste (Lavocat, 1966 ; Pales et Garcia, 1981 ; Barone, 1986 ; Hilsen, 1986 ; Guérin et Patou-Mathis, 1996) ou spécifique (par exemple : Guérin, 1980 ; Lacombat, 2003 ; Magniez, 2010 ; Brugal, 1983 ; Slott-Moller, 1990 ; Auguste, 1995 ; Eisenmann, 1979 ; ...).

b) Ostéométrie.

Les analyses ostéométriques, c'est-à-dire la prise de mesure sur des ossements, permettent d'obtenir des données sur la taille et sur la forme (en combinant plusieurs variables) des éléments étudiés. Elles permettent en plus d'identifier et quantifier des variabilités intra- et inter-populationnelles. Celles-ci varient au cours du temps et traduisent soit des phénomènes évolutifs, soit des adaptations morphofonctionnelles en fonction des paléoenvironnements, et en particulier du climat. Il est, ainsi, nécessaire de distinguer les deux mécanismes pour pouvoir

1 Laboratoire Méditerranéen de Préhistoire Europe – Afrique.

2 De la Préhistoire à l'Actuel : Culture, Environnement et Anthropologie.

répondre à ces deux problématiques distinctes.

Les mesures n'ont de sens que si elles sont préalablement définies, reproductibles et fonctionnellement significatives (Heinz, 1970 ; Brugal, 1983). Les mesures utilisées sont linéaires (exprimées en millimètres) et proviennent de la bibliographie de référence pour chacun des taxons étudiés. Ainsi, les mesures prises sur les chevaux correspondent aux travaux de Prat, 1968, Guadelli, 1987 et Eisenmann (www.vera-eisenmann.com), celles des bovidés proviennent de Brugal, 1983 et celles des rhinocéros de Guérin, 1980, Fortelius et al., 1993, Lacombat, 2003 et Kahlke et Lacombat, 2008. Certaines mesures ont été écartées : celles considérées peu reproductibles et celles trop rarement réalisables en raison de la fragmentation des os étudiés. Elles ont été réalisées à l'aide de pieds à coulisse digitaux (adaptés à la longueur des os) et sont, de plus, référencées dans des tableaux où sont indiqués le nombre d'échantillons (n), la moyenne (x), l'écart-type (s), le minimum (min) et le maximum (max). Les planches descriptives des mesures prises sur chacun des os de chacun des taxons sont données en annexes.

2. Approche paléoécologique.

a) *Micro- et méso-usure dentaire.*

Le régime alimentaire est l'un des paramètres les plus importants qui sous-tend les différences comportementales et écologiques des animaux. Pendant longtemps, les adaptations alimentaires ont été abordées à partir de caractéristiques morpho-fonctionnelles comme la morphologie du maxillaire et de la mandibule, le degré d'hypsodontie dentaire, ... (ex : Janis, 1995 ; Mendoza et al., 2002). Seulement, ces études informent davantage sur les tendances évolutives d'une lignée plutôt que sur l'alimentation d'un individu à un moment donné. Avec les analyses isotopiques (comme Iacumin et al., 2000 ; Richards et Hedges, 2002 ; Stevens et Hedges, 2003), l'étude de l'usure dentaire constitue une des méthodes les plus fiables pour reconstituer l'alimentation d'une population fossile (Teaford, 1988 ; Solounias et Semprebon, 2002) et l'environnement dans lequel elle vivait (Semprebon et al., 2004a ; 2004b ; Merceron et al., 2004 ; Rivals, 2012). Les prémices de l'analyse de l'usure dentaire datent des années 50, quand Butler (1952) et Mills (1955) remarquent que l'orientation des rayures observables sur les facettes d'usure de l'émail des dents pouvait traduire les directions de mouvements des mâchoires et, très probablement, le régime alimentaire. En 1959, Baker et al. établissent une corrélation entre l'usure des

dents de populations de moutons, leur alimentation et la composition des sols, riches en quartz. A partir de ce moment, de plus en plus de chercheurs développeront cette méthode pour retracer l'alimentation des ongulés fossiles en particulier, à partir de référentiels modernes.

L'analyse de l'usure dentaire fait référence à deux méthodes d'étude : la méso-usure dentaire (Fortelius et Solounias, 2000) et la micro-usure dentaire (Walker et al., 1978 ; Solounias et Hayek, 1993 ; Semperebon et al., 2004). Celles-ci font référence à deux échelles d'analyse : macroscopique (méso-usure) et microscopique (micro-usure) correspondant à deux échelles de temps différentes dans la vie de l'animal (Sanchez-Hernandez et al., 2015). La méso-usure dentaire implique l'observation des cuspidés des dents et informe sur un temps « long » (quelques mois), tandis que la micro-usure dentaire passe par l'observation à la loupe binoculaire de la surface occlusale des dents et par le décompte des traces présentes. Elle informe sur l'alimentation de l'animal au moment de sa mort, ainsi que les conditions écologiques locales et/ou saisonnières. L'utilisation combinée de deux méthodes permet donc d'informer en plus sur les variations au cours du temps, dans les habitudes alimentaires d'une espèce fossile (Sanchez-Hernandez et al., 2015).

Les modes alimentaires des différents ongulés peuvent être répartis en quatre catégories alimentaires qu'il est possible d'identifier à partir des deux méthodes :

- Les folivores (brouleurs de feuilles, « *browser* »), qui consomment des plantes dicotylédones ligneuses ou non ligneuses ;
- Les paiseurs (« *grazer* »), qui s'alimentent en priorité de graminées (plantes monocotylédones riches en phytolithes et donc très abrasives) ;
- Les mangeurs-mixtes (« *mixed-feeder* ») qui mangent des plantes des deux groupes précédents de façon non sélectives ou qui alternent entre elles ;
- Les frugivores : consommateurs de fruits.

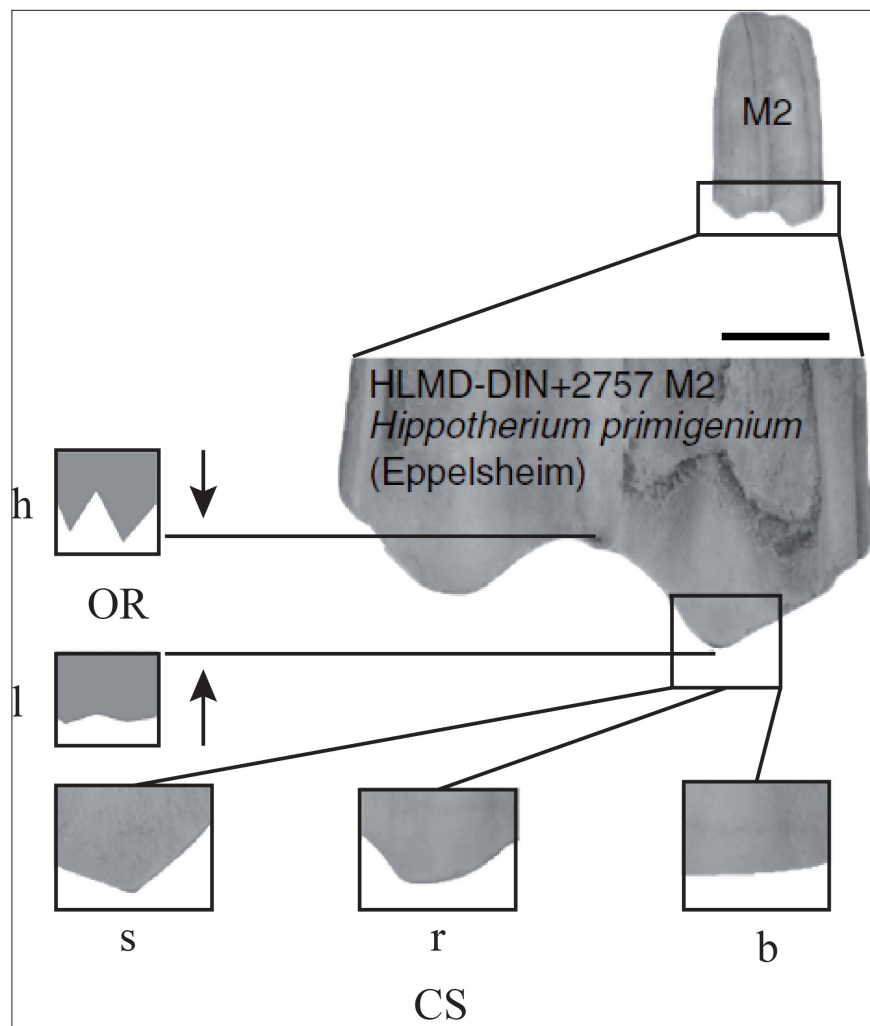
Les dents d'adultes dans la force de l'âge ont été préférées pour les deux types d'analyses, micro- et macro-scopique. En effet, les dents peu ou pas usées, ou à l'inverse trop et celles dont les cuspidés ont été altérées ne permettent pas d'obtenir de résultats (Rivals et al., 2007).

- **Méso-usure dentaire**

L'analyse de méso-usure dentaire a été mise au point par Fortelius et Solounias en 2000 et permet de catégoriser l'alimentation des herbivores depuis les brouteurs-stricts aux paisseurs-stricts. Elle s'applique aux taxons possédant des dents sélénodontes (les bisons et les aurochs dans ce travail) et lophodontes (les rhinocéros et les chevaux dans ce travail) et passe par l'observation de la morphologie des cuspides.

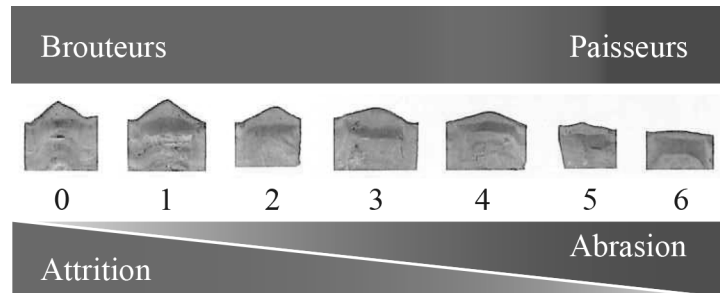
En observation macroscopique, l'usure dentaire est contrôlée par deux forces : l'attrition et l'abrasion (Dahlberg et Kinzey, 1962 ; Rensberger, 1973) qui déterminent la morphologie de la cuspide. Celle-ci persiste sur une période de temps assez longue (Fortelius et Solounias, 2000 ; Kaiser et Solounias, 2003 ; Kaiser et Fortelius, 2003) et traduit donc l'alimentation des derniers mois de l'animal. Ainsi, l'analyse de méso-usure dentaire est basée sur l'observation du degré d'abrasion et de la forme de la cuspide (**Fig. 79**). Les animaux trop jeunes ou trop vieux ont été exclus de ce type d'analyse

Figure 79 : Variables et attributs utilisés pour l'analyse de la méso-usure dentaire. OR = relief occlusal noté « haut » (h) ou « bas » (l) et la forme des cuspides (CS) notée pointue (s), arrondie (r) et plate (b). Echelle : 5mm (d'après Kaiser et Fortelius, 2003).



Etant donné que les deux variables ne sont pas complètement indépendantes l'une de l'autre, la méthode de notation des données choisie standardise les observations sur une seule échelle (Semprebbon et Rivals, 2007 ; Mihbachler et al., 2011). Elle synthétise en sept groupes (notés de 0 – cuspide haute et pointue - à 6 – cuspide basse et plate) à la fois la puissance du relief occlusal et la forme des cuspides (**Fig. 80**).

Figure 80 : Echelle utilisée dans le cadre de l'analyse de méso-usure dentaire. Exemple sur des dents de chevaux. Figure de F. Rivals, non publiée.



Ce type d'analyse n'a pas été mené sur les dents inférieures de chevaux sur lesquelles la variabilité de la morphologie des cuspides, due à la structure des dents elles-mêmes, nous a paru trop faible pour inférer un mode d'alimentation.

Les données issues de la méso-usure dentaire d'une population paléontologique correspondent à la moyenne de l'encodage de la forme des cuspides de chacun des individus et sont appelées *mesowear score*.

- **Micro-usure dentaire**

La micro-usure dentaire informe sur l'alimentation des derniers jours de l'ongulé à travers l'observation des micro-traces laissées sur l'émail par les particules abrasives présentes dans ou sur les aliments. Elles laissent ainsi une empreinte sous la forme de rayures (« *scratches* ») ou de ponctuations (« *pits* ») lors de la mastication (Walker et al., 1978). La variabilité de la densité des traces est importante et elle permet de distinguer les régimes alimentaires depuis les broueteurs-stricts jusqu'aux paisseurs-stricts.

La méthodologie utilisée, proposée par Solounias et Semprebbon en 2002, repose sur un référentiel établi sur plusieurs populations d'ongulés sauvages actuels et concernant plus de cinquante espèces. Elle se décompose en plusieurs étapes débutant par la prise d'empreintes avant de pouvoir passer à la récolte de données en tant que telle :

- La surface occlusale de la dent est nettoyée à l'acétone puis à l'éthanol (96°) pour éliminer les restes de sédiments ou la poussière.

- La surface est ensuite moulée à l'aide de silicone dentaire en raison de sa très bonne résolution de l'ordre d'une fraction de micron.

- Le positif est réalisé en résine epoxy transparente. Cette qualité permet une meilleure observation de la surface.

- Les moulages peuvent être alors observés à la loupe binoculaire à un grossissement de 35x. L'ensemble des observations microscopique sont faites dans une surface standard de 0,16 millimètre-carré localisée de préférence sur le paracone des dents supérieures ou le protoconide des dents inférieures.

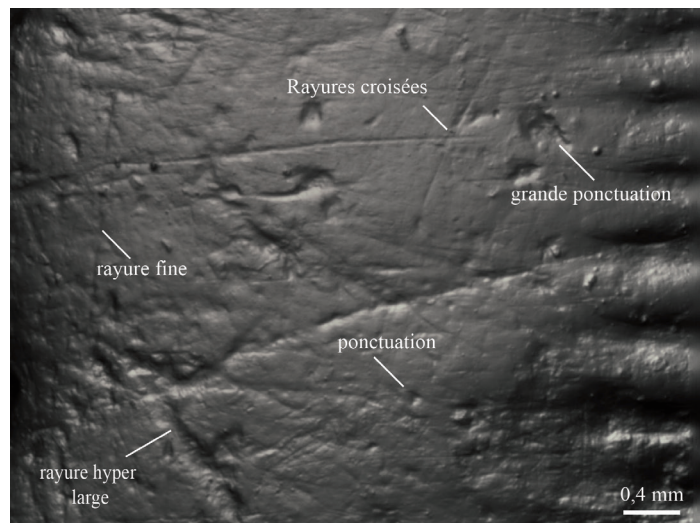


Figure 81 : Photographie d'une molaire (émail) de rhinocéros présentant des micro-traces d'origine alimentaire.

Plusieurs types de traces sont observées sur l'émail dentaire (**Fig. 81**) et c'est en particulier l'étude quantitative de ces rayures et ponctuations qui traduit le mieux les régimes alimentaires (Gordon, 1982 ; 1984a ; 1984b). Comme le veut le protocole permettant d'harmoniser les résultats des études d'usure dentaires, nous avons favorisé les secondes molaires inférieures et supérieures dans le cadre de notre étude.

Nous avons distingué les différentes catégories alimentaires (passeur, brouteur, mangeur-mixtes) en calculant le pourcentage d'individus à l'intérieur d'une population qui présente un nombre de rayures inférieur à 17 dans l'aire de 0,16 mm². En effet, dans les populations modernes, ce pourcentage correspond à (Semperebon et Rivals, 2007) :

- Entre 0% et 22% de la population chez les passeurs.
- Entre 20,9 et 70% de la population chez les mangeurs mixtes.
- Entre 72,7 et 100% de la population chez les brouteurs.

- **Usure dentaire et taphonomie**

La question de la résistance de l'émail aux différentes altérations taphonomiques qui peuvent se produire durant l'enfouissement a déjà été posée par quelques auteurs avec des conclusions toujours similaires. Les différents processus taphonomiques comme l'abrasion, la dissolution, le *weathering*, les altérations anthropiques et de carnivores peuvent laisser des traces sur les dents échantillonnées mais cela concerne bien souvent un nombre très limité d'individus et ces altérations sont toujours facilement identifiables (en particulier sur les répliques en epoxy transparentes) ; ces spécimens peuvent être ainsi facilement exclus de l'étude (Gordon, 1984c ; King et al., 1999).

Afin de compléter les études encore préliminaires des possibles biais taphonomiques dans l'enregistrement des traces sur l'émail dentaire, nous avons initié une expérimentation sur des dents de chevaux et de bovidés actuels (molaires) pour mesurer *a minima* l'impact d'éventuelles altérations dans différents contextes dynamiques. Nous avons très peu de dents à disposition ce qui a limité les perspectives de l'étude qui sera poursuivie à l'avenir avec des effectifs plus importants. Les dents sont restées six mois dans quatre contextes différents : deux dents étaient plongées dans de l'eau mouvante, deux dans de l'eau stagnante, quatre ont été enterrées dans des sables miocènes et cinq dans des sédiments argileux.

Le point d'eau dans lequel sont restés les individus était une mare alimentée en continu par un ru. Les deux premières dents étaient placées à pic de celui-ci et les deux autres, dans une zone calme, au fond de l'étendue d'eau. La mare a subi une inondation (2 semaines) pendant le temps de l'expérimentation correspondant à un brusque apport d'eau (douce) et de sédiment.

Les sédiments ont été sélectionnés pour leurs propriétés peu (sédiments argileux de la grotte du Tonneau) ou très abrasives (sédiments miocènes de La Motte d'Aigues) (**voir encart**, étude sédimentaire par Vincent Ollivier, géomorphologue au LAMPEA). Le matériel dentaire a été enterré à très faible profondeur (5 centimètres) dans des bacs en carton ; de plus, ceux-ci ont fait l'objet de piétinement régulier (« *trampling* »), plusieurs fois par jour, afin d'apprécier l'impact du frottement de différents types de sédiment sur de l'émail dentaire.

Les dents ont fait l'objet de moulage avant et après le temps (6 mois) de l'expérimentation afin de comparer les éventuelles altérations de la surface occlusale.

Notice :

Caractérisation simple des sédiments bruts de la commune de La Bouilladisse (Bouches du Rhône) et du vallon des Vaucèdes (La Motte d'Aigues, Vaucluse) à la loupe binoculaire et au microscope digital.

Vincent Ollivier, LAMPEA.

Sédimentologie préliminaire :

Des prélèvements de sédiments ont été effectués sur la commune de La Bouilladisse et dans le ravin des Vaucèdes à des fins d'analyses sédimentologiques basiques. Ceci, dans le but de déterminer de manière simple leurs caractéristiques, notamment au niveau de leurs facultés abrasives respectives. Une partie des sédiments a été lavée des limons et argiles (utilisation d'un tamis à 50 μ m) et seuls les rudites et arénites ont été conservées. Les sédiments bruts et nettoyés ont été observés à la loupe binoculaire (grossissement x20 et x40), au microscope digital (20-200x), et les couleurs déterminées à sec par l'intermédiaire du code couleur des sols (Munsell, 2009).

A) Echantillon du vallon des Vaucèdes (La Motte d'Aigues, Vaucluse)

GPS : 43° 46.621'N ; 5° 31.133'E

Altitude : 384 m

Le site d'échantillonnage se localise dans un vallon entaillant la combe de flanc affectant l'anticlinal du Grand Luberon dans sa partie méridionale. Les formations traversées sont essentiellement celles constituées de molasses et sables miocènes du Langhien-Serravalien. Les sédiments proviennent du ruissellement concentré du vallon sans toutefois connaître un important classement granulométrique lors de leur dépôt compte tenue de l'homogénéité lithologique locale.

Sédiment brut

Couleur Munsell : 2.5Y 6/3, brun-jaune clair

Sédiment sableux principalement constitué de sables moyens à fins issus de l'érosion des niveaux de sables du Langhien-Serravalien. A divers grossissements on observe de nombreux quartz xénomorphes à bipyramidaux et sub-anguleux à sub-émoussés (quartz francs et quartz rosés, quarts verts roulés) ainsi que de très rares bio-clastes d'ostréidés, bryozoaires, pectens et balanes. Plus de 60% du sédiment est constitué de quartz translucides sub-anguleux et seulement 30% par des quartz verts émoussés à roulés (cailloutis et graviers verts de la base du Miocène).

Sédiment lavé

Après lavage, les proportions visibles des différents types de quartz restent inchangées, le caractère sub-anguleux des quartz translucides est identique. Ces derniers sont également de bonne taille (350-500 µm). Les bioclastes (fragments de coquilles) sont mieux visibles et restent très peu émoussés. Les caractéristiques sub-anguleuses des quartz et de matériaux plus tendres (bioclastes) confirment un faible transport du sédiment par rapport à sa source. De très rares fragments de micas sont observés, vraisemblablement en relation avec la présence en Amont, sur le versant sud du Grand Luberon, d'enclaves de péridotites remontées par le magma basaltique issu d'un volcanisme de type surtseyen (miocène, Burdigalien ?). Enfin, on note également quelques rares fragments de ciments calcitiques bréchiques.

B) Echantillon de la commune de La Bouilladisse (Bouches du Rhône).

GPS : 43° 24.344'N ; 5° 35.593'E

Altitude : 350 m.

Le site d'échantillonnage se localise dans une grotte orientée vers le Sud, située à la terminaison périclinale de l'anticlinal de la montagne du Regagnas, déformation plicative affectant les formations (ensuite karstifiées) de calcaires du Jurassique supérieur (Tithonien supérieur). La lithologie proximale est principalement constituée de formations du Crétacé supérieur (calcaires, argiles et grès du Santonien, argiles gréseuses, marnes et calcaires du Valdonnien, calcaires gris du Campanien supérieur) fournissant les éventuels éléments sédimentaires

d'origine éolienne des remplissages pléistocènes de la grotte.

Sédiment brut

Couleur Munsell : 5YR 5/4, brun rouge

Sédiment sablo-limoneux à graveleux principalement constitué d'éléments calcaires et quartzeux relativement hétérogènes par comparaison à l'échantillon des Vaucèdes. Les quartz sont de taille assez réduite (150-200 μm), plusieurs variétés sont observables (quartz roses et quartz blancs), tous sont émoussés. Des éléments calcaires de plafond sont visibles (hétérométriques et sub-anguleux), ainsi que quelques fragments de ciments calcitiques blancs et conglomératiques. L'ensemble des sédiments semble avoir été transporté par ruissellement diffus, mais plus essentiellement par des phénomènes éoliens compte tenu de l'origine un peu plus allochtone de la plupart des éléments observés (argiles et surtout éléments issus des grès du Santonien).

Sédiment lavé :

Après lavage, les caractéristiques générales du sédiment restent inchangées. Quelques micro-fragments d'os et de silex sont observés, ainsi que des charbons et quelques pisolithes fragmentés à fissurés. L'observation plus fine permet également de confirmer la prédominance d'éléments de quartz cimentés provenant des grès mentionnés plus haut. De nombreux feldspath (roses à quasiment rouges) éolisés sont présents et représentent avec les quartz environ 20% des fractions observées. Ces derniers confirment une fois encore le caractère sub-allochtone des éléments observés.

Bilan des caractéristiques abrasives :

L'échantillon provenant des Vaucèdes possède des caractéristiques de potentiel d'abrasion plus prononcées que celui provenant de La Bouilladisse. Les éléments fondamentaux résident dans le caractère anguleux à sub-anguleux des quartz (peu de transport, peu ou pas d'éolisation) et dans leur quantité au sein de la matrice sédimentaire (60% contre 20% pour l'échantillon provenant de La Bouilladisse).

D'un point de vue macroscopique, les dents plongées dans de l'eau mouvante ont subi les plus importantes altérations. Elles étaient complètement recouvertes de concrétions et deux phases de moulages ont été nécessaires pour obtenir des dents complètement « propres ». Par ailleurs, quatre sur les neuf dents (3 molaires de bovinés adultes et 1 molaire de cheval adulte) piétinées ont été détériorées dans la longueur en plusieurs portions.

D'un point de vue microscopique, les portions de la dent (protocône, hypocône, paracône, protoconide, ...) ont été observées avant et après l'expérimentation et le nombre de stries et de ponctuations comparés (Tabl. 18 ; Fig. 82). Ce n'est, donc, pas strictement le même carré de 0,16 mm² qui a fait l'objet d'investigation mais la portion de la dent. Dans l'ensemble, les différences sont minimales sur une même dent. Les disparités les plus importantes se trouvent sur les dents ayant séjournées dans l'eau stagnante (avec -6 et +6 ponctuations selon la dent) sans que l'on puisse certifier, étant donné la faiblesse de l'échantillonnage, du sens de cette observation.

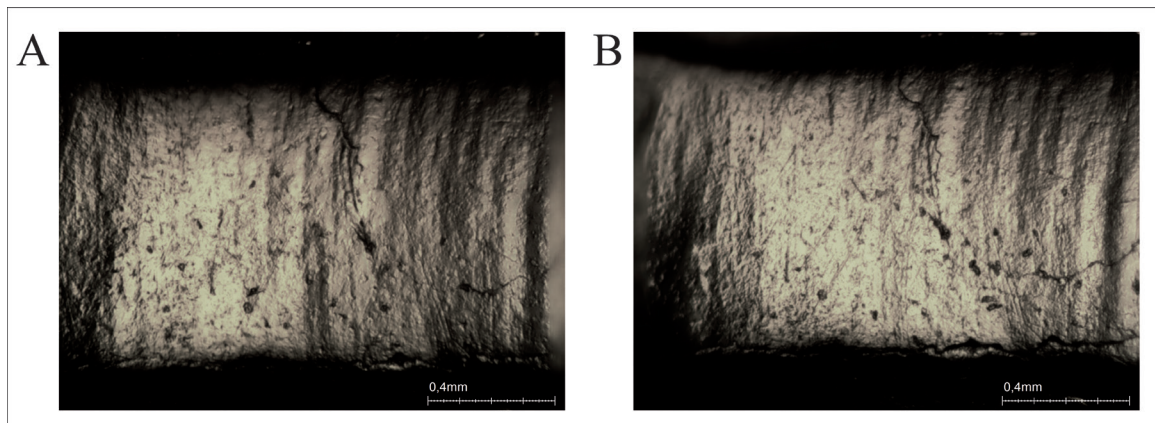


Figure 82 : Comparaison des traces observables sur le protocône d'une dent de cheval avant l'expérimentation (trampling dans les sédiments miocènes) (A) et après (B).

Contexte	Taxon	Avant		Après		Différence Ponctuations	Différence Rayures
		Ponctuations	Rayures	Ponctuations	Rayures		
Eau mouvante	<i>Equus</i>	19	18	23	16,5	4	-1,5
	<i>Bos</i>	13,5	16	16	15	2,5	-1
Eau stagnante	<i>Equus</i>	17	19,5	23	17	6	-2,5
	<i>Bos</i>	33	18,5	26,5	16,5	-6,5	-2
Sable Miocène	<i>Equus</i>	29	13	26	16	-3	3
	<i>Equus</i>	14,5	17,5	18	17,5	3,5	0
	<i>Bos</i>	20	19,5	22,5	19	2,5	-0,5
	<i>Bos</i>	21	14	18	14	-3	0
Sédiment argileux	<i>Equus</i>	20,5	16	21,5	19	1	3
	<i>Equus</i>	27	13	30	15	3	2
	<i>Bos</i>	20	17,5	16	18	-4	0,5
	<i>Bos</i>	24,5	17	22	16	-2,5	-1
	<i>Bos</i>	30	22,5	29	21,5	-1	-1

Tableau 18 : Evolution des traces microscopiques d'usure dentaire au cours de l'expérimentation taphonomique.

Cette étude taphonomique préliminaire semble en partie confirmer les observations des auteurs antérieurs, notifiant une faible altération et une variation du nombre de marques peu significative, qui n'entachent pas les études et résultats de micro-usure. Les effectifs concernés par notre étude sont cependant très réduits comme les contextes expérimentés, ce qui limite d'autant nos résultats. Des compléments sont envisagés à l'avenir afin de mieux cerner ces questions d'altération et de biais potentiels en particulier dans des contextes plus variés.

b) Estimation du gabarit des animaux.

Le gabarit des animaux varie en fonction de divers paramètres environnementaux et éthologiques. Leur étude a fait l'objet de plusieurs études (Peters, 1983 ; Damuth et MacFadden, 1990 ; Calder III, 1996) permettant de caractériser ces changements dans le temps et dans l'espace. Nous avons utilisé différentes méthodes d'analyses en fonction des problématiques et de la nature et de l'effectif de l'échantillon d'étude. Dans certains cas, nous avons choisi d'estimer le poids vif des animaux (exprimés en kg) et dans d'autre, d'obtenir un gabarit relatif des individus d'une population par rapport à d'autres. Dans le premier cas de figure, des auteurs ont proposé des équations à partir de mesures spécifiques prises sur les os ou les dents. Elles permettent donc d'estimer un poids moyen pour chaque population à partir d'ossements de dimensions distinctes. Dans le second cas de figure, un indice de taille (V. S. I.) peut être calculé pour comparer le gabarit de plusieurs populations entre elles à partir de mesures identiques prises sur les mêmes os. Cette méthode présuppose que chacune des populations comparées soient représentée par des os et des mesures comparables entre eux. C'est la méthode du V. S. I. (cf. *infra*) qui a été privilégiée quand la composition des échantillons le permettait. Lorsque les dimensions des mêmes ossements n'étaient pas disponibles pour chacune des populations étudiées, nous avons estimé le poids à l'aide de diverses équations provenant de la bibliographie. En l'occurrence, seuls les bovinés et les *S. hemitoechus* ont fait l'objet de ce type d'analyse.

- **Estimation du poids des bovidés**

Les bovinés des différentes populations étudiées étaient essentiellement représentés par des dents. Ce sont donc ces restes qui ont été utilisés pour estimer la masse des bovinés (Tabl. 19).

Equation	Dent	Référence
$\text{Log}(\text{poids}) = 1,734 \times \text{Log}(\text{DMDpointP} \times \text{DVLpointP}) + 1,279$	M2 sup	Janis (1990)
$\text{Log}(\text{poids}) = 1,626 \times \text{Log}(\text{DMDpointP} \times \text{DVLpointP}) + 2,035$	P4 inf	Janis (1990)
$\text{Ln}(\text{poids}) = 1,564 \times \text{Ln}(\text{DMDpointP} \times \text{DVLpointP}) + 3,267$	M1 inf	Legendre (1986)
$\text{Log}(\text{poids}) = 1,684 \times \text{Log}(\text{DMDpointP} \times \text{DVLpointP}) + 1,586$	M2 inf	Janis (1990)
$\text{Log}(\text{poids}) = 1,624 \times \text{Log}(\text{DMDpointP} \times \text{DVLpointP}) + 1,427$	M3 inf	Janis (1990)

Tableau 19 : Equations d'estimation de poids utilisés pour les bovinés. Point P = mesure prise un centimètre au-dessus du collet.

- **Estimation du poids des *Stephanorhinus***

Les *Stephanorhinus hemitoechus* des corpus d'étude et de comparaison sont surtout représentés par des éléments postcrâniens. Les équations choisies s'appliquent sur les humérus, les radius, les fémurs et les tibias (**Tabl. 20**).

Equation	Os	Référence
$\text{Log}(\text{poids}) = 2,09 \times \text{Log}(\text{DTdist. max.}) - 1,06$	Humérus	Fortelius et Kappelman, 1993
$\text{Log}(\text{poids}) = 2,09 \times \text{Log}(\text{DTprox. max.}) - 1,06$	Radius	Fortelius et Kappelman, 1993
$\text{Log}(\text{poids}) = 2,17 \times \text{Log}(\text{DAPprox. max.}) - 0,78$	Radius	Fortelius et Kappelman, 1993
$\text{Log}(\text{poids}) = 2,14 \times \text{Log}(\text{DTdist. max.}) - 1,11$	Radius	Fortelius et Kappelman, 1993
$\text{Log}(\text{poids}) = 2,29 \times \text{Log}(\text{Long. max.}) - 2,97$	Fémur	Fortelius et Kappelman, 1993
$\text{Log}(\text{poids}) = 2,08 \times \text{Log}(\text{DTdist. max.}) - 1,31$	Fémur	Fortelius et Kappelman, 1993
$\text{Log}(\text{poids}) = 2,95 \times \text{Log}(\text{DTprox. max.}) - 3,03$	Tibia	Fortelius et Kappelman, 1993
$\text{Log}(\text{poids}) = 1,57 \times \text{Log}(\text{DTdist. max.}) - 0,01$	Tibia	Fortelius et Kappelman, 1993
$\text{Log}(\text{poids}) = 2,27 \times \text{Log}(\text{DAPdist. max.}) - 1,06$	Tibia	Fortelius et Kappelman, 1993

Tableau 20 : Equations d'estimation de poids utilisés pour les *S. hemitoechus*.

3. Analyses statistiques.

Nous avons réalisé différentes analyses statistiques quand les conditions d'application le permettaient : Les tests choisis sont le plus souvent non-paramétriques et applicables à des effectifs réduits répondant aux contraintes de la composition des échantillons de cette étude (ouvrages généraux consultés : Chenorkian, 1996 ; Poinot, 2004 ; Drennan, 2010).

a) *Tests de comparaison de taille et de conformation.*

Nous avons utilisé trois méthodes permettant de comparer la taille des animaux sur la base d'un os ou de plusieurs en fonction du contexte et de l'objectif recherché. Il s'agit des diagrammes de Simpson, du VSI et du VSI modifié (noté VSI*).

Plusieurs populations de référence (cf. *infra*) ont été utilisées dans le cadre des comparaisons de taille : sauf mention contraire, pour les bovinés, il s'agit de *Syncerus caffer* (data Brugal), pour les équidés, *Equus hemionus* (data V. Eisenmann : www.vera-eisenmann.com) et pour les rhinocéros, les données synthétiques de chacun des taxons publiées par Guérin (1980).

- **Diagramme de Simpson.**

Les diagrammes de Simpson, ou diagrammes des rapports ou log-ratio ont été élaborés par Simpson en 1941. Ils permettent de comparer sur un même plan plusieurs dimensions (converties en logarithmes) de plusieurs populations par rapport à une population de référence. Le Log-size-Index (LSI ou Rapport de Simpson) est le logarithme du rapport de la moyenne d'une variable/mesure (x) entre un échantillon donné (D) et l'échantillon de référence (R).

$$LSI_x = \text{Log} \left(\frac{D_x}{R_x} \right) = \text{Log}(D_x) - \text{Log}(R_x)$$

Les différences majeures de taille sont ainsi gommées et c'est la conformation et la taille relative des os qui sont alors comparées. Cette méthode souffre d'un défaut principal : elle permet seulement de comparer entre elles des mesures impliquant la même unité (par exemple, mm ou mm²) (Escarguel, 2008). Elle a été choisie pour les collections les plus petites (moins de 5 os) qui n'étaient pas en mesure de refléter de façon satisfaisante la variabilité d'une population paléontologique. Elle a toujours été calculée avec un logarithme de base 10. Les observations menées sur de si petits échantillons ne peuvent être inférées à la population fossile que prudemment.

- **Variability Size Index.**

En 1982, Uerpmann proposa le VSI (pour *Variability Size Index*) qui permet de s'affranchir du problème d'unité de mesure posé par le LSI. Désormais, l'indice calcule le rapport entre

la différence des deux groupes et l'écart-type (S) associé à l'échantillon de référence.

$$VSI_x = k \times \left(\frac{D_x - R_x}{SR_x} \right) \quad \text{avec } k = 50$$

Cependant, cet indice ne prend en compte que l'écart-type de l'échantillon de référence et ignore celui de l'échantillon D, qui peut pourtant être très élevé, en raison par exemple, d'un faible nombre d'individus (Escarguel, comm. pers. 2013). Cette formule ne sera, ainsi, utilisée que sur les données individuelles de populations connues et plus abondantes que dans le cas précédent. Cette manipulation permet de prendre en compte toute la variabilité de la population comparée mais nécessite des données nombreuses et complètes.

- **Size Index Scaling Techniques (SIST et multi-SIST) et VSI*.**

En 2008, Escarguel proposa une simple modification du VSI d'Uerpmann (noté VSI*) intégrant l'écart-type de l'échantillon analysé au côté de celui de l'échantillon de référence. Ainsi, pour la variable i , la différence entre les valeurs moyennes de l'échantillon analysé (X_i) et de l'échantillon de référence (R_i) est rapportée à l'écart-type conjoint de ces deux échantillons, et non au seul écart-type de l'échantillon de référence, selon la formule :

$$VSI_i^* = \frac{X_i - R_i}{\sqrt{\frac{\left((n_{X_i} - 1) \times s_{X_i}^2 \right) + \left((n_{R_i} - 1) \times s_{R_i}^2 \right)}{n_{X_i} + n_{R_i} - 2}}}$$

Le VSI* est calculé à partir du logiciel SIST ; il permet de décrire un « *échantillon taxinomique caractérisé par N variables biométriques distinctes – les dimensions – par comparaison à un échantillon de référence* » (Kuntz, 2011, p. 129). Une fois le VSI* calculé pour chacune des dimensions mesurées, SIST « *calcule à partir de la moyenne bootstrap et de l'écart-type bootstrap, la « différence moyenne de taille isométrique* » (mISD) entre la population de référence et l'échantillon analysé » (Boudadi-Maligne, 2010, p. 61), permettant dans un second temps d'éliminer ce paramètre de « *taille proportionnelle* » (par simple soustraction de mISD aux valeurs mesurées de VSI*). Dans la mesure où cette méthode permet de comparer les variations de taille dans toutes les directions entre les différentes populations et de connaître son rôle dans les variations observées, l'analyse de la conformation des os est dorénavant possible (Cucchi, 2005). Des tests de significativité (tests de Welch) peuvent aussi être effectués par SIST afin d'évaluer les différences entre

les échantillons analysés et celui de référence de façon globale et pour chaque variable utilisée.

- **Analyses en composantes principales et réseaux traversant bootstrap.**

A partir du VSI*, les différences de forme moyenne (incluant la taille) ou de conformation moyenne (excluant la taille) entre échantillons peuvent être visualisées grâce à une Analyse en Composantes Principales (ACP). L'ACP (réalisée avec le logiciel Xlstat v. 2014.5.03) est une méthode d'ordination, c'est-à-dire de réduction dimensionnelle d'un jeu de données multivariées. Elle permet de représenter graphiquement : 1) le nuage de points des individus (ou groupe d'individus) décrits par N descripteurs (variables) quantitatifs originels (ici, les valeurs moyennes de VSI* obtenues pour chaque échantillon et dimensions) et 2) les liaisons entre ces descripteurs, tout cela sur un nombre d'axes plus restreint que N. Ainsi, par leur position, l'ACP permet d'identifier les individus (ou groupe d'individus) ayant des caractéristiques similaires ou opposées en termes de forme ou de conformation. L'interprétation des axes se fait à partir de la contribution de chaque variable initiale à chaque composante principale, celle-ci étant fonction de leur corrélation : « *plus une variable est corrélée (en valeur absolue) à une composante principale, plus son implication dans la construction du signal portée par cette composante principale est élevée* » (Kuntz, 2011, p. 137). Les contributions relatives sont également contrôlées. Elles permettent de juger la qualité de représentativité d'un point vis-à-vis d'un axe de l'ACP en mesurant son cosinus carré (noté \cos^2). Plus un point est bien représenté sur un axe, plus la valeur de son cosinus carré est proche de un. Toutes les variables comparées à l'aide d'ACP ont été centrées et réduites pour limiter l'impact des mesures les plus grandes (comme la longueur d'un os) par rapport aux plus petites (comme, par exemple, la largeur d'un os).

Pour aider à la lecture des résultats obtenus par les ACP, le logiciel a également calculé les réseaux traversant bootstrap (RTB, ou BSN pour Bootstrapped Spanning Network, réalisé avec le logiciel pajek64 v.3.13) associés aux données analysées. Cette méthode permet une représentation des relations de ressemblances entre individus (ou groupe d'individus) sous la forme d'un réseau non hiérarchique et statistiquement robuste (Brayard et al., 2007 ; Escarguel 2008).

Le VSI* associé à l'ACP et au réseau bootstrap seront utilisés dans les cas où les collections de comparaison ne sont connues que par leurs données résumées. C'est-à-dire par leur nombre, moyenne et écart-type. La variabilité totale de tous les échantillons sera ainsi prise en

compte, y compris celle des échantillons comparés.

b) Tests de comparaison de moyennes.

Deux tests statistiques de comparaison de moyennes ont été utilisés dans ce travail : Wilcoxon-Mann-Whitney (Wilcoxon, 1945 ; Mann-Whitney, 1947) et Kruskal-Wallis (Kruskal et Wallis, 1952). Le premier test permet de comparer deux populations entre elles et le second, plus de deux. Ces deux tests sur données indépendantes, basés sur les rangs, sont non-paramétriques et peuvent donc s'appliquer à de petits échantillons dont la distribution n'est pas gaussienne. Les effectifs en jeu étant très faibles, leur version exacte, plus puissante, a été utilisée. L'ensemble des tests réalisés étaient bilatéraux (pour la mise en évidence de différence) avec un seuil de risque fixé à 5%. L'utilisation de ces tests est réglementée par des tables statistiques exigeant un nombre minimum d'individus par groupe (voir les tables établies pour chaque test). Dans notre travail, leur application a donc été limitée dans certains cas par les effectifs disponibles.

Pour le test de Kruskal-Wallis, la méthode de comparaison multiple choisie pour les tests post-hoc est celle de Steel-Dwass-Critchlow-Fligner (1984) recommandée par Hollander et al., 2014. L'utilisation de méthode de comparaison multiple adaptée permet de limiter l'effet de multiplicité des tests en corrigeant les p-values obtenues et, par conséquent, le risque d'obtenir un résultat significatif par hasard et de conclure, à tort, que les différences observées sont significatives. Les analyses ont été réalisées sous Xlstat v. 2014.5.03.

c) Coefficient de corrélation.

Un seul coefficient de corrélation a été utilisé : Spearman (Spearman, 1904). Il permet de mesurer l'intensité de la liaison entre deux variables quantitatives lorsque celle-ci est monotone, c'est-à-dire croissante ou décroissante. Ce fonctionnement s'applique davantage aux données étudiées dans ce travail que ne le fait le coefficient de Pearson (Pearson, 1895), applicable uniquement aux liens linéaires. Le test de significativité associé, permettant de dire si le coefficient obtenu est significativement différent de 0, a systématiquement été réalisé. Comme pour les tests de comparaison de moyennes, il a été réalisé sous Xlstat v. 2014.5.03 avec un seuil de risque de

5%.

d) Autres.

La méthode des **K plus proches voisins**, basée sur des calculs de distances, est une méthode de discrimination qui a été utilisée ici pour identifier le taxon probable d'un individu indéterminé à partir de ses données biométriques. Dans un premier temps, les données biométriques d'individus de taxons connus sont utilisées pour fixer le nombre K de voisins à prendre en compte pour regrouper au mieux les individus selon leur taxon. La robustesse du modèle ainsi défini est ensuite testée par validation croisée : chaque individu dont la détermination taxinomique est connue est reclassé d'après le modèle, ce qui permet de connaître le taux de succès, c'est-à-dire, de bon reclassement du modèle. Si celui-ci est jugé correct, le ou les individus indéterminés seront ensuite répartis parmi les différents taxons connus et accompagnés d'un taux de probabilité. Cette analyse permet donc de reclasser sur des données métriques des nombres très petits d'individus à l'intérieur de groupes plus larges définis à l'avance. Elles ont été réalisées sur le logiciel R v.3.3.2 (R Core Team, 2014).

Des **classifications ascendantes hiérarchiques** (CAH) ou phénogrammes ont été réalisées sur des mesures d'ossements. Elles permettent de classer des individus statistiques les uns par rapport aux autres, en fonction de leur proximité sur des données quantitatives (Drennan, 2010). Les données de chacun des individus statistiques correspondent aux moyennes d'un taxon pour un site. Nous comparons ainsi les caractéristiques moyennes des différentes populations paléontologiques étudiées entre elles afin de dégager des tendances générales (à l'échelle des zones géographiques et chronologiques étudiées).

Préalablement, nous avons réalisé une analyse factorielle (ACP) sur les données étudiées. De cette façon, la CAH n'a concerné que les coordonnées des individus statistiques sur les premiers axes factoriels pertinents, laissant ainsi de côté les informations susceptibles de brouiller les principaux liens (bruit). Nous avons toujours choisi de ne garder que les trois premiers axes qui résument très souvent une part de l'information très importante (plus de 80 % de l'inertie totale) et sur lesquels les positions des variables étaient les mieux représentées. Lorsque 90% (ou plus) de l'inertie totale sont représentés sur les deux premiers axes, seuls ceux-ci ont été retenus pour la CAH.

L'éloignement des individus les uns par rapport aux autres a été défini par la distance euclidienne, celui entre les classes par la distance de Ward. Le nombre de classes à conserver a été déterminé via le R^2 semi-partiel en accord avec le critère de Ward (qui permet de conserver la plus grande inertie inter-classes). Cette analyse a été effectuée à l'aide du logiciel R v.3.3.2 (R Core Team, 2014).

Chapitre IV : Description anatomique et analyse paléontologique des bovinés, équidés et rhinocerotidés du Sud de la France.



Image : Leviatan-666.deviantart.com

I. Etude paléontologique des bovinés du Pléistocène moyen et supérieur dans le Sud de la France.

Les fossiles de grands bovidés, en particulier *Bos* et *Bison*, sont assez fréquents dans les gisements pléistocènes d'Europe de l'Ouest et ont fait l'objet de très nombreux travaux. Cependant leur étude reste difficile car ils présentent une grande proximité morphologique et biométrique, ce qui rend parfois ardue leur identification taxinomique. De plus, un important dimorphisme sexuel est reconnu pour ces deux espèces ; il est ainsi impératif de prendre en compte ce paramètre lors des comparaisons morphométriques intra- et inter-sites (Brugal, 1999 ; Drees, 2005 ; Lewis, 2005 ; Pandolfi et al., 2011). Dans notre étude, ce sont les femelles qui ont été utilisées dans le cadre des comparaisons car 1) leur effectif est souvent plus important que celui des mâles et 2) elles montrent une plus grande homogénéité biométrique (*i.e.*, une plus faible variabilité). Nous avons considéré plusieurs sites pléistocènes comprenant différentes formes évolutives d'aurochs et de bisons (Tabl. 21) afin d'établir nos comparaisons et mieux caractériser nos séries d'études.



Site	MIS	Taxon	Données
Durfort	pleist. Inf.	<i>Bison schoetensacki</i>	Brugal, 1995
Mosbach	15/13	<i>Bison priscus priscus</i>	Schertz, 1936b
Caune de l'Arago	12	<i>Bison priscus mediator</i>	Bellai, 1998
Lunel-Viel I et IV	7	<i>Bos primigenius</i>	Brugal, 1983 ; 1985
Biache-saint-Vaast	7	<i>Bos primigenius</i>	Auguste, 1995
Bau de l'Aubesier (c. J&I)	7/6	<i>Bos primigenius</i>	Fernandez, 2006
Châtillon-saint-Jean	6	<i>Bison priscus</i>	Chauviré, 1962 ; Mourer-Chauviré, 1972
Taubach	5	<i>Bison priscus gigas</i>	Flerov, 1969 ; Flerov, 1975
Roter Berg	5	<i>Bison priscus</i>	Schertz, 1936b
Livernon	5	<i>Bos primigenius</i>	Slott-Moller, 1990
Portel-Ouest	3	<i>Bison priscus mediator</i>	Vézian, 2014
L'Arquet	3	<i>Bison priscus minor</i>	Chauvet, 2010 ; Brugal comm. Pers.
Jaurens	3	<i>Bison priscus minor</i>	Guérin et Valli, 2000
Tournal	3/2	<i>Bison priscus minor</i>	Magniez, 2010
Enlène	2	<i>Bison priscus minor</i>	Lalande, 1986
Roc de Marcamps	2	<i>Bison priscus minor</i>	Slott-Moller, 1988
Habarra	2	<i>Bison priscus minor</i>	Prat <i>et al.</i> , 2003
Las Grajas II	1	<i>Bos primigenius</i>	Altuna, 1974

Tableau 21 : Inventaire des gisements de référence avec *Bos* ou *Bison* utilisés dans l'étude.

Notre corpus d'étude concerne 10 gisements du Sud de la France (presque aucun ossement de bovinés n'ayant été récolté à La Micoque). Seuls les ossements suffisamment complets pour permettre des observations et/ou des mesures ont été pris en compte, soit un total de presque 3000 ossements. Certains éléments, comme le fémur ou la scapula, ont été exclus *in fine* de l'étude en raison de leur nombre réduit (**Tabl. 22**). Les portions crâniennes comme les chevilles osseuses ou les os pétreux sont assez rares dans l'échantillon. Ils sont néanmoins porteurs de nombreux critères utiles en taxinomie (Guthrie, 1966 ; Guadelli, 1999) et seront pris en compte dans l'analyse.

Par leur fort degré de minéralisation, les dents sont souvent retrouvées en grand nombre dans les gisements et couramment utilisées dans les travaux paléontologiques. Mais les analyses odontologiques sont complexes, à cause de la forte variabilité individuelle des caractères dentaires. Les petits échantillons doivent donc être considérés avec prudence. Toutefois, il est possible de travailler à partir des fréquences de certains caractères sur les séries importantes.



Taxon	Site	Cheville osseuse	Dents supérieures	Dents inférieures	Scapula	Humérus	Radius et Ulna	Métacarpes	Carpiciens	Fémur	Tibia	Métatarses	Tarsiens	Phalanges	Total
BISON	Camps-de-Peyre	6	1			3	4		12		6	4	5	8	49
	Combe-Grenal c.63 à 56	5	2							1					8
	Coudoulous II c.9	1	74	68	4	5	4	9	67		15	6	78	116	447
	Payre		11	19		3	4	2	8	2	6		14	5	74
	Pech de l'Azé II		29	22		2	6	2	7	1	2		5	15	91
	Abri Stuard			2			1		1		1	1			6
Total	1	125	114	4	13	19	14	94	3	31	11	102	144	675	
BOS	Combe-Grenal c.63 à 56		2												2
	Coudoulous II c.9		3	5			1	2	5		1	2	7	2	28
	Lune-I-Viel		136	95	?	45	60	75	?			89	?	?	500
	Payre		18	12		2	4	1	7		2	1	9	1	57
	Pech de l'Azé II		53	48	1	1	9		21		2		13	12	160
	Peyre	1	10	5			3	5	2		3	4	11	3	47
	Igue des Rameaux	2	23	7	2	11	10	8	8	5	10	10	21	11	128
	Rigabe		16	2	2	3	3	11		2	7	11	29	3	89
	Abri Stuard		4	1	1						1		2		9
	Total	5	513	405	14	88	128	130	231	13	88	139	296	320	2370
	Total bovinés	6	638	519	18	101	147	144	325	16	119	150	398	464	3045

Tableau 22 : Inventaire complet des ossements de grands bovinés étudiés par sites, taxons et os.



1. Éléments crâniens.

a) *Chevilles osseuses.*

Très peu de chevilles osseuses suffisamment complètes ont été retrouvées dans nos sites d'étude ; ce sont des fragments issus des sites de Coudoulous II c. 9 (n=1), Peyre (n=1) et l'Igüe des Rameaux-Aval (n=2 du même individu). Le fragment de Coudoulous II est une portion distale dotée d'une unique courbure vers le haut et d'une section quasi circulaire, avec de profondes rainures sur la face inférieure. A l'inverse, les fragments de Peyre et des Rameaux proviennent de la portion proximale de la cheville osseuse. Ils sont trop courts pour présenter une quelconque courbure, mais ont une surface assez lisse et une section elliptique.

Les chevilles osseuses des bisons forment une unique courbure vers le haut, tandis que chez les aurochs, la torsion est beaucoup plus complexe et dirigée selon deux axes avec une concavité vers l'avant. Le plus souvent, les chevilles osseuses des bisons ont des sillons vasculaires profonds marqués à l'inverse des aurochs (Sala, 1986 ; Auguste, 1995)

La cheville osseuse de Coudoulous II correspond plus à celle d'un bison, tandis que les fragments de l'Igüe des Rameaux et de Peyre ont été rapportés à des aurochs.

b) *Os pétreux ou Rochers.*

Les os pétreux sont des os très compacts, très résistants et souvent communs dans les sites ; ils permettent une distinction fiable entre taxons. En vue médiale, le méat auditif interne est souvent peu étiré dans le sens rostro-caudal et peut comporter une fine lame osseuse chez *Bos* là où chez *Bison*, le méat est fréquemment très étiré et rarement coupé par un voile osseux. En vue médiale, la partie ventrale de l'apex antéro-inférieur dépend de la croissance de la bulle tympanique et sera donc développée vers le bas chez des aurochs adultes et assez peu saillante chez le bison. En vue latérale, le hiatus de Fallope est souvent obstrué à l'extrémité du sillon, généralement par de petits picots chez *Bos* tandis qu'il est largement ouvert à l'extrémité du sillon chez *Bison* (Guadelli, 1987 ; 1999 ; Fernandez, 2006).

Sept rochers proviennent du site de Coudoulous II c.9, trois à Peyre (c. D, F et G) et seulement un à Lunel-Viel I (Ens. Inf.), à Pech de l'Azé II c.4, à Peyre et à l'Igüe des Rameaux-Aval. On peut d'ailleurs s'étonner de ces faibles effectifs et suspecter des biais taphonomiques peu



explicables pour l'instant...

L'exemplaire de Lunel-Viel a un méat auditif interne peu étiré dans le sens rostro-caudal en vue médiale et présente une fine lame d'os à l'intérieur. L'apex antéro-inférieur est inobservable et en vue latérale, le hiatus de Fallope est assez ouvert. Les rochers de Payre (c. G), Peyre et l'Igüe des Rameaux (Aval) ont les mêmes caractéristiques : méat auditif interne peu étiré dans le sens rostro-caudal en vue médiale sans lame osseuse à l'intérieur, apex antéro-inférieur saillant et développé perpendiculairement au corps de l'os. Le sillon du hiatus de Fallope est obstrué à son extrémité sur les deux premiers exemplaires, tandis qu'il est relativement ouvert sur celui de l'Igüe des Rameaux. L'un des rochers de Coudoulous II présente un hiatus de Fallope rempli par de petits « picots » osseux, ainsi qu'une fine lame dans le méat auditif. L'ensemble de ces rochers ont des caractéristiques majoritairement attribuables à *Bos*.

Les six autres os pétreux de Coudoulous II c. 9, ceux des couches D et F de Payre et de la couche 4 de Pech de l'Azé II ont un méat auditif interne allongé dans le sens rostro-caudal et dénué de lame osseuse. La partie ventrale de l'apex antéro-inférieur est très peu saillante et le hiatus de Fallope, largement ouvert. L'ensemble de ces caractéristiques permet d'attribuer ces os à *Bison*.

2. Dents jugales supérieures.

Sur les prémolaires supérieures, le métastyle est généralement bien dégagé chez *Bos*, alors qu'il est souvent bien moins individualisé chez *Bison* (Slott-Moller, 1990). Chez *Bison*, ce métastyle peut être particulièrement massif (Guérin et Valli, 2000). Souvent, le cingulum est mieux marqué chez *Bison*, la couronne semble alors s'élargir au niveau du collet. Ainsi, en vue distale, les bords convergent depuis le collet vers le sommet chez *Bison* alors que chez *Bos*, ces bords sont le plus souvent subparallèles (Byrne, 1979 ; Sala, 1986 ; Slott-Moller, 1990). De plus, le rapport du diamètre vestibulo-lingual et du diamètre mésio-distal occlusal des P3 et P4 serait plus grand chez *Bos* que *Bison* et inversement sur la P2 (Vézian, 2014).

Les molaires supérieures des bisons sont souvent moins allongées dans le sens mesio-distal que celles d'aurochs (Boule, 1910 ; Delpech, 1972). En vue basale, la section au collet est plutôt trapézoïdale chez *Bison* en raison du faible développement du métaconule. Chez *Bos*, les lobes sont égaux ou sub-égaux et la section est par conséquent plus carrée ou rectangulaire



(Byrne, 1979 ; Slott-Moller, 1990 ; Auguste, 1995). L'entostyle est généralement plus court et peu saillant chez *Bison*, alors qu'il est très proéminent en vue distale chez *Bos* (Delpech, 1984 ; Guadelli, 1987 ; Slott-Moller, 1990). Sur les dents dont l'usure est marquée, il peut exister un îlot d'émail entre les deux lobes sur les molaires d'aurochs (Slott-Moller, 1990) là où il est très rare sur les dents de bisons (David et al., 1994) ; mais les molaires de bison européen présentent très souvent cet îlot (Brugal, comm. pers.). Les molaires de bisons présentent également un fort cingulum ; chez *Bos*, il serait absent. Les bords mésial et distal de la couronne convergent depuis le collet vers le sommet chez *Bison*, alors qu'ils restent sub-parallèles chez *Bos* (Sala, 1986 ; Slott-Moller, 1990 ; Vercoutère et Guérin, 2010). Le mésostyle est souvent rectiligne chez *Bison*, tandis qu'il est souvent courbe avec un point d'inflexion au niveau du collet chez *Bos* (Slott-Moller, 1990). Les bords vestibulaire et lingual sont également plus souvent convergents vers le collet chez *Bison* et plus fréquemment rectilignes chez *Bos* (Slott-Moller, 1990). Dans les séries quantitativement importantes, les molaires des bisons sont en moyenne moins longues et plus larges que celles des aurochs, ainsi le rapport du diamètre vestibulo-lingual et du diamètre mésio-distal est souvent plus important chez *Bison* (Delpech, 1972).

Trois cent soixante quatre dents supérieures (**Tabl. 23**) de bovinés été observées et attribuées aux aurochs (n=240) ou aux bisons (n=124).



Bison					Bos									
Site	Rang	Gauche	Droite	Total	Site	Rang	Gauche	Droite	Total	Site	Rang	Gauche	Droite	Total
Camps-de-Peyre	P4 sup	1		1	Coudoulous II c.9	M1 sup		1	1	Pech de l'Azé II c.9a6	P2 sup		1	1
	M1 sup	1		1		M2 sup	2		2		P3 sup	3	5	8
	M2 sup		2	2	TOTAL COUDOULOUS		2	1	3		P4 sup	1	5	6
	M3 sup		2	2	Lunel-Viel I Ens. Sup.	D3 sup	3	1	4		M1 sup	6	7	13
TOTAL C. DE PEYRE		2	4	6		D4 sup	3		3		M2 sup	4	1	5
Combe-Grenal c.63 à 56	P3 sup	2		2		P2 sup		3	3	TOTAL		14	23	37
	M1 sup	1		1		P3 sup	1	1	2	Pech de l'Azé II c.4	D4 sup		2	2
	M2 sup		1	1		P4 sup	2	2	4		P2 sup	1		1
	M3 sup		1	1	TOTAL	M1 sup	4	1	5		P3 sup		1	1
TOTAL C. GRENAL		4	1	5		M2 sup	3	2	5		P4 sup		4	4
Coudoulous II c.9	D2 sup		1	1	TOTAL		16	8	24		M1 sup		3	3
	D3 sup		2	2	Lunel-Viel I Ens. Inf.	D2 sup	4	4	8		M2 sup	1	2	3
	D4 sup	1	2	3		D3 sup	9	4	13	TOTAL	M3 sup	1		1
	P2 sup	6	6	12		D4 sup	15	10	25	TOTAL P. DE L'AZE II		17	35	52
	P3 sup	3	4	7		P2 sup	3	2	5	Peyre	P2 sup		1	1
	P4 sup	4	7	11		P3 sup	2	1	3		P3 sup		1	1
	M1 sup	5	7	12		P4 sup	2		2		P4 sup		1	1
	M2 sup	5	10	15		M1 sup	12	6	18		M1 sup		1	1
	M3 sup	5	5	10		M2 sup	1	8	9		M2 sup	2	2	4
TOTAL COUDOULOUS		29	44	73	TOTAL	M3 sup	1	2	3		M3 sup	1	1	2
Payre c.D	P3 sup	1		1			49	37	86	TOTAL PEYRE		3	7	10
	P4 sup		1	1	Lunel-Viel IV	D2 sup		1	1	Rameaux amont	D3 sup	2	2	4
Payre c.E	P3 sup		1	1		D3 sup	1	2	3		D4 sup	2	1	3
Payre c.F	P2 sup	2	1	3		D4 sup	2	1	3		P3 sup	1		1
	P3 sup	3		3		P3 sup	1		1		P4 sup	2	2	2
Payre c.G	P3 sup	1	1	2		M1 sup	1	2	3		M1 sup	4		4
TOTAL PAYRE		7	4	11		M2 sup	1	2	3		M2 sup	4	3	7
Pech de l'Azé II c.9a6	P2 sup	1	3	4	TOTAL		7	8	15		M3 sup	1	1	2
	P3 sup	7	1	8	Lunel-Viel V	D3 sup	1		1	TOTAL RAMEAUX		16	7	23
	P4 sup	1	1	2		D4 sup	1		1	Rigabe	P3 sup	1		1
	M1 sup	2	5	7		M1 sup	2		2		P4 sup		1	1
	M2 sup	3	1	4		M2 sup	1		1		M1 sup	6	1	7
	M3 sup	1	2	3	TOTAL		5		5		M2 sup	1	4	5
Pech de l'Azé II c.4	M2 sup		1	1	TOTAL LUNEL-VIEL		70	45	115		M3 sup	2		2
TOTAL P. DE L'AZE II		16	13	29	Payre c.D	P2 sup	1		1	TOTAL RIGABE		10	6	16
						P3 sup	1	1	2	Suard c.53	P4 sup	1		1
						P4 sup	2		2	Suard c.51	M1 sup		1	1
						M1 sup	1		1		M2 sup		1	1
						M1 sup	1		1	Suard c.50	M1 sup	1		1
						P2 sup	1		1	TOTAL SUARD		2	2	4
						P3 sup	2	2	4					
						P4 sup	1	3	4	TOTAL AUROCHS		131	109	240
						M1 sup	1		1	TOTAL BOVIDES		189	175	364
TOTAL BISON		58	66	124	TOTAL PAYRE		11	6	17					

Tableau 23 : Inventaire des dents supérieures de bovinés (*Bos* et *Bison*) des sites étudiés par taxons, sites, rangs dentaire et latéralisations.

a) *Prémolaires supérieures.*

L'étude morphologique des prémolaires supérieures repose sur deux critères : l'aspect du métastyle et l'importance du parallélisme des bords vestibulaire et lingual (Tabl. 24). Ce dernier dépend fortement du stade d'usure des dents ce qui n'est pas le cas du métastyle ; il sera donc considéré comme un caractère plus robuste dans cette analyse. Les observations morphologiques des prémolaires supérieures permettent de proposer une attribution spécifique pour les bovinés de chacun des gisements étudiés. A Camp-de-peyre, Combe-Grenal c. 63 à 56 et Coudoulous II c. 9, seuls les bisons sont présents à l'inverse de Lunel-Viel, Peyre, Pech de l'Azé II c. 4, l'Igüe des Rameaux-Amont, Rigabe et Suard où seuls des aurochs sont représentés. Selon les observations sur les prémolaires supérieures, les deux genres sont présents à Pech de l'Azé II c. 9 à 6 et Payre.



Description anatomique et analyse paléontologique des bovinés, équidés et rhinocéros du Sud de la France.

						P2/				
Taxon	Site		Métastyle bien marqué	Métastyle élargi et peu dégagé	Bords vestibulaire et lingual sub-parallèles	Bords vestibulaire et lingual évasé				
B I S O N	Coudoulous II c.9	n	1	11	1	11				
		%	8	92	8	92				
	Payre c.F	n		2		2				
		%		100		100				
B O S	Pech de l'Azé II c.9à6	n	1			1				
		%	100			100				
	Lunel I Ens. Sup.	n	2	1	3					
		%	67	33	100					
	Lunel I Ens. Inf.	n	3	2	5					
		%	60	40	100					
	Payre c.D	n	1		1					
		%	100		100					
	Payre c.G	n	1		1					
		%	100		100					
B I S O N	Pech de l'Azé II c.9à6	n			1					
		%			100					
	Pech de l'Azé II c.4	n			1					
		%			100					
	Peyre	n	1		1					
		%	100		100					
	B I S O N	Combe-Grenal c.63à56	n	2						
			%	100						
		Coudoulous II c.9	n	3	4	3	4			
			%	43	57	43	57			
Payre c.D		n	1		1					
		%	100		100					
Payre c.E		n	1							
		%	100							
Payre c.F		n	3		2					
		%	100		100					
B O S	Payre c.G	n	2		2					
		%	100		100					
	Pech de l'Azé II c.9à6	n			3					
		%			100					
	Lunel I Ens. Sup.	n	2		2					
		%	100		100					
	Lunel I Ens. Inf.	n	2	1	3					
		%	67	33	100					
	Lunel IV	n	1		1					
		%	100		100					
B O S	Payre c.D	n	1		1					
		%	100		100					
	Payre c.G	n	4		3	1				
		%	100		75	25				
	Pech de l'Azé II c.9à6	n	6		5					
		%	100		100					
	Pech de l'Azé II c.4	n	1		1					
		%	100		100					
	Peyre	n	1		1					
		%	100		100					
B O S	Rameaux_ament	n		1	1					
		%		100	100					
	Rigabe	n	1		1					
		%	100		100					
	B I S O N	Camps-de-Peyre	n		1		1			
			%		100		100			
		Coudoulous II c.9	n	4	7	4	4			
			%	36	64	50	50			
		Payre c.D	n	1		1				
			%	100		100				
Pech de l'Azé II c.9à6		n	2			2				
		%	100			100				
Lunel I Ens. Sup.		n	1		1					
		%	100		100					
B O S	Lunel I Ens. Inf.	n	3		3					
		%	100		100					
	Lunel IV	n	1		1					
		%	100		100					
	Payre c.D	n	2		2					
		%	100		100					
	Payre c.G	n	3		2	1				
		%	100		67	33				
	Pech de l'Azé II c.9à6	n	4		3	2				
		%	100		60	40				
B O S	Pech de l'Azé II c.4	n	3		1	1				
		%	100		50	50				
	Peyre	n	1		1					
		%	100		100					
	Rameaux_ament	n	1	1	1	1				
		%	50	50	50	50				
	Rigabe	n	1							
		%	100							
	Suard c.53	n	1		1					
		%	100		100					

Tableau 24 : Description morphologique des prémolaires supérieures de bovinés du corpus d'étude.



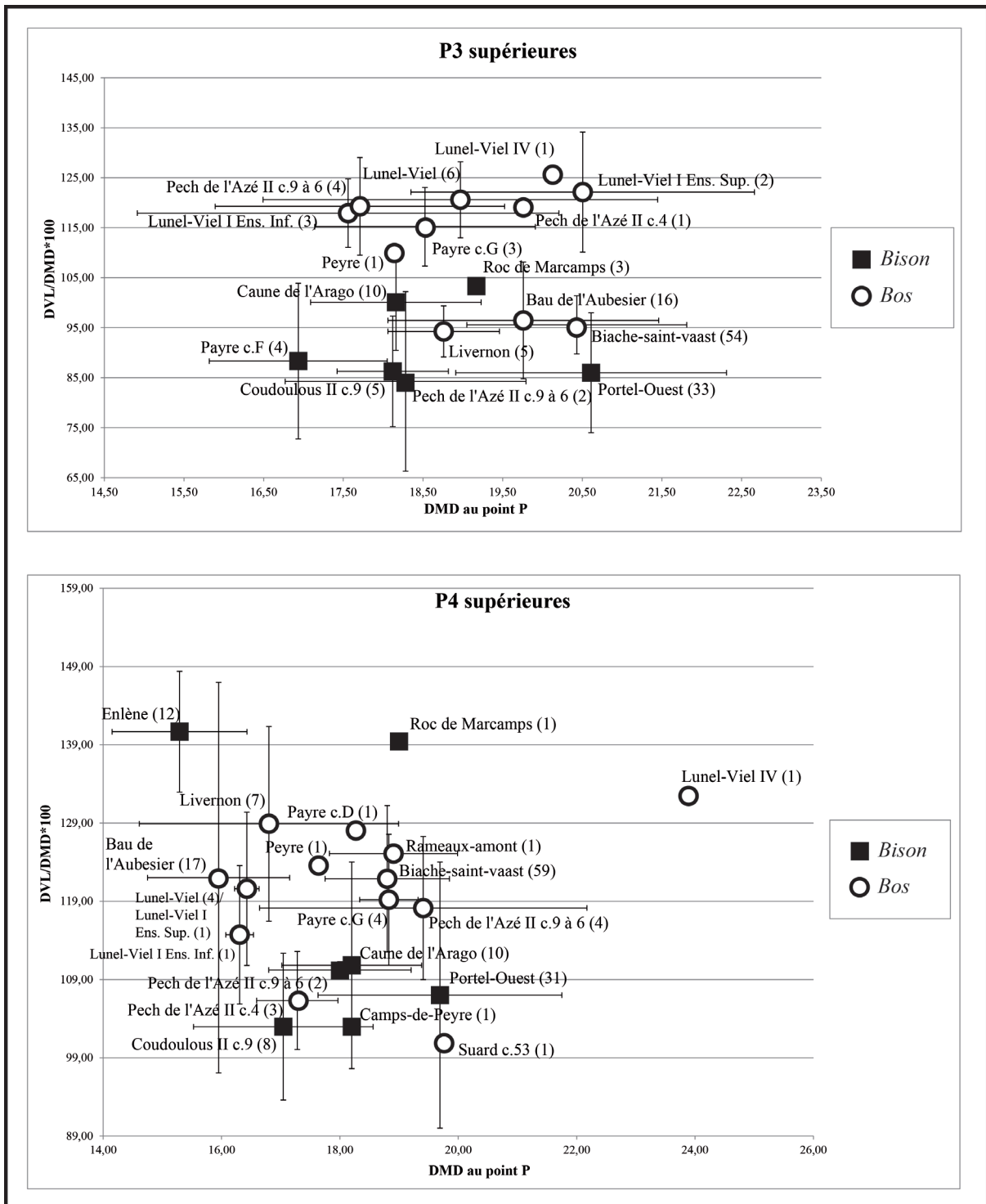


Figure 83 : Indice (DVL/DMD*100) et diamètre mésio-distal moyen au point P (1 cm au-dessus du collet) des P3 et P4 supérieures de *Bos* et de *Bison* des gisements de l'étude et des gisements de comparaison. Les effectifs sont indiqués entre parenthèses. Les points correspondent à des moyennes accompagnées de leur écart-type.



La comparaison des diamètres des P3 et des P4 supérieures constitue un argument supplémentaire pour distinguer les taxons (**Fig. 83**). En règle générale, les prémolaires d'aurochs sont plus grosses que celles des bisons (Vézian, 2014). Sur les P3, les deux genres se séparent relativement bien excepté pour les *Bos* de Livernon, Biache-Saint-Vaast et Bau de l'Aubesier dont les dimensions sont plus réduites qu'attendues. Les P4 supérieures de bisons sont en général plus petites que celles des aurochs, mais certaines populations font exception : les P4 des bisons d'Enlène et du Roc de Marcamps sont très développées et celles des aurochs de Pech de l'Azé II c. 4 et de Suard sont, inversement, très réduites.

Ainsi, tout comme les critères morphologiques, les critères métriques des prémolaires supérieures traduisent des tendances qui participent à l'attribution taxinomique. Ils ne peuvent pas être considérés seuls comme le soulignent les exceptions pointées plus haut.

b) Molaires supérieures.

Différents critères morphologiques décrits par de précédents auteurs ont servi à distinguer *Bos* de *Bison* (**Tabl. 25, 26, 27**). D'après ces observations, le genre *Bison* est le seul boviné présent dans les sites de Camp-de-peyre et de Combe-Grenal c. 63 à 56 et il est majoritaire à Coudoulous II c. 9, avec quelques dents supérieures (n=3) attribuées à *Bos*. Certains gisements comme l'Igue des Rameaux-Amont, Lunel-Viel, Rigabe, Peyre ou Suard ne contiennent que des dents supérieures d'aurochs. D'autres sites contiennent à la fois des dents supérieures de *Bos* et de *Bison*, c'est le cas à Pech de l'Azé II c. 9 à 6, Pech de l'Azé II c. 4 et Payre.



Taxon	Site	Section collet : carré/rectangulaire ?	Section collet : trapézoïdale ?	Îlot d'émail présent	Îlot d'émail absent	Entostyle bien individualisé	Entostyle large disparaissant au niveau du collet	Styles vestibulaires saillants	Styles vestibulaires moins marqués	Mésostyle courbe avec un point d'inflexion au niveau du collet	Mésostyle rectiligne	Bords mésial et distal du fût sub-parallèles	Base des bords mésial et distal de la couronne bombés	Bords vestibulaire et lingual sub-parallèles	Bords vestibulaire et lingual nettement convergents en "v"
B I S O N	Camps-de-Peyre	1 100		1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100
	Combe-Grenal c.63à56			1 100											
	Coudoulous II c.9	2 20	8 80	1 17	5 83	3 25	9 75	4 36	7 64	2 20	8 80	1 8	10 91	12 100	7 100
	Pech de l'Azé II c.9à6	2 40	3 60	1 20	4 80	1 14	6 86	2 29	5 71	1 33	2 67	1 100	7 100	100	100
	Coudoulous II c.9	1 100		1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100
	Lumel I Ens. Sup.	4 100		2 67	1 33	3 100		4 80	1 20	2 100	4 100	2 100	2 100	2 100	2 100
	Lumel I Ens. Inf.	14 93	1 7	9 100	11 100	11 100		17 100	20 100	5 71	2 29	12 100	4 29	10 71	10 71
	Lumel IV	3 100		2 67	1 33			2 100		1 100					
	Lumel V	2 100		2 100	2 100	2 100		2 100		1 100					
	Payre c.D	1 100		1 100	1 100	1 100		1 100		1 100					
	Payre c.E	1 100		1 100	1 100	1 100		1 100		1 100					
	Payre c.G	1 100		1 100	1 100	1 100		1 100		1 100					
	Pech de l'Azé II c.9à6	9 82	2 18	8 67	4 33	3 30	7 70	6 55	5 45	7 88	1 13	7 100	7 100	7 100	7 100
	Pech de l'Azé II c.4	3 100		1 33	2 67	2 100		2 67	1 33	2 67	1 33	3 100	3 100	3 100	3 100
	Peyre	1 100		1 100	1 100	1 100		1 100		1 100					
Rameaux_arnont	1 25	3 75	1 25	3 75	2 50	2 50	2 50	4 100	2 50	2 50	2 50	4 100	4 100	4 100	
Rigabe	6 100		5 100	7 100	7 100		7 100		7 100						
Suard c.51	1 100		1 100	1 100	1 100		1 100		1 100						
Suard c.50	1 100		1 100	1 100	1 100		1 100		1 100						

Tableau 25 : Description morphologique des premières molaires supérieures de bovinés du corpus d'étude.



Taxon	Site	Section collet : carré/rectangulaire ?	Section collet : trapézoïdale ?	Îlot d'émail présent	Îlot d'émail absent	Entostyle bien individualisé	Entostyle large disparaissant au niveau du collet	Styles vestibulaires saillants	Styles vestibulaires moins marqués	Mésostyle courbe avec un point d'inflexion au niveau du collet	Mésostyle rectiligne	Bords mésial et distal du fût sub-parallèles	Base des bords mésial et distal de la couronne bombés	Bords vestibulaire et lingual sub-parallèles	Bords vestibulaire et lingual nettement convergent en "v"	
B I S O N	Camps-de-Peyre	2 100		2 100	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100	1 50	1 50	1 100	2 100	2 100	2 100	
	Pech de l'Azé II c.9/6	1 25	3 75	1 33	2 67	1 25	3 75	2 50	2 50	2 67	1 33	1 100	4 100	4 100	4 100	
	Coudoulois II c.9	3 23	10 77	1 9	10 91	4 29	8 71	5 36	5 64	5 38	8 62	5 100	13 100	13 100	14 100	
	Combe-Grenat c.63/56	n %	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	
	Pech de l'Azé II c.4	n %	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	
	Rameaux_arnont	n %	3 43	4 57	3 43	4 57	5 83	1 17	7 100	1 100	5 71	2 29	6 86	1 14	6 86	1 14
	LumeII Ens. Sup.	n %	4 100	1 100	1 100	1 100	3 100	4 80	4 20	1 100	2 100	2 100	5 100	2 100	3 60	2 40
	LumeII Ens. Inf.	n %	9 100	4 80	4 20	1 83	5 83	1 17	5 56	4 44	5 100	5 100	6 100	6 100	4 50	4 50
	LumeIV	n %	3 100	1 100	1 100	1 100	1 100	2 100	2 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100
	LumeV	n %	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100
B O S	Rigabe	n %	3 75	1 25	3 100	3 75	1 25	5 100	5 100	3 100	3 75	3 75	1 25	1 25	3 60	2 40
	Pech de l'Azé II c.9/6	n %	4 80	1 20	3 60	2 40	2 67	1 33	4 80	3 60	2 40	5 100	5 100	5 100	5 100	5 100
	Suard c.51	n %	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100
	Coudoulois II c.9	n %	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100
	Pech de l'Azé II c.4	n %	2 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100
	Peyre	n %	4 100	3 75	3 75	1 25	4 100	3 100	4 100	4 100	3 100	3 100	3 100	3 100	3 100	3 100

Tableau 26 : Description morphologique des secondes molaires supérieures de bovinés du corpus d'étude.



Taxon	Site	Section collet : carré/rectangulaire ?	Section collet : trapézoïdale ?	Îlot d'émail présent	Îlot d'émail absent	Entostyle bien individualisé	Entostyle large disparaissant au niveau du collet	Styles vestibulaires saillants	Styles vestibulaires moins marqués	Mésostyle courbe avec un point d'inflexion au niveau du collet	Bords mésial et distal du fil sub- parallèles	Base des bords mésial et distal de la couronne bombés	Bords vestibulaire et lingual sub-parallèles	Bords vestibulaire et lingual non- convergent en "V"
B I S O N	Camps-de-Peyre	1 50	1 50	2 100	2 100	1 100	2 100	1 50	1 50	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100
	Payre c. F	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100
	Pech de l'Azé II c. 986	1 33	2 67	2 67	33 33	1 33	3 100	1 100	2 67	1 33	2 67	2 100	2 100	2 100
	Coudouais II c. 9	3 33	6 67	1 88	7 88	2 22	7 78	3 33	7 70	3 33	4 44	5 56	1 11	8 89
	Combe-Grenal c. 63-56								1 100					
	Rameaux_amoit		2 100	2 100	2 100	1 50	1 50	1 100	2 100	2 100	1 50	1 50	1 50	2 100
	Lune I Ens. Inf.	3 100		2 100		2 100	2 100	2 67	1 33	2 67	2 67	2 33	1 50	1 50
	Rigabe	2 100		1 100		2 100	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100
	Pech de l'Azé II c. 986	4 100		4 100		3 75	1 25	1 100	4 100	3 100	3 100	4 100	2 67	2 33
	Pech de l'Azé II c. 4	1 100		1 100		1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100
Peyre	2 100		2 100		2 100	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100	

Tableau 27 : Description morphologique des troisièmes molaires supérieures de bovinés du corpus d'étude.



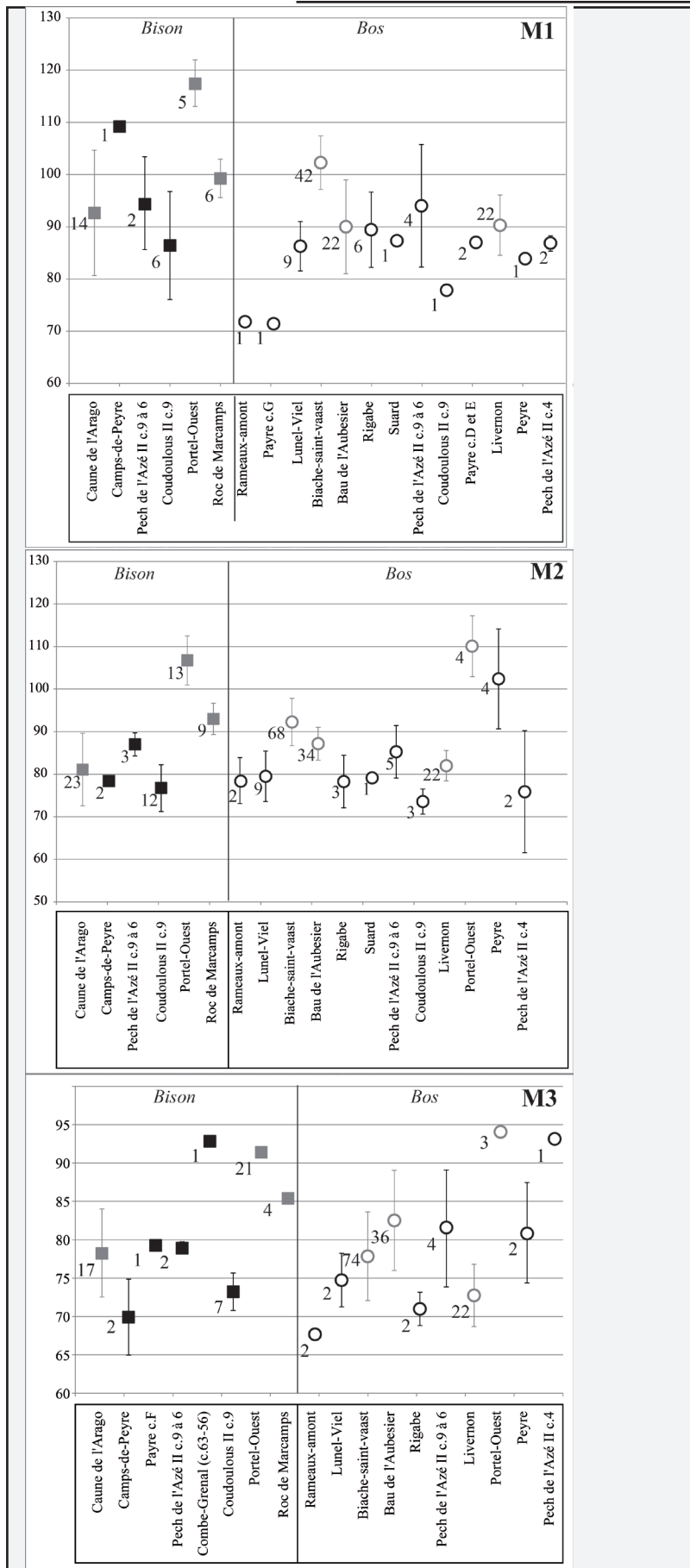


Figure 84 : Indice (DVL/DMD*100) au point P (1cm au-dessus du collet) des M1, M2 et M3 supérieures de *Bos* et de *Bison* des gisements de l'étude et des gisements de comparaison. Les effectifs pour chaque site sont indiqués à côté des moyennes.



Les tailles des dents des aurochs et des bisons sont très similaires (**Fig. 84**). Ces données infirment l'observation de Delpech (1972) pour qui les molaires des bisons étaient en moyenne plus grosses que celles des aurochs. Ainsi, les dimensions des molaires ne seraient pas un critère valide de distinction taxinomique à l'inverse des observations morphologiques.

Il est intéressant de noter par ailleurs que les dimensions des dents des bisons du Pléistocène supérieur (Portel-Ouest et Roc-de-Marcamps) sont beaucoup plus importantes que celles du Pléistocène moyen.

c) Synthèse morphométrique des dents supérieures de bovinés.

On retrouve parfois certains caractères spécifiques des dents supérieures des bisons chez l'aurochs et inversement. C'est donc en considérant à la fois les critères métriques (pour les prémolaires) et morphologiques que l'on peut parvenir à une attribution fiable. Certains caractères semblent plus sûrs que d'autres. Ainsi, sur les prémolaires, la morphologie du métastyle et la taille relative des dents semblent assez déterminants. Sur les molaires, le parallélisme des bords mésial et distal d'une part et vestibulaire et lingual d'autre part ainsi que la forme de la section au collet paraissent pertinents. En revanche, la taille des molaires ne permettrait pas de discriminer les bovinés.

Chez les deux taxons, on peut observer une évolution morphologique et métrique des dents au cours du temps. Le corpus des aurochs est plus abondant et concerne des populations du Pléistocène moyen et du Pléistocène supérieur. Les molaires des *Bos* les plus anciens ont tendance à porter des caractères normalement associés à *Bison* en proportion plus importante que les *Bos* plus récents. Ainsi, la morphologie des molaires supérieures des aurochs tendrait à se stabiliser au cours du temps.

Le corpus des bisons est moins nombreux que celui des aurochs, mais des tendances évolutives sont cependant observables. En effet, la comparaison métrique des rangées dentaires supérieures de bisons du Pléistocène moyen et supérieur suggère une augmentation du volume des molaires au cours du temps (**Fig. 85**). Les molaires supérieures des bisons récents s'inscriraient davantage dans un carré, tandis que celles des individus plus anciens seraient plus rectangulaires. Ainsi, la comparaison de l'indice $DVL/DMD \times 100$ sur les molaires supérieures pourrait constituer un outil pour rattacher un groupe de bisons au Pléistocène moyen ou au Pléistocène



supérieur.

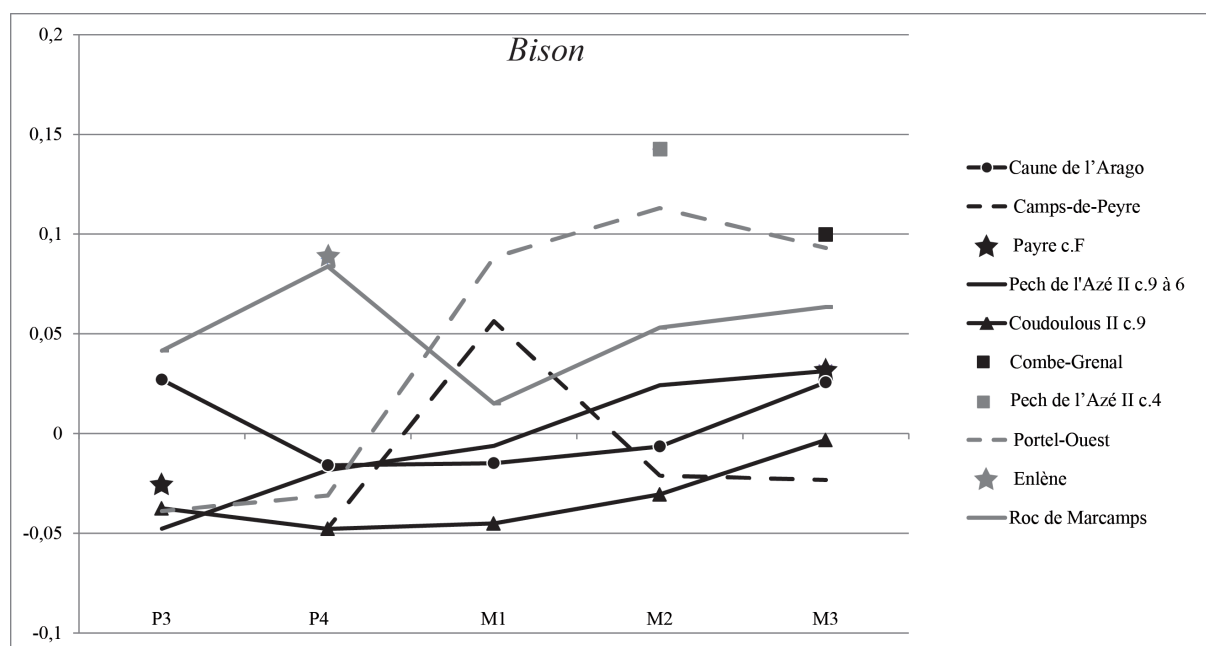


Figure 85 : Diagramme de Simpson des moyennes de l'indice DVL/DMD*100 chez les bisons du Pléistocène moyen (en noir) et du Pléistocène supérieur (en gris), au point P. Référence 0 : Aurochs des couches 35 à 1 de Combe Grenal, n= 2 (Guadelli, 1987).

3. Dents inférieures.

Comme pour les dents supérieures, de nombreux critères morphométriques ont été proposés pour distinguer les dents inférieures de *Bos* et de *Bison*. Les deuxièmes prémolaires inférieures d'aurochs présenteraient un méplat sur le bord mésial (Ait Fora, 1986), mais ce critère est souvent considéré comme peu fiable (Slott-Moller, 1990 ; Auguste, 1995 ; Vézian, 2014). Sur les troisièmes et quatrièmes prémolaires, le métaconide peut présenter deux types de morphologies (Fig. 86) : dans le premier type, plus courant chez l'aurochs, le métaconide est très polymorphe, parfois dédoublé et toujours séparé sauf à la base de l'entoconide ; dans le second type que l'on retrouve surtout chez *Bison*, le métaconide développe une aile distale et fusionne à l'entoconide sur toute sa hauteur (Slott-Moller, 1990). Enfin, d'un point de vue métrique, les deuxièmes P2 inférieures sont souvent plus grosses chez *Bos* que chez *Bison* et inversement sur les P3 et P4 inférieures (Slott-Moller, 1990).



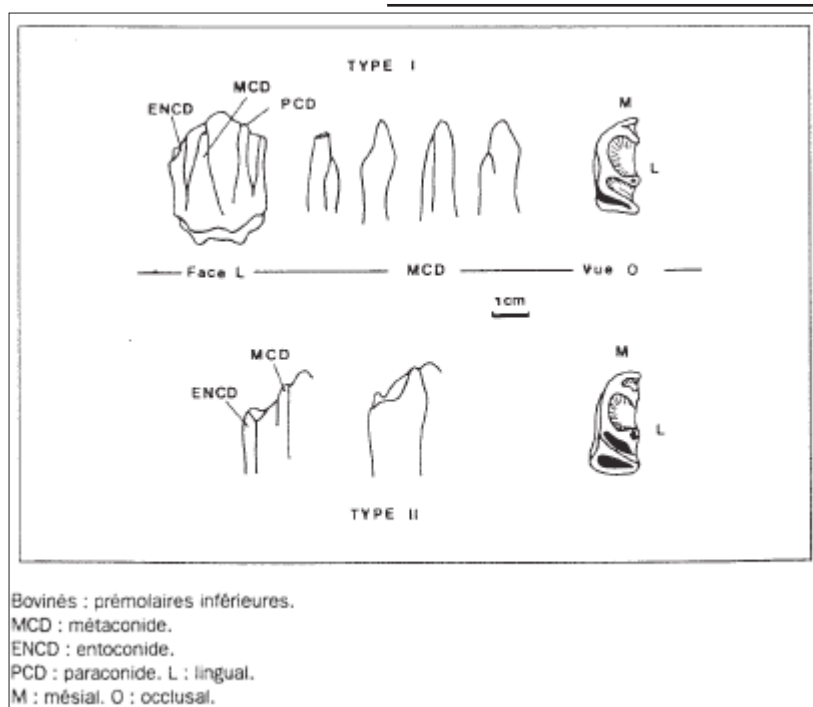


Figure 86 : Variations morphologiques des prémolaires inférieures (type I : *Bos* ; type II : *Bison*), in Slott-Moller, 1990.

Les molaires inférieures de *Bos*, comme les molaires supérieures, sont souvent moins épaisses que celles de *Bison* dans les échantillons les plus nombreux (Delpech, 1972 ; 1984). Chez l'aurochs, l'ectostyle est souvent très élevé tandis qu'il est beaucoup plus court chez *Bison* (Delpech, 1972). En vue linguale, chez *Bison*, la gouttière est souvent peu profonde, concave, dotée de bords parallèles et se termine au niveau du collet en formant un U ou un V. Chez *Bos*, en vue linguale, cette gouttière est large, en forme d'ogive, profonde vers le collet et à fond en méplat ou convexe. De plus, le fond de cette gouttière présenterait plus fréquemment une crête. En vue mésiale, les bords vestibulaire et lingual de la couronne convergent du collet vers la couronne avec un renflement à la base du fût chez *Bison* (Slott-Moller, 1990). Chez *Bos*, en vue distale, les bords de la couronne sont plutôt parallèles, sans renflement au niveau du collet (Sala, 1986).

En plus de ces critères, les troisièmes molaires inférieures de *Bison* ont un hypoconulide déjeté vers le côté vestibulaire en formant un angle très aigu avec le deuxième lobe tandis qu'il est dans l'axe des deux autres lobes chez *Bos* (Stampfli, 1963). Ce critère serait néanmoins peu fiable et varierait selon l'usure de la dent (Delpech, 1984 ; Slott-Moller, 1990 ; Auguste, 1995). De plus, les troisièmes molaires inférieures de *Bos* présentent une forte saillie de l'entostylide, celui-ci s'infléchit côté mésial vers le collet tandis que chez *Bison*, il disparaît progressivement de l'entostylide vers le collet ou forme une courbure coté distal. L'hypoconulide s'élargit de la colonne vers le collet sur les dents d'aurochs, tandis qu'elle reste constante ou se rétrécit vers le collet sur les dents de bisons (Slott-Moller, 1990). Le bord vestibulaire de la M3 est souvent concave



chez *Bison* et droit chez *Bos*. Il est courant, enfin, d'observer une colonnette entre le deuxième et le troisième lobe de la face vestibulaire chez *Bos*, tandis qu'elle est beaucoup moins fréquente chez *Bison priscus* (Auguste, 1995) ; chez *Bison schoetensacki* cette colonnette est présente sur 25-30% des troisièmes molaires (Brugal, 1995).

Deux cent quatre vingt cinq dents inférieures de bovinés ont été étudiées, attribuées à *Bison* (n=120 et à *Bos* (n=165) (Tabl. 28).

Bison						Bos											
Site	Rang	Gauche	Droite	Indet.	Total	Site	Rang	Gauche	Droite	Total	Site	Rang	Gauche	Droite	Indet.	Total	
Camps-de-Peyre	M2 inf	1			1	Combe-Grenal c.63 à 56	M2 inf	1	1	2	Pech de l'Azé II c.9a6	D4 inf				1	
TOTAL C. DE PEYRE		1	1	2		TOTAL C. GRENAL		1	1	2		P2 inf	2			2	
Combe-Grenal c.63 à 56	P4 inf		1		1	Coudoulous II c.9	M1 inf	1		1		P3 inf	4	1		5	
	M1 inf	1			1		M2 inf		2	2		P4 inf	3	5		8	
TOTAL C. GRENAL		1	1	2		TOTAL COUDOULOUS	M3 inf	1	1	2		M1 inf	2	4		6	
Coudoulous II c.9	D3 inf		1		1	Lunel-Viel I Ens. Sup.	D2 inf	2	3	5		M2 inf	3	1	1	5	
	D4 inf	1	2		3		D3 inf	3	2	5	TOTAL	M3 inf	1	4		5	
	P2 inf	2	1		3		D4 inf	7	3	10				15	16	1	32
	P3 inf	4	5		9		P2 inf	1	1	2	Pech de l'Azé II c.4	P2 inf		2		2	
	P4 inf	3	5		8		M1 inf	5	3	8		P3 inf	1	1		2	
	M1 inf	8	12		20		M2 inf	2	2	4		M1 inf	2	4		6	
	M2 inf	5	7		12	TOTAL	M3 inf			2		M2 inf	2	2		4	
	M3 inf	7	5		12			18	11	29		M3 inf		2		2	
TOTAL COUDOULOUS		30	38	68		Lunel-Viel I Ens. Inf.	D2 inf		3	3	TOTAL		5	11		16	
Payre c.F	P2 inf	1			1		D3 inf	1	9	10	TOTAL P. DE L'AZE II		20	27	1	48	
	P3 inf	1			1		D4 inf	7	12	19	Peyre	D4 inf		2		2	
	P4 inf	1	1		2		P2 inf		2	2		M2 inf		2		2	
	M1 inf		2		2		P3 inf		3	3	TOTAL PEYRE	M3 inf		1		1	
	M2 inf	1	1		2		P4 inf	1	2	3			2	3		5	
	M3 inf		1		1		M1 inf	5	6	11	Rameaux amont	M1 inf		1		1	
TOTAL		4	5	9		TOTAL	M2 inf	1	1	2		M2 inf		2		2	
Payre c.G	P3 inf		1		1		M3 inf	1	1	2	TOTAL RAMEAUX	M3 inf		1		1	
	P4 inf	1	1		2			16	39	55			4			4	
	M1 inf	1			1	Lunel-Viel IV	D3 inf	2		2	Rigabe	P4 inf	1	1		2	
	M2 inf	1	1		2		D4 inf	4	2	6	TOTAL RIGABE		1	1		2	
	M3 inf		2		2		M1 inf	1		1	Suard c.52	M1 inf		1		1	
TOTAL		3	5	8		TOTAL		7	2	9	TOTAL SUARD				1	1	
TOTAL PAYRE		11	15	26		TOTAL LUNEL-VIEL		41	52	93							
Pech de l'Azé II c.9a6	P2 inf		1		1	Payre c.D	D4 inf		1	1							
	P3 inf	2	1		3		P4 inf		3	3							
	P4 inf	1	1		2		M1 inf	1	2	3							
	M1 inf	4	1	1	6	TOTAL		1	6	7							
	M2 inf	1	1		2	Payre c.G	P3 inf		1	1							
	M3 inf	1	4	1	6		M1 inf		2	2							
TOTAL P. DE L'AZE II		9	9	2	20		M2 inf		1	1							
Suard c.50	M2 inf		1		1		M3 inf		1	1							
	M3 inf	1			1	TOTAL		3	2	5							
TOTAL SUARD		1	1	2		TOTAL PAYRE		4	8	12	TOTAL AUROCHS			72	92	1	165
TOTAL BISON		53	65	2	120						TOTAL BOVIDES			125	157	3	285

Tableau 28 : Inventaire des dents inférieures de bovinés (*Bos* et *Bison*) des sites étudiés par taxons, sites, rangs dentaire et latéralisations.

a) Prémolaires inférieures.

Pour les prémolaires inférieures, c'est la position et la forme du métaconide qui permet l'attribution taxinomique. Ce caractère est assez fiable et montre que seules des prémolaires inférieures de *Bison* sont présentes à Coudoulous II c. 9 et à Combe-Grenal c. 63 à 56, et à l'inverse, seules des prémolaires inférieures de *Bos* peuvent être décomptées à Lunel-Viel, Pech de l'Azé II c. 4 et Rigabe. En revanche, à Payre, les deux bovinés sont présents : *Bison* dans les couches F et G et *Bos* dans la couche D ; tout comme à Pech de l'Azé II c. 9 à 6 (Tabl. 29).



Taxon	Site	Type I	Type II		Taxon	Site	Type I	Type II	
B I S O N	Payre c.F	n	1	P3	B I S O N	Payre c.F	n	1	P4
		%	100				%	100	
	Payre c.G	n	1				n	1	
		%	100				%	100	
B O S	Azé c.9à6	n	2		Azé c.9à6	n	1		
		%	100			%	100		
	Coudoulous II c.9	n	8		Combe Grenal c.63 à 56	n	1		
		%	100			%	100		
B O S	Lunel-Viel I Ens. Inf.	n	2		Coudoulous II c.9	n	6		
		%	100			%	100		
	Pech de l'Azé II c.9à6	n	3		Lunel-Viel I Ens. Inf.	n	2		
	%	100			%	100			
B O S	Pech de l'Azé II c.4	n	1	1	Rigabe	n	2		
		%	50	50		%	100		
					Payre c.D	n	2		
					%	100			
					Pech de l'Azé II c.9à6	n	6		
						%	100		

Tableau 29 : Description morphologique des prémolaires inférieures de bovinés du corpus d'étude. Les types ont été définis par Slott-Moller, 1990.

Les dimensions dentaires apportent quelques compléments, en particulier pour les deuxièmes prémolaires inférieures pour lesquelles on ne connaît aucun caractère morphologique fiable mais dont la taille (plus importante chez *Bos*) permettrait de distinguer les taxons (Slott-Moller, 1990).



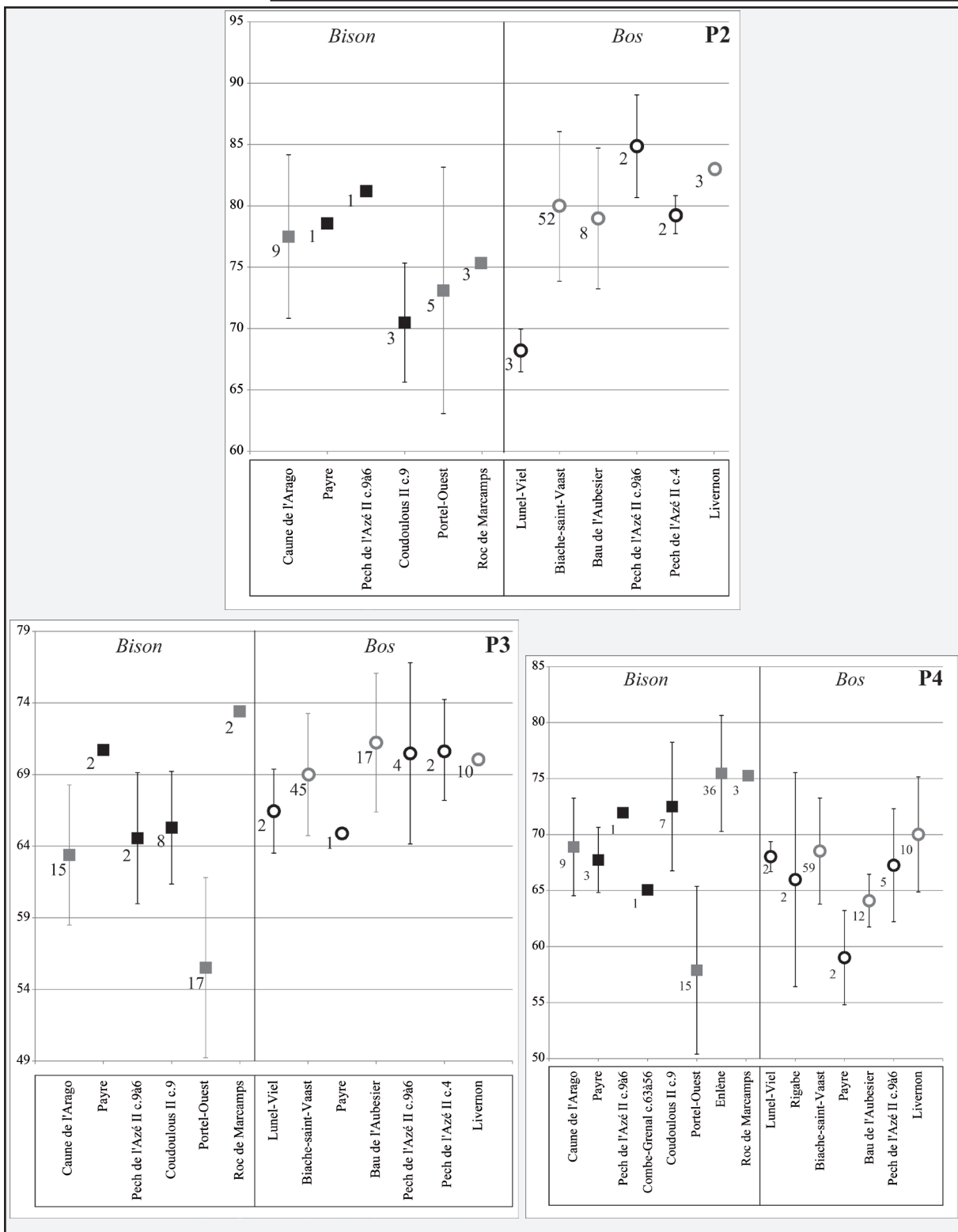


Figure 87 : Indice (DVL/DMD*100) P2 (au collet), P3 et P4 (au point P : 1cm au-dessus du collet) des inférieures de *Bos* et de *Bison* des gisements de l'étude et des gisements de comparaison. Les effectifs sont signalés à côté des moyennes.



Sur les P2 inférieures, l'indice $DVL/DMD \times 100$ au collet est souvent plus faible chez *Bison* que chez *Bos* (**Fig. 87**). A Coudoulous II c. 9, l'indice est très faible et inférieur à celui des autres gisements. La dent de Payre est de dimension inférieure à la plupart des aurochs et a donc été attribuée à *Bison*. Sur les trois P2 inférieures retrouvées à Pech de l'Azé II c. 9 à 6, deux étaient de grande taille comparable à *Bos* tandis que la dernière avait des dimensions réduites et a donc été attribuée à *Bison*. De façon générale dans les sites où les deux taxons sont présents (Pech de l'Azé II c. 9 à 4, Payre et Coudoulous II c. 9), les P2 inférieures présentant les indices les plus importants ont été attribués à l'aurochs. A Lunel-Viel, les P2 inférieures de *Bos* sont en moyenne très réduites avec des dimensions inférieures à tous les autres sites. Elles ont été néanmoins attribuées à *Bos* dans la mesure où aucun autre indice (postcrânien) ne laisse supposer la présence d'un autre boviné dans le site.

En ce qui concerne les P3 inférieures, les dimensions (au point P : 1 cm au-dessus du collet) des dents de *Bison* sont en moyenne supérieures à celles de *Bos*. Seuls les bisons du Portel-Ouest présentent des dimensions plus faibles que celles des aurochs. En revanche, sur les P4, mis à part au Roc-de-Marcamps, les dents des bisons sont plus petites que celles des aurochs.

Ainsi, à l'inverse des critères morphologiques, les critères métriques proposés pour distinguer *Bos* et *Bison* sont très peu fiables et ne permettent pas à eux seuls de différencier *Bos* et *Bison*.

b) Molaires inférieures.

De nombreux critères morphologiques ont été répertoriés dans la bibliographie pour distinguer les molaires inférieures de *Bison* de celles de *Bos* (**Tabl. 30, 31 et 32**). Leur observation montre que seul *Bison* est présent à Camp-de-peyre et Combe-Grenal c. 63 à 56, tandis que *Bos* est le seul boviné des sites de Lunel-Viel, Rigabe, l'Igüe des Rameaux-Amont, Pech de l'Azé II c. 4 et Peyre. Dans les autres sites de l'étude : Payre, Pech de l'Azé II c. 9 à 6, Coudoulous II c. 9 et Suard, les deux taxons sont présents.



Description anatomique et analyse paléontologique des bovinés, équidés et rhinocéros du Sud de la France.

Taxon	Site	Ectostyle très élevé	Ectostyle court	Fine crête au centre de la gouttière linguale	Crête très rare	Gouttière linguale large et profonde	Gouttière linguale étroite et peu profonde	Profil sub-parallèle	Profil en "V" inversé
B I S O N	Payre c.F	n 1 % 100			n 1 % 100	n 1 % 50	n 1 % 50	n 1 % 50	n 1 % 50
	Payre c.G	n 1 % 100			n 1 % 100	n 1 % 100			n 1 % 100
	Pech de l'Azé II c.9à6	n %			n 4 % 100	n 4 % 100			n 4 % 100
	Combe Grenal c.63 à 56	n %			n 1 % 100	n 1 % 100		n 1 % 100	
	Coudoulous II c.9	n 2 % 15	n 11 % 85		n 18 % 100	n 5 % 28	n 13 % 72	n 3 % 17	n 15 % 83
B O S	Rameaux_ament	n 1 % 100			n 1 % 100	n 1 % 100		n 1 % 100	
	Lunel-Viel I Ens. Sup.	n 7 % 100		n 8 % 100		n 8 % 100		n 7 % 100	
	Lunel-Viel I Ens. Inf.	n 8 % 100		n 7 % 100		n 10 % 100		n 10 % 100	
	Lunel-Viel IV	n %		n 1 % 100					
	Payre c.D	n %		n 2 % 67	n 1 % 33	n 3 % 100		n 3 % 100	
	Payre c.G	n %			n 2 % 100	n 2 % 100		n 2 % 100	
	Pech de l'Azé II c.9à6	n %		n 1 % 20	n 4 % 80	n 4 % 80	n 1 % 20	n 5 % 100	
	Suard c.52	n %		n 1 % 100		n 1 % 100		n 1 % 100	
	Pech de l'Azé II c.4	n 2 % 100			n 5 % 100	n 3 % 60	n 2 % 40	n 5 % 100	

Tableau 30 : Description morphologique des premières molaires inférieures de bovinés du corpus d'étude.

Taxon	Site	Ectostyle très élevé	Ectostyle court	Fine crête au centre de la gouttière linguale	Crête très rare	Gouttière linguale large et profonde	Gouttière linguale étroite et peu profonde	Profil sub-parallèle	Profil en "V" inversé
B I S O N	Camps-de-Peyre	n 1 % 100			n 1 % 100		n 1 % 100	n 1 % 100	
	Payre c.F	n 2 % 100			n 2 % 100		n 2 % 100	n 1 % 50	n 1 % 50
	Payre c.G	n %		n 1 % 50	n 1 % 50	n 1 % 50	n 1 % 50	n 2 % 100	
	Pech de l'Azé II c.9à6	n %			n 2 % 100	n 1 % 50	n 1 % 50	n 2 % 100	
	Suard c.50	n 1 % 100			n 1 % 100		n 1 % 100		n 1 % 100
	Coudoulous II c.9	n 1 % 100			n 1 % 100		n 1 % 100	n 1 % 100	
B O S	Rameaux_ament	n 2 % 100		n 1 % 50		n 2 % 100		n 2 % 100	
	Lunel-Viel I Ens. Inf.	n 2 % 100		n 2 % 100		n 2 % 100		n 2 % 100	
	Payre c.G	n 1 % 100		n 1 % 100		n 1 % 100		n 1 % 100	
	Pech de l'Azé II c.9à6	n %				n 3 % 50	n 3 % 50	n 4 % 100	
	Coudoulous II c.9	n 2 % 100		n 1 % 50	n 1 % 50	n 2 % 100			
	Pech de l'Azé II c.4	n 2 % 100		n 1 % 50	n 1 % 50	n 1 % 50	n 1 % 50	n 2 % 100	
	Peyre	n 1 % 100			n 1 % 100	n 2 % 100		n 2 % 100	

Tableau 31 : Description morphologique des secondes molaires inférieures de bovinés du corpus d'étude.



Taxon	Site	Ecototype très élevé court	Fine crête au centre de la gouttière linguale	Crête très rare	Gouttière linguale large étroite et peu profonde	Profil sub-parallèle	Profil en "v" inversé	Bord vestibulaire concave peu fréquent	Bord vestibulaire concave très fréquent	Hypocoïnide formant un angle ouvert avec Hypocoïnide	Hypocoïnide formant un angle aigu avec Hypocoïnide	Forc saillie de l'entostyle	Disparition progressive de l'entostyle vers le collet	Hypocoïnide s'élargit de la colonne vers le collet	Largeur de l'hypocoïnide constante ou se resserrant vers le collet	Colomette entre le deuxième et le troisième lobe	Colomette absente	
B I S O N	Payre c F	n %	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	
	Payre c G	n %	2 100	2 100	1 50	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100
	Pech de l'Azé II c.986	n %	3 100	3 100	4 100	2 50	2 50	4 100	4 100	1 17	5 83	4 100	4 100	4 100	4 100	4 80	5 100	5 100
	Suard c.50	n %	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100
	Coudonlous II c.9	n %	11 100	11 100	12 100	11 73	4 36	12 100	12 100	2 18	9 82	8 100	8 100	8 100	10 100	10 100	11 100	11 100
	Rameux-ament	n %	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100
	Lune-Viel I Ens. Sup.	n %	1 50	2 100	2 100	2 100	1 50	1 50	1 50	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100
	Lune-Viel I Ens. Inf.	n %	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100
	Payre c G	n %	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100
	Pech de l'Azé II c.986	n %	3 100	4 100	4 100	3 75	4 25	4 100	4 100	3 50	3 50	3 50	2 50	2 50	3 100	5 100	5 100	5 100
B O S	Coudonlous II c.9	n %	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100
	Pech de l'Azé II c.4	n %	1 100	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100	1 50	1 50	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100	2 100
	Payre	n %	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100	1 100

Tableau 32 : Description morphologique des troisièmes molaires inférieures de bovinés du corpus d'étude.



D'un point de vue métrique, les molaires inférieures de *Bos* seraient souvent de plus petite taille que celles de *Bison* (Delpéch, 1984). Sur les M1 inférieures, cette différence n'est pas évidente entre les deux taxons (**Fig. 88**). Les M1 inférieures de bisons du Pléistocène moyen ont une taille très comparable entre elles et elle semble décroître au Pléistocène supérieur avec les sites du Portel-Ouest et du Roc-de-Marcamps. Les dimensions des M1 inférieures des aurochs semblent augmenter au cours du temps depuis le site du stade isotopique 11/9 de l'Igüe des Rameaux jusqu'au gisement du stade isotopique 5 de Pech de l'Azé II c. 4. Seul le site du Portel-Ouest sort de cette tendance avec un indice particulièrement faible. Les M2 inférieures des bisons sont souvent plus petites que celles des aurochs excepté pour les sites de Camp-de-peyre, Suard et Coudoulous II. Les dimensions des M2 inférieures de *Bos* semblent décroître avec le temps : au cours du Pléistocène moyen, la taille est relativement stable tandis qu'elle se réduit durant le Pléistocène supérieur avec les sites de Pech de l'Azé II c. 4, Livernon et le Portel-Ouest, exception faite de Peyre. La taille des M3 inférieures de *Bison* se réduit graduellement au cours du temps tandis que celles de *Bos* restent très stables.



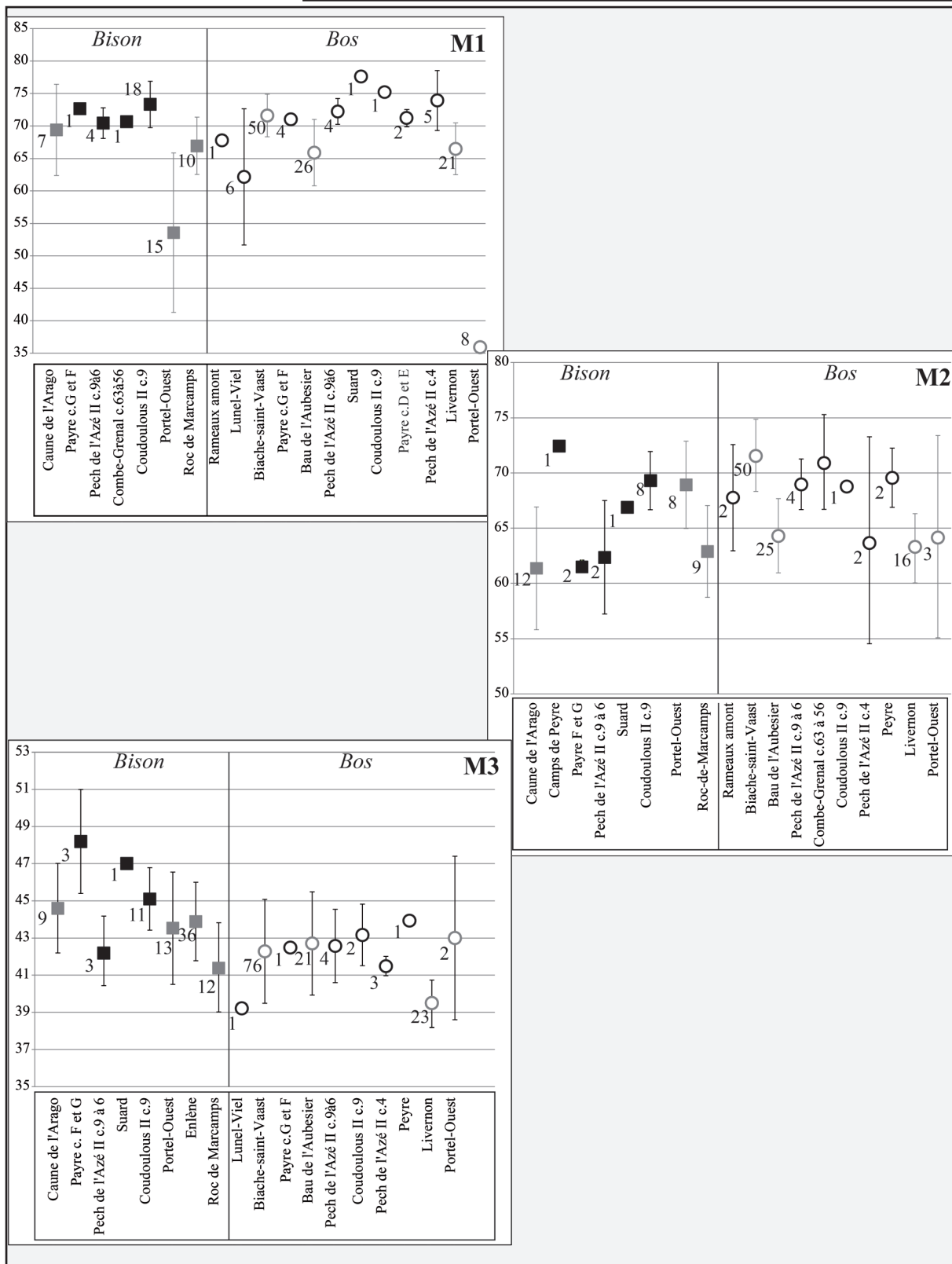


Figure 88 : Indice (DVL/DMD*100) au point P (1cm au-dessus du collet) des M1, M2 et M3 inférieures de *Bos* et de *Bison* des gisements de l'étude et des gisements de comparaison.



c) *Synthèse morphométrique des dents inférieures de bovinés.*

L'étude des dents inférieures de bovinés suggère, autant pour les prémolaires que pour les molaires, que la taille est rarement un bon critère de différenciation entre *Bos* et *Bison*. Les critères morphologiques fonctionnent beaucoup mieux (en particulier la morphologie du métaconide des prémolaires).

Les critères morphologiques les plus fiables des molaires seraient le profil du fût des dents et la morphologie de la gouttière linguale. Pour les M3, ce serait la forme et la position de l'hypoconulide par rapport à l'hypoconide. Les dimensions des molaires inférieures d'aurochs restent assez stables au cours du temps tandis qu'elles sont plus variables pour les bisons. Le volume des M1 et des M3 se réduirait du Pléistocène moyen au Pléistocène supérieur tandis que celui des M2 semble augmenter.

L'évolution du volume connaîtrait ainsi deux tendances entre les molaires « maxillaires » et « mandibulaires » des bisons : si les dents supérieures des sujets du Pléistocène moyen sont plutôt rectangulaires et leurs dents inférieures plutôt carrées, la tendance s'inverserait au Pléistocène supérieur.

4. Comportements et alimentation des bovinés.

a) *Analyses de micro- et de méso-usure dentaire.*

L'étude des traces présentes sur les dents des bovinés permet de déterminer les modes alimentaires et d'informer sur l'environnement dans lequel ils vivaient (Ungar et al., 2016). L'analyse de la micro-usure dentaire a été menée sur quarante cinq dents de bisons et quatre vingt dix dents d'aurochs ; celle de méso-usure dentaire concerne cent trente dents de bisons et deux cent vingt et une dents d'aurochs (**Tabl. 33**).



Description anatomique et analyse paléontologique des bovinés, équidés et rhinocérotidés du Sud de la France.

Taxon	Site	Nb de ponctuations moyen	Nb de rayures moyen	Indice de meso-usure	Taxon	Site	Nb de ponctuations moyen	Nb de rayures moyen	Indice de meso-usure		
BOS	Rameaux_ament	n	3	3	11	BISON	Camps-de-Peyre	n	4	4	4
		m	17,67	11,33	3,18			m	22,75	14,50	2,00
		s	7,11	1,26	1,08			s	4,37	2,04	0,00
		min	9,5	10	2			min	17	11,5	2
		max	22,5	12,5	5			max	27,5	16	2
	Lunel-Viel I	n	23	23	101		Payre c.G et F	n	10	10	3
		m	25,46	13,13	2,06			m	24,90	25,80	2,00
		s	3,24	1,80	0,73			s	1,98	1,81	0,00
		min	18,5	9,5	1			min	22	23,5	2
		max	32	16	4			max	28,5	28,5	2
	Payre c.G et F	n	6	6	3		Suard	n	2	2	2
		m	21,42	24,83	2,67			m	23,00	19,75	2,00
		s	2,18	1,44	0,58			s	4,95	1,77	0,00
		min	18,5	22,5	2			min	19,5	18,5	2
		max	25	26,5	3			max	26,5	21	2
	Rigabe	n	8	8	10		Combe-Grenal c.63à56	n	4	4	3
		m	16,88	16,25	2,40			m	15,25	17,50	3,00
		s	5,40	3,07	0,97			s	2,33	1,22	0,00
		min	9	11,5	2			min	12,5	16	3
		max	24	20	5			max	18	19	3
Suard	n	4	4	4	Pech de l'Azé II c.9à6	n	4	4	38		
	m	18,75	12,38	2,50		m	18,50	19,75	4,16		
	s	1,50	1,80	1,00		s	4,02	5,04	0,89		
	min	17	10	2		min	14	14	3		
	max	20	14	4		max	23	25,5	6		
Combe-Grenal c.63à56	n	2	2	1	Coudoulous II c.9	n	20	20	79		
	m	15,25	22,50	3,00		m	24,50	22,53	3,43		
	s	1,77	0,71			s	5,33	1,64	1,08		
	min	14	22			min	17,5	19	2		
	max	16,5	23			max	39,5	25	6		
Pech de l'Azé II c.9à6	n	14	14	59	Payre c.D et E	n	1	1	1		
	m	16,21	17,79	4,91		m	28,00	27,50	2,00		
	s	4,15	3,47	0,97							
	min	11	13	3							
	max	27	26	6							
Coudoulous II c.9	n	5	5	6							
	m	21,60	13,50	2,50							
	s	7,68	1,54	0,84							
	min	14	11,5	2							
	max	34,5	15	4							
Payre c.D et E	n	9	9	1							
	m	23,50	25,28	2,00							
	s	4,70	2,67								
	min	16,5	19,5								
	max	32	28								
Pech de l'Azé II c.4	n	13	13	16							
	m	25,31	15,81	3,38							
	s	6,47	2,27	0,96							
	min	16,5	13	2							
	max	39	21,5	5							
Peyre	n	3	3	9							
	m	28,17	14,33	3,89							
	s	4,65	2,08	1,05							
	min	23	12	2							
	max	32	16	5							
							EFFECTIF	Micro-usure	Meso-usure		
							TOTAL BISON	45	130		
							TOTAL BOS	90	221		
							TOTAL BOVINES	135	351		

Tableau 33 : Effectif et résumé des données des dents de bisons et d'aurochs étudiées dans le cadre des analyses de micro- et de méso-usure dentaires.

Les deux méthodes, micro- et méso-usure dentaires, s'appréhendent à différentes échelles de temps : la première permet de reconstituer l'alimentation des derniers jours/semaines d'un herbivore tandis que la seconde reflète la diète des derniers mois/années (Grine, 1986 ; Fortelius et Solounias, 2000). L'analyse microscopique de l'émail des dents de bovinés montre des grandes disparités en termes d'habitudes alimentaires entre les deux taxons (**Fig. 89**).



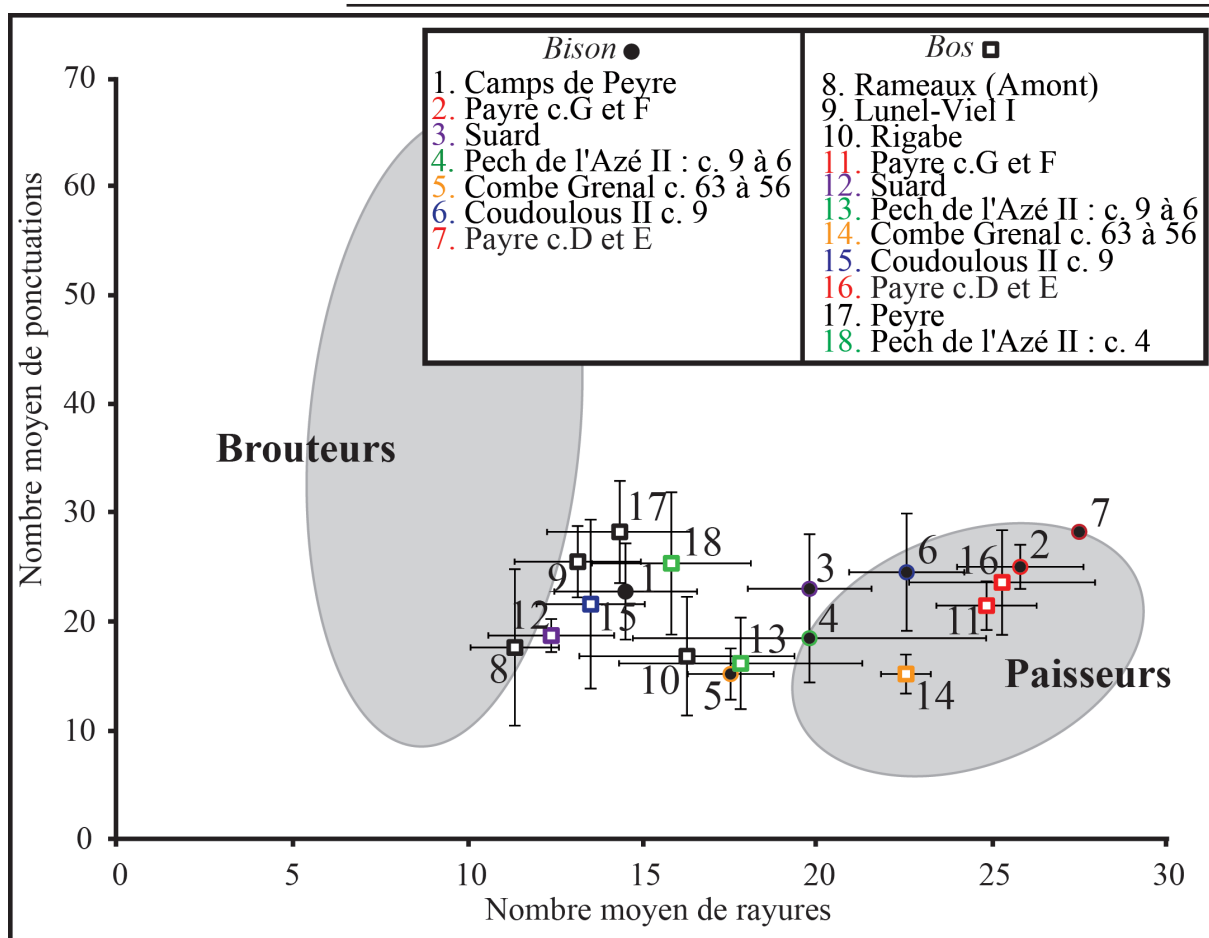


Figure 89 : Graphique bivarié du nombre moyen de ponctuations et de rayures observés sur l'émail des dents des aurochs (carré) et des bisons (rond). Les aires grises correspondent aux ellipses gaussiennes de confiance ($p = 0,95$) des barycentres de brouteurs et paisseurs actuels, d'après Rivals et Lister, 2016.

Quasiment tous les bisons se situent à l'intérieur de l'aire de répartition des paisseurs, tandis que la grande majorité des aurochs se distribue entre les groupes des paisseurs et des brouteurs. Néanmoins les bisons de Camp-de-peyre ont un nombre de rayures moyen très faible les rapprochant plutôt des brouteurs tandis qu'à l'inverse, les aurochs de Combe-Grenal, Payre et Pech de l'Azé II c. 9 à 6 ont un nombre moyen de rayures assez important qui les place clairement parmi les paisseurs (**Fig. 90**). Au sein d'un même gisement, on peut observer deux cas de figure : une sélection complètement différente des ressources alimentaires entre les deux taxons comme à Coudoulous II c. 9, à Combe-Grenal c. 63 à 56 ou à Suard ou au contraire, un choix a priori très similaire comme à Payre ou à Pech de l'Azé II c. 9 à 6. A Pech de l'Azé II, l'alimentation d'une même espèce, l'aurochs, varie au cours du temps : dans les couches 9 à 6 (MIS 6), *Bos* est plus pisseur que dans la couche 4 (MIS 5). De même, les bisons et les aurochs des couches G et F de



Payre sont plus paiseurs au stade isotopique 7 que ceux des couches D et E du stade isotopique 6 (ou 5).

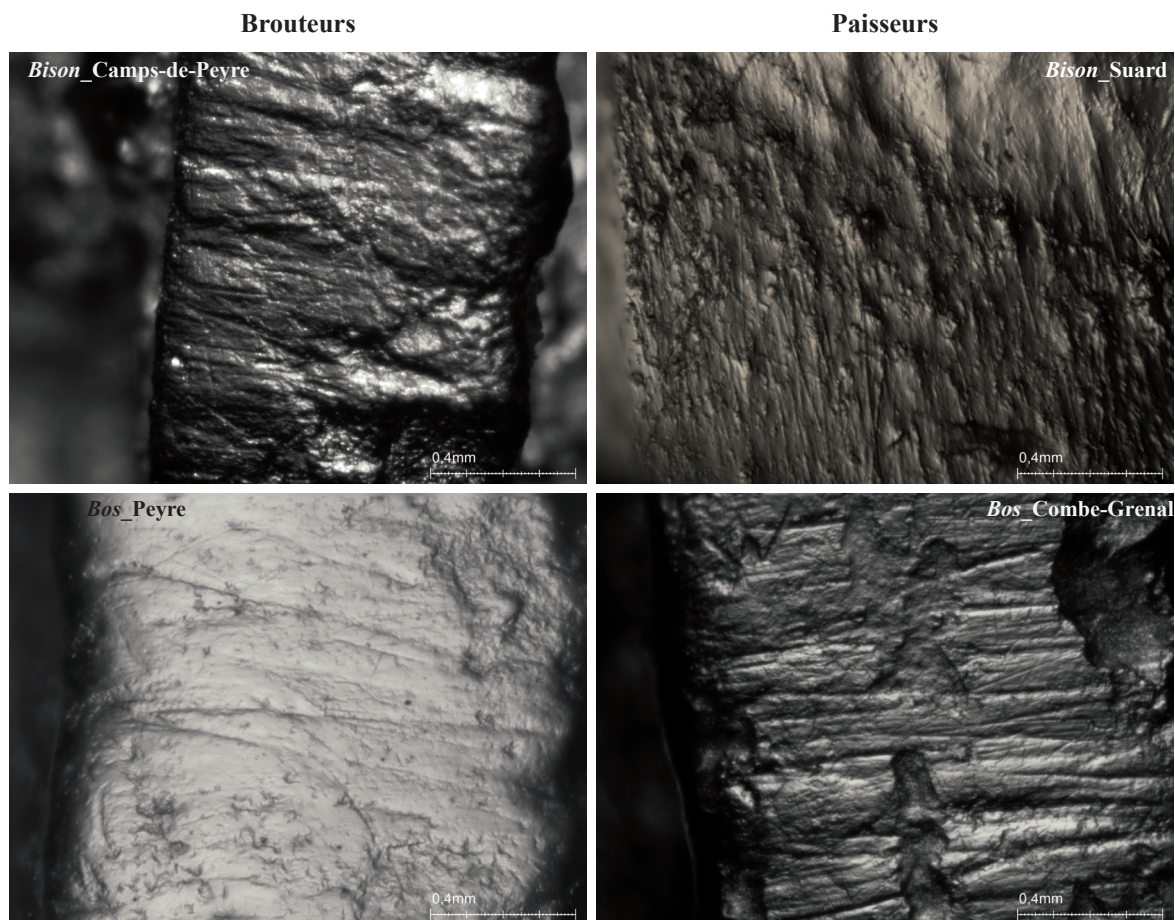


Figure 90 : Rayures et ponctuations observées à la binoculaire (grossissement : x 35) sur les M2 supérieures de bovinés associées à leur catégorie alimentaire



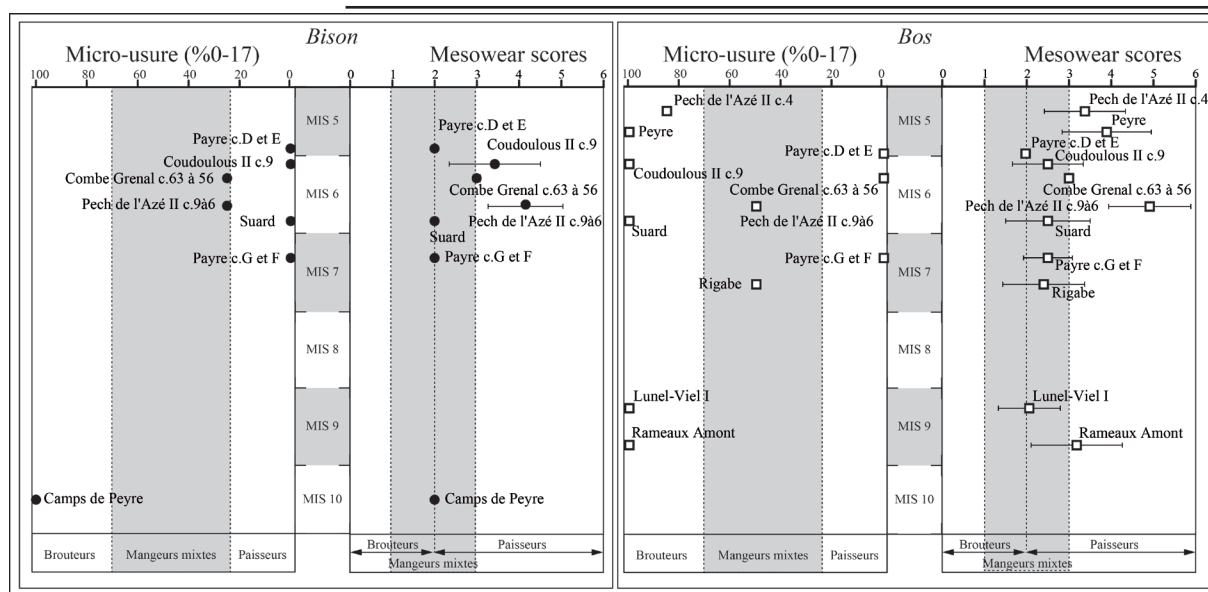


Figure 91 : Pourcentage des dents présentant moins de 17 rayures dans une collection, *mesowear score* (MWS) et changement de modes d'alimentation des aurochs et des bisons à travers le temps. Pour la méso-usure, la ligne en pointillée représente la limite entre les paisseurs et brouteurs actuels (MWS = 2). La zone grise indique l'étendue des valeurs des mangeurs-mixtes actuels qui se superpose en partie avec la variabilité des paisseurs et des brouteurs actuels. D'après Rivals et Lister, 2016.

La combinaison des études de micro- et de méso-usure dentaire permet de saisir la variabilité de l'alimentation des ongulés et d'aborder des problématiques de saisonnalité et de déplacement des herbivores (Solounias et Semperebon, 2002 ; Sanchez-Hernandez et al., 2015).

- *Bison* (**Fig. 91**) : Au cours de leurs derniers mois de vie, les bisons étudiés étaient soit paisseurs (Pech de l'Azé II c. 9 à 6 et Coudoulous II c. 9), soit moins sélectifs avec une alimentation bien plus variée (Camp-de-peyre, Suard et Payre c. G à E). Les individus de Combe-Grenal c. 63 à 56 occupent une position intermédiaire avec une alimentation mixte à tendance paisseuse. Au moment de leur mort, certains bisons consomment surtout des graminées (Coudoulous II c. 9, Payre c. D et E, Suard, Combe-Grenal c. 63 à 56, Pech de l'Azé II c. 9 à 6 et Payre c. G et F) et d'autres, des plantes tendres (Camp-de-peyre). Plusieurs types de comportements ont donc été mis en évidence : une alimentation spécialisée et toujours centrée sur les plantes abrasives sur une grande échelle temporelle (Coudoulous II c. 9, Pech de l'Azé II c. 9 à 6) ; une alimentation variée et opportuniste avec des bisons généralement mangeurs mixtes et au moment de leurs morts, selon le contexte, brouteurs (Camp-de-peyre) ou paisseurs (Suard et Payre c. G à E).



- **Bos (Fig. 91)** : Les observations macroscopiques montrent que durant les mois qui ont précédé leur mort, les aurochs étudiés avaient une alimentation variant entre les catégories mangeurs mixtes (Lunel-Viel, Suard, Coudoulous II c. 9, Rigabe, Payre c. G à E) et paiseurs (l'Igüe des Rameaux, Peyre et Pech de l'Azé c. 9 à 4). Au moment de leur mort, leur alimentation peut être soit tournée exclusivement vers les plantes les plus tendres (Lunel-Viel, l'Igüe des Rameaux, Suard, Coudoulous II c. 9, Peyre et Pech de l'Azé II c. 4), soit variée (Rigabe et Pech de l'Azé II c. 9 à 6), soit tournée exclusivement vers les plantes abrasives (Payre c. G à E et Combe-Grenal c. 63 à 56). Les comportements alimentaires des aurochs sont donc beaucoup plus flexibles que ceux des bisons : certains présentent une alimentation globalement variable sur une large échelle temporelle, alors qu'ils sont spécialisés au moment de leur mort centrés, selon le contexte, sur les plantes tendres (Lunel-Viel, Suard et Coudoulous II c.9) ou sur les plantes abrasives (Payre c.G à E). D'autres ont une alimentation plutôt paiseuse mais ils s'adaptent selon les gisements à la consommation de plantes tendres (l'Igüe des Rameaux, Peyre et Pech de l'Azé II c. 4) ou en élargissent le spectre des végétaux consommés comme à Pech de l'Azé II c. 9 à 6 ou à Combe-Grenal c. 63 à 56 où les aurochs, à l'instar des bisons, tendent à consommer les plantes les plus abrasives en priorité. Enfin, à Rigabe, les aurochs n'auraient jamais pratiqué de réelle sélection alimentaire.

Ainsi, durant le Pléistocène, les bovinés ont pu adopter des modes d'alimentation très variés que l'on peut séparer en cinq groupes (**Fig. 92**).



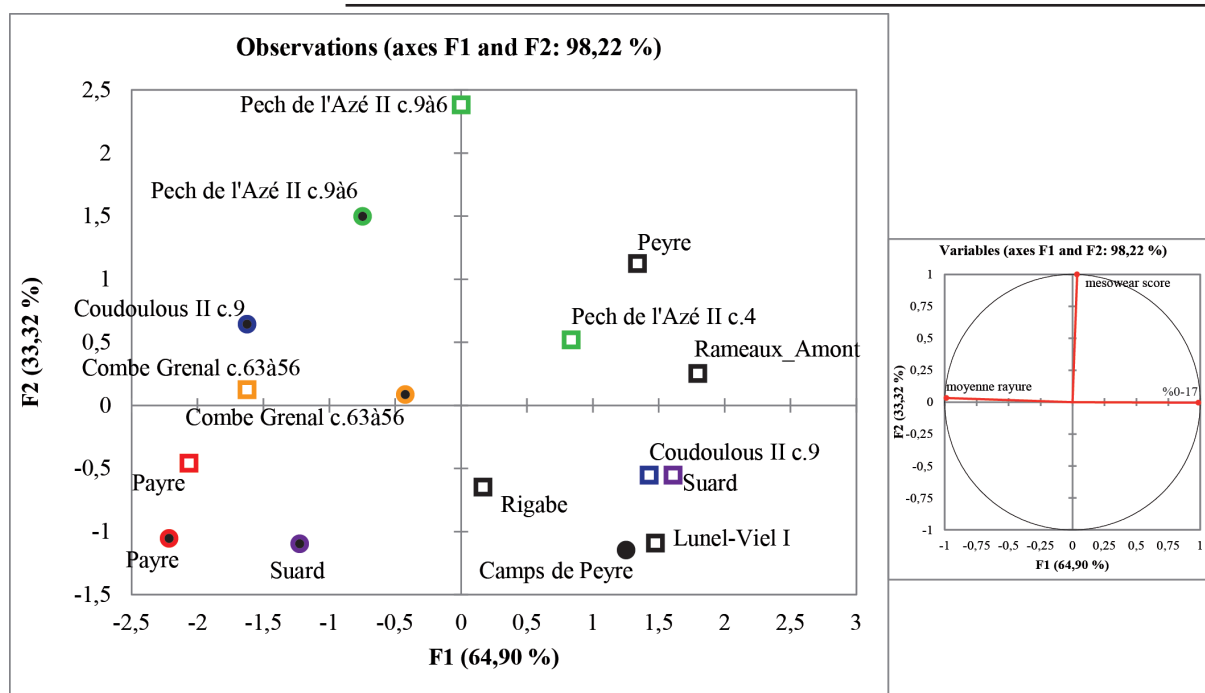


Figure 92 : Analyse en composante principale de l'alimentation des aurochs (carrés) et des bisons (ronds) du Pléistocène moyen et supérieur selon trois variables (nombre moyen des rayures, *mesowear score* et pourcentage des dents d'une collection présentant moins de 17 rayures). Les couleurs renvoient aux gisements (vert : Pech de l'Azé II ; bleu : Coudoulous II c.9 ; orange : Combe-Grenal c.63 à 56 ; rouge : Payre ; violet : Suard).

L'analyse en composante principale sépare les sites sur deux axes (**Fig. 91**): le premier qui représente 64,9% de la variabilité de l'échantillon, est construit sur l'opposition entre les moyennes des rayures (à gauche) et le pourcentage de dents dans un échantillon présentant moins de 17 rayures, donc des ongulés mangeurs mixtes à brouteurs, (à droite). Le deuxième axe représente 33,32% de la variabilité et il révèle l'importance du *mesowear score*. Les sites de Coudoulous II c. 9 (*Bison*), Pech de l'Azé II c. 9 à 6 (*Bison*), Pech de l'Azé II c. 9 à 6 (*Bos*), Combe-Grenal c. 63 à 56 (*Bison*) et Combe-Grenal c. 63 à 56 (*Bos*) constituent un premier groupe en haut à gauche du graphique et correspond à des animaux toujours paisseurs, autant au moment de leurs morts que durant l'année qui l'a précédé. Les sites de Peyre (*Bos*), de Pech de l'Azé II c. 4 (*Bos*) et de l'Igüe des Rameaux-Amont (*Bos*) sont groupés en haut à droite du graphique. Tous les individus de ce groupe ont une alimentation tournée vers les aliments tendres au moment de leur mort, mais globalement beaucoup plus abrasive au cours de l'année. En bas à gauche du graphique, on retrouve les sites de Payre (*Bison*), Payre (*Bos*) et Suard (*Bison*) dans lesquels les bovinés ont une alimentation mixte à l'échelle d'une année mais plus spécialisée au



moment de leur mort, tournée essentiellement vers les graminées. En bas à droite du graphique les sites de Coudoulous II c. 9 (*Bos*), Suard (*Bos*), Lunel-Viel I (*Bos*) et Camp-de-peyre (*Bison*) s'individualisent en raison de leur comportement de brouteurs au moment de leur mort, tandis qu'ils présentent une diète un peu plus variée au cours de l'année. Enfin, les aurochs du site de Rigabe font le lien entre les deux groupes du bas du graphique en tant que seuls individus ayant une diète complètement mixte tout au long de l'année.

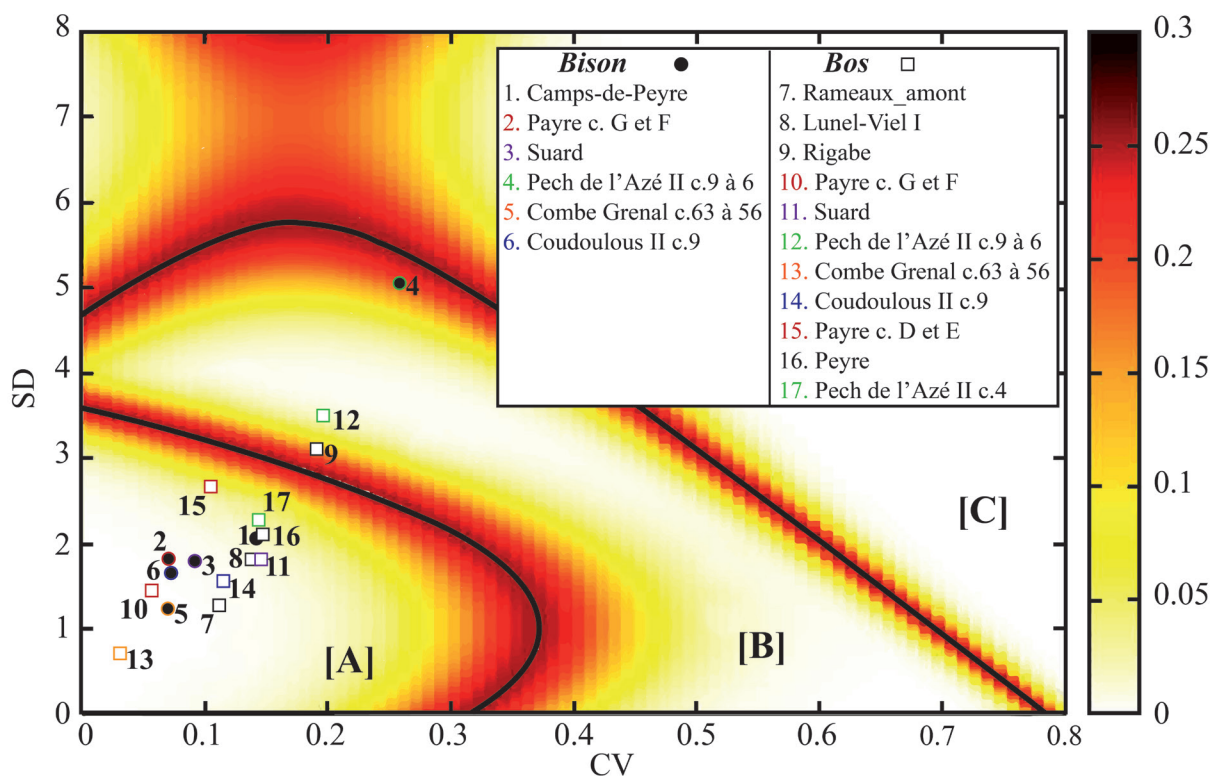


Figure 93 : Graphique bivarié comparant les écarts-types et les coefficients de variation du nombre moyen de rayures par gisement et taxons représenté une carte thermique (probabilité d'erreur) délimitant trois zones. Zone A : occupation courte (une saison ou moins), zone B : occupation longue (quelques mois à une année), zone C : occupation entrecoupée (petits événements non-contigus à l'échelle d'une année). D'après Rivals et al., 2015b.

L'alimentation des herbivores est liée à l'environnement qu'ils exploitent et dépend à la fois de la succession des saisons et de leurs déplacements dans l'espace, comme les mobilités saisonnières (Solounias et Semprebon, 2002 ; Rivals et al., 2007). Evaluer les périodes de fonctionnement des gisements (*i.e.* accumulation) en parallèle avec les modes d'alimentation des ongulés peut informer sur leurs éventuelles adaptations comportementales et sur les changements environnementaux locaux au cours de l'année.



La grande majorité des sites étudiés, paléontologiques ou archéologiques se situent dans la zone A du graphique (**Fig. 93**) correspondant à des morts produites durant une unique saison à l'échelle d'un site et d'un taxon. Seuls les aurochs des couches 9 à 6 de Pech de l'Azé II se trouvent dans la zone B correspondant à une accumulation plus longue allant de quelques mois à un an (*i.e.*, pluri-saisonnier). Enfin, les bisons des couches 9 à 6 de Pech de l'Azé II et les aurochs de Rigabe se situent à l'intérieur de la zone d'incertitude et ne peuvent être interprétés.

b) Synthèse des données de micro- et de méso-usure dentaire.

Pour la plupart des sites étudiés, la présence des bovinés dans les accumulations fauniques n'est enregistrée que pour une unique saison, à l'exception des aurochs de Pech de l'Azé II c. 9 à 6. L'analyse de micro-usure dentaire traduit ainsi majoritairement leurs choix alimentaires pour la saison de leur mort en particulier. L'analyse de méso-usure dentaire permet de saisir la variabilité de l'alimentation sur un temps plus long. C'est-à-dire qu'elle est susceptible de varier à la fois en fonction des changements saisonniers, mais aussi en fonction du degré de mobilité des groupes d'un biotope à un autre.

Plusieurs modes d'alimentation sont distingués à partir de nos données :

- Groupe I : Les pousseurs spécialisés (aurochs + bisons).
- Groupe II : Les mangeurs mixtes et pousseurs au moment de la mort (aurochs + bisons).
- Groupe III : Les brouteurs et pousseurs au moment de la mort (aurochs).
- Groupe IV : Les mangeurs mixtes et brouteurs au moment de la mort (aurochs + bisons).
- Groupe V : Les non spécialistes (aurochs).

Les aurochs apparaissent seuls dans deux des catégories (groupe III et V) suggérant une plus grande flexibilité alimentaire chez ce taxon et probablement une plus grande capacité adaptative pour ce critère, et une moindre spécialisation comparée au bison.

Les choix alimentaires des bovinés sont liés à leur environnement climatique (facteurs saisonniers inclus) : si l'accès à leurs aliments préférentiels est inexistant ou compromis à cause de variations trop importantes ou d'une compétition spécifique en leur défaveur, ils adaptent leur choix aux contraintes. Ils pourront par exemple se déplacer vers un autre milieu ou bien



avoir une alimentation plus variée. Les différents modes alimentaires traduisent des réponses à des contraintes environnementales variables. Celles-ci ont également pu avoir un impact important sur l'évolution et les adaptations du squelette postcrânien, ainsi que sur certains facteurs éco-éthologiques.

5. Le squelette postcrânien.

a) Humérus.

Soixante-quatorze humérus de bovinés sont assez complets pour permettre des observations morphologiques et métriques (Tabl. 34). Treize d'entre eux ont été attribués à *Bison* et soixante et un à *Bos*, sur la base de critères morphologiques de l'extrémité distale notamment.

Site	Mâles		Femelles		Total
	Gauche	Droit	Gauche	Droit	
BISON					
Camps-de-Peyre	2		1		3
Payre c.F	1	1	1		3
Pech de l'Azé II c.9 à 6		1	1		2
Coudoulous II c.9	1	1	1	2	5
Total <i>Bison</i>	4	3	4	2	13
BOS					
Rameaux_aval	1		3	1	5
Rameaux_amont	1	1	2	2	6
Lunel-Viel I Ens. Sup.		2	4	5	11
Lunel-Viel I Ens. Inf.	3	4	8	8	23
Lunel-Viel IV		1	5	4	10
Payre c.G			1	1	2
Rigabe		1		2	3
Pech de l'Azé II c.9 à 6		1			1
Total <i>Bos</i>	5	10	23	23	61
TOTAL Bovinés	9	13	27	25	74

Tableau 34 : Inventaire des humérus d'aurochs et de bisons étudiés suivant leur sexe et leur latéralisation.

L'observation morphologique des humérus de bovinés permet de séparer les *Bos* des *Bison*. Les deux taxons peuvent être observés dans l'échantillon et sont essentiellement représentés par des portions distales.



- **Diaphyse.**

- Chez *Bison*, la portion distale de la diaphyse de l'humérus forme une courbe douce à la jonction avec l'extrémité distale (McCuaig Balkwill et Cumbaa, 1992). Cette conformation est observée sur les trois humérus de bison observables (n°3 de Camp-de-peyre ; n°128 de Coudoulous II c. 9 ; n° ? de la couche 6 de Pech de l'Azé II) et sur un des six humérus d'aurochs disponibles (n° ? de l'Igue des Rameaux-Aval). Chez *Bos*, elle forme un angle marqué à la jonction avec l'extrémité distale comme sur les cinq humérus restant de l'Igue des Rameaux (Aval : n° ? ; Amont : ?, ?) et de (Rigabe : n°95 et 133).

- Les traces d'insertions musculaires sont souvent mieux exprimées sur *Bos* que sur *Bison* (Lehman, 1949 ; Bibikova, 1958 ; Stampfli, 1963 ; Brugal, 1983). Sur la diaphyse, en vue antérieure, la tubérosité deltoïdienne est très développée sur les trois humérus d'aurochs l'ayant conservé (Rameaux-Amont : n°? ; Rigabe : n°95 et 104). Ce critère n'était observable sur aucun humérus de bison.

- **Extrémité distale**

- La dépression du muscle extenseur du doigt latéral est souvent large, irrégulière et faiblement dessinée chez *Bison*. Chez *Bos*, elle est profonde, arrondie, bien marquée et circonscrite dans un cercle assez net. Certains auteurs signalent que ce critère n'est pas toujours systématique (Lehman, 1949 ; Bibikova, 1958 ; Brugal, 1983 ; McCuaig Balkwill et Cumbaa, 1992 ; Prat et al., 2003). Tous les humérus attribués à bisons (n=11) présentent une dépression large et irrégulière (n°3, ? et HS de Camp-de-peyre ; n° 11846, 12315, 1258 et 749 de la couche 9 de Coudoulous II ; n° ?, 248 et 49 de la couche F de Payre ; n° ? et 5 de la couche 6 de Pech de l'Azé II). Et l'insertion musculaire latérale de tous les humérus d'aurochs (n=6) est circonscrite et arrondie profonde (Payre c. G : n°197 et 1233 ; Rameaux-Aval : n° ? ; Rameaux-Amont : n° ? ; Rigabe : n°95).

- Le relief et la gorge médiane de la trochlée distale est rectiligne et peu profonde (**Fig. 94**) sur six extrémités distales (Camp-de-peyre : n°3 et ? ; Coudoulous II c.9 : n°1258 ; Payre c. F : n° ?, 248 ; Pech de l'Azé II c. 6 : ?). Sur les quatre autres (Payre c. G : n°1233 ; Pech de l'Azé II c. 8, n°59 ; Rameaux-Amont : n° ? ; Rigabe ; n°95) le dessin de la gorge et du relief médian de la trochlée distale est très accentué (**Fig. 94**). La première de ces conformations se retrouve le plus souvent chez *Bison* et la seconde chez *Bos* (Lehmann, 1949, Bibikova, 1958, Stampfli, 1963).



- En vue latérale, la limite distale de l'épicondyle est rectiligne sur six des humérus (Camp-de-peyre : n°3 et ? ; Payre c. F : n° ?, 248 et 49 ; Pech de l'Azé II c. 6 : n° ?) et sur les quatre autres, elle est toujours convexe (Payre c. G : n°197 et 1233 ; Rigabe : n°95, 104 et 133). Plusieurs auteurs signalent que la première catégorie est plus courante chez *Bison* et la seconde chez *Bos* (Olsen, 1960 ; McCuaig Balkwill et Cumbaa, 1992).



Figure 94 : Comparaison des caractéristiques morphologiques des faces antérieures et médiales des portions distales des humérus de *Bison* (gauche, Camp-de-peyre n°?) et de *Bos* (droit, Rigabe n°95)

L'observation morphologique des extrémités distales des humérus du corpus d'étude permet d'attribuer les humérus de Camp-de-peyre, Coudoulous II c. 9, Payre c. F et Pech de l'Azé II c. 6 des *Bison*. Les humérus de l'Igüe des Rameaux (Amont et Aval), Payre c. G, Rigabe et Pech de l'Azé II c. 9 à 6 sont plus proche des *Bos*.



Les indices d'épaisseurs de l'extrémité distale de l'humérus ou de la diaphyse permettent de séparer les sexes quel que soit le taxon (Fig. 95), avec deux groupes clairement visibles sur les graphiques. Tous les os présents dans la zone grisée appartiennent à de jeunes individus dont l'épiphyse distale est en cours de soudure ; l'os devenant plus massif avec l'âge, il est logique que les jeunes mâles ne se séparent pas aussi bien des femelles que les autres. Ils occupent donc une place intermédiaire sur la droite de régression entre les femelles et les mâles adultes.

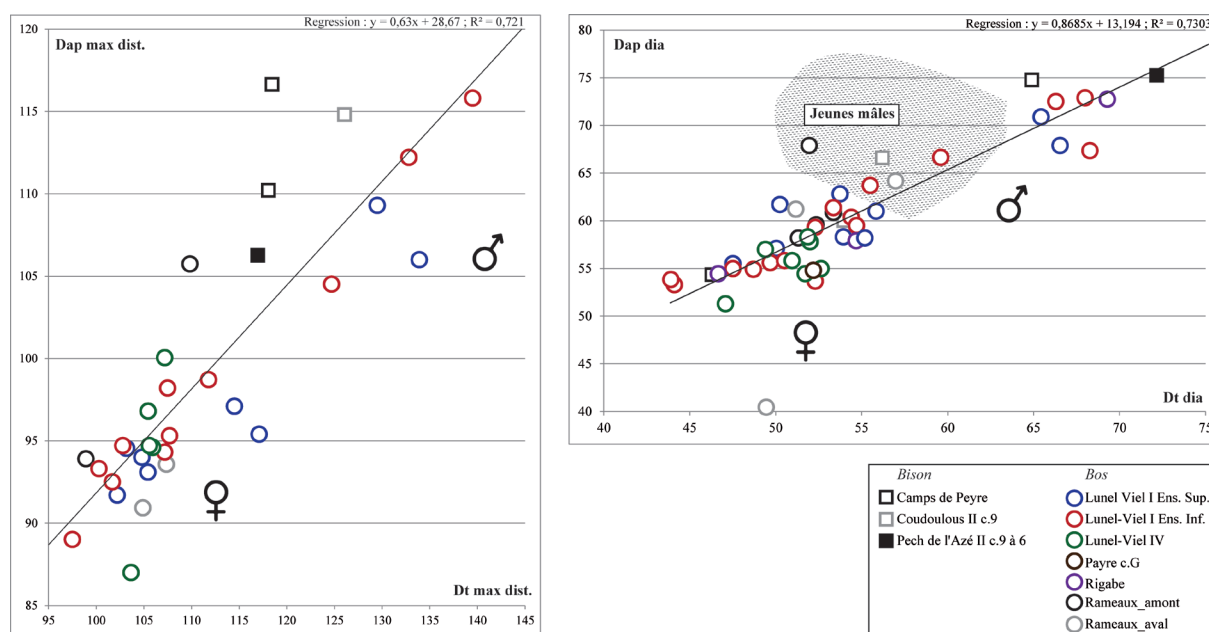


Figure 95 : Indice d'épaisseur de l'extrémité distale (DTmax dist et DAPmaxdist) à gauche et de la diaphyse (DT diaphyse et DAP diaphyse) à droite des humérus de bisons et d'aurochs étudiés. Les carrés représentent les *Bison* et les cercles, *Bos*.

L'étude morphométrique des humérus a permis de préciser le taxon de bovinés présents dans différents gisements. Ainsi, à Camp-de-peyre et Coudoulous II c. 9, seuls des humérus de *Bison* sont présents. A l'Igüe des Rameaux (Amont et Aval), Rigabe et Lunel-Viel (I et IV), les humérus correspondent tous à des aurochs. Enfin, à Payre et Pech de l'Azé II, les deux taxons sont présents (Payre c. G : *Bos* ; c. F : *Bison* ; Pech de l'Azé II c. 8 : *Bos* ; c. 6 : *Bison*). D'un point de vue métrique, les bisons femelles sont toutes de taille comparable et le dimorphisme sexuel entre mâles et femelles de Camp-de-peyre, Coudoulous II c. 9, Payre c. G et F et Pech de l'Azé II c. 9 à 6 semble toujours très important. Pour les aurochs, les individus femelles peuvent être répartis grossièrement en deux classes de taille : d'un côté les plus gros individus (Lunel-Viel, Rigabe et Pech de l'Azé II c. 9 à 6) et de l'autre, les plus modestes (Rameaux Amont et Aval et Payre c. G et F) (cf. annexes p. 45 à 53).



b) *Radius-ulna*.

Cent-dix Radio-ulna ont pu être observés et mesurés (Tabl. 35) bien que souvent très fragmentés et altérés (Bison n=19, Bos n=91). Le plus souvent, ils sont représentés par des portions proximales plus ou moins complètes. Les observations morphologiques concernent ainsi surtout cette partie ainsi que la diaphyse.

Site	Mâles		Femelles		Indéterminés		Indet.	Total
	Gauche	Droit	Gauche	Droit	Gauche	Droit		
BISON								
Camps-de-Peyre			4					4
Payre c.G et F					1	3		4
Suard c.51						1		1
Pech de l'Azé II c.9à6	1	2	1	2				6
Coudoulous II c.9			2	2				4
Total Bison	1	2	7	4	1	4		19
BOS								
Rameaux_aval			1		1	1		3
Rameaux_amont		2		3	1	1		7
Lunel-Viel I Ens. Sup.	1	4	5	6		1		17
Lunel-Viel I Ens. Inf.	3	2	11	9	5	3		33
Lunel-Viel IV	2	1	1	2	1	4		11
Payre c.G et F						1		1
Pech de l'Azé II c.9à6					6	3		9
Rigabe	1	1	1					3
Coudoulous II c.9							1	1
Payre c.D et E					1	2		3
Payre			1		1	1		3
Total Bos	7	10	20	20	16	17	1	91
TOTAL Bovinés	8	12	27	24	17	21	1	110

Tableau 35 : Inventaire des radius-ulna d'aurochs et de bisons étudiés en fonction de leur espèce, leur sexe et leur latéralisation.

- **Extrémité proximale.**

- La tubérosité latérale est très peu prononcée et légèrement aplatie chez *Bison* (Hue, 1909 ; Bibikova, 1958 ; Stampfli, 1963) et sur les sept radius attribués à ce taxon chez qui cette portion est intacte (Camp-de-peyre : n° ? ; Coudoulous II c.9 : n°10242, 10772 ; Payre c. G et F : n°330 ; Pech de l'Azé II c. 9 à 6 : n°532, 564, ?). Chez *Bos*, cette tubérosité est prononcée et globuleuse comme sur les neuf radius attribués à *Bos* sur lesquels elle apparaissait (Payre c. D et E : n°12 ;



Pech de l'Azé II c. 9 à 6 : n°376, 17, 17, ? ; Peyre : n°574 ; Rameaux-Aval : n° ? ; Rigabe : n°101, 676).

- Sur l'extrémité proximale, la gorge articulaire médiane permettant la jonction entre le radius et l'ulna très émoussée et peu marquée chez *Bison* (Lehmann, 1949 ; Chauviré, 1962 ; Stampfli, 1963 ; Fernandez, 2006) comme sur le radius attribué à cette espèce de Camp-de-peyre (non numéroté). Sur le radius de Rigabe (n°101) attribué à *Bos*, elle est nette et bien marquée.

- **Diaphyse.**

- La zone d'insertion musculaire pour le muscle brachial des bisons sur la portion proximale de la diaphyse est large, déprimée et rectangulaire (Olsen, 1960 ; McCuaig Balkill et Cumbaa, 1992). Dix des radius sur lesquels cette observation est possible présentent cette morphologie dont neuf ont été finalement attribués à *Bison* (Camp-de-peyre : n° ? ; Coudoulous II c. 9 : n°10126, 10242, 10772, 21726 ; Payre c. G et F : n°1062, 171) et un à *Bos* (Pech de l'Azé II c. 9 à 6 n°579). Pour les aurochs, l'insertion est plus réduite, moins profonde et moins bien définie. Onze radius correspondant tous à *Bos* partagent cette morphologie (Coudoulous II c. 9 : n°12411 ; Payre c. G et F : n°1052 ; Pech de l'Azé II c. 9 à 6, n°17 ; Peyre : n°574 ; Rameaux-Amont : n°122, ?, ?, ? ; Rameaux-Aval n° ? ; Rigabe : n°102). P. Magniez (2010) considère ce critère comme assez peu fiable, mais sur notre échantillon, un seul os sur vingt présente une morphologie atypique. Ce radius est très incomplet et le sexe de l'individu à qui il appartenait n'a pas pu être déterminé.

- Les radius de bison présentent souvent une zone légèrement déprimée sur la portion proximale de la diaphyse, en dessous de la tubérosité radiale (McCuaig Balkill et Cumbaa, 1992). Cette morphologie est observable sur sept radius, dont six attribués à *Bison* (Camp-de-peyre : n° ? ; Coudoulous II c. 9 : n°10126, 10242, 10772, 21726 ; Pech de l'Azé II c. 9 à 6 : n°462) et un, non numéroté provenant de la partie Amont de l'Igüe des Rameaux, attribué à *Bos*. Sur les radius de *Bos*, cette zone est, à l'inverse, bien marquée et bosselée comme c'est le cas sur huit sur neuf des radius attribués à *Bos* (Coudoulous II c. 9 : n°12411 ; Pech de l'Azé II c. 9 à 6 : n°501, 17, ? ; Rameaux-Aval : n° ? ; Rameaux-Amont : n° ?, ? ; Rigabe : n°101).

- En vue proximale, la surface palmaire est convexe chez *Bison* et rectiligne chez *Bos* (Au-



guste, 1995). Seuls deux radius sont suffisamment complets pour permettre cette observation. Le premier provient de Camp-de-peyre (non numéroté) et se rapproche de *Bison* et le second appartient à la collection de Rigabe (n°101) et est beaucoup plus rectiligne comme *Bos*.

- **Extrémité distale.**

- Sur l'extrémité distale des radius des bisons, en vue proximale, les bords de la facette pour le scaphoïde sont parallèles tandis que chez *Bos*, les bords se rétrécissent toujours postérieurement (Rütimeyer, 1865 ; Lehmann, 1949 ; Olsen, 1960). Deux radius attribués à *Bison* présentent la première morphologie (Camp-de-peyre, n° ? ; Pech de l'Azé II c. 9 à 6, n°540) et quatre, associés à *Bos*, la seconde (Pech de l'Azé II c. 9 à 6 : n°43, 579 ; Peyre : n° ? ; Rigabe : n°102).

- **Extrémité proximale de l'ulna.**

- En vue latérale, la jonction osseuse entre le processus anconé à la surface semi-lunaire des bisons est relativement courte tandis que pour les aurochs, elle est très allongée (McCuaig Balkill et Cumbaa, 1992 ; Auguste, 1995). Un seul fragment proximal d'ulna correspond au premier type de morphologie (Suard, n° ?) et trois à la seconde (Payre c. D et E : n°10073, 10009 ; Rameaux-Amont : n° ?).

Différents critères morphologiques ont permis de distinguer les radio-ulna des deux grands bovinés. Au final, il a été montré que des radio-ulna de bisons ont été retrouvés à Camp-de-peyre et Suard. A l'Igue des Rameaux (Amont et Aval), Rigabe, Payre c. D et E et Peyre, seule la présence de radio-ulna d'aurochs est établie. Dans les sites de Payre c. G et F, Pech de l'Azé II c. 9 à 6 et Coudoulous II c. 9, des radio-ulna des deux taxons ont été retrouvés.



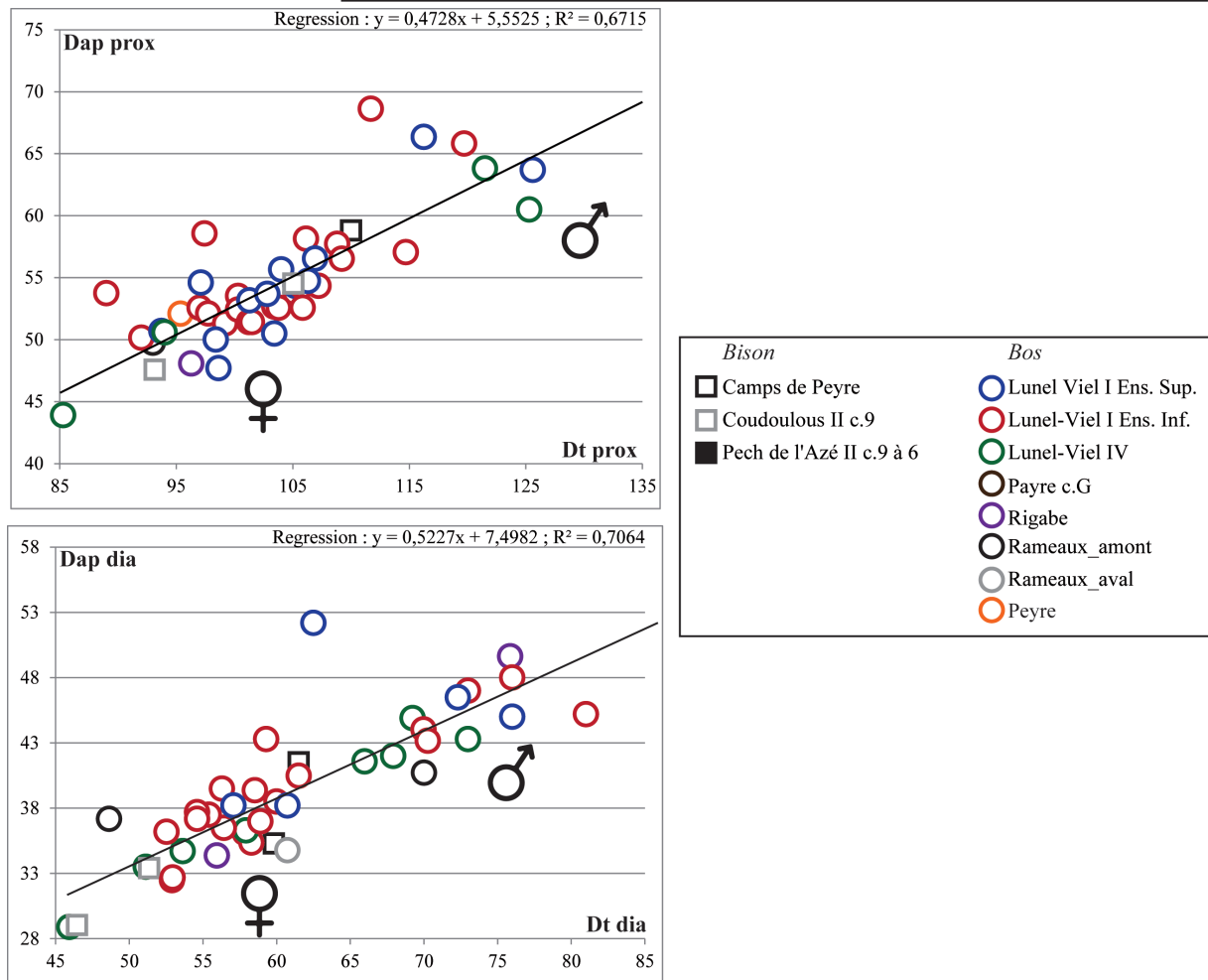


Figure 96 : Indice d'épaisseur de l'extrémité proximale (DT proximal et DAP proximal) en haut et de la diaphyse (DT diaphyse et DAP diaphyse) en bas des radius de bisons et d'aurochs étudiés. Les carrés représentent les *Bison* et les cercles, *Bos*.

Le radius permet une détermination sexuelle assez sûre (Shpansky et al., 2016). La comparaison de la largeur et de l'épaisseur de l'extrémité proximale et de la largeur et de l'épaisseur de la diaphyse permettent de séparer efficacement les mâles et les femelles (**Fig.96**). L'utilisation combinée de ces deux portions de l'os est nécessaire pour proposer une attribution à un maximum d'individus sans être trop limité par l'importante fragmentation des os.



c) *Carpiciens.*

Cent-quarante carpiens ont pu être étudiés (*Bison* : n=94 ; *Bos* : n=46) : 29 capitato-trapézoïdes (*Bison* : n=18 ; *Bos* : n=11), 21 hamatums (*Bison* : n=16 ; *Bos* : n=5) ; 15 pisiformes (*Bison* : n=9 ; *Bos* : n=6) ; 26 triquetrum (*Bison* : n=17 ; *Bos* : n=9), 25 scaphoïdes (*Bison* : n=18 ; *Bos* : n=7) et 24 lunatums (*Bison* : n=16 ; *Bos* : n=8) (Tabl. 36).

Seuls les capitato-trapézoïdes ont fait l'objet d'une attribution sexuelle. En effet, l'effectif des autres carpiens est trop réduit pour permettre une analyse biométrique.

Tableau 36 : Inventaire des os du carpe des bovinés par portion anatomique, site, taxon et sexes.

Os	Site	Taxon	Mâles		Femelles		Indéterminés		Total
			gauche	droit	gauche	droit	gauche	droit	
Capitato-trapézoïde	Camps-de-Peyre	<i>Bison</i>				1			1
	Payre c.G et F	<i>Bison</i>				2			2
	Coudoulous II c.9	<i>Bison</i>		1	6	6			13
	Payre c.D et E	<i>Bison</i>				2			2
	Total <i>Bison</i>			1	8	9			18
	Rameaux amont	<i>Bos</i>				2			2
	Payre c.G et F	<i>Bos</i>				1			1
	Pech de l'Azé II c.9à6	<i>Bos</i>	1	1	1	1			4
	Coudoulous II c.9	<i>Bos</i>	1	1					2
	Payre c.D et E	<i>Bos</i>	1						1
	Pech de l'Azé II c.4	<i>Bos</i>				1			1
Total <i>Bos</i>			3	2	3	3		11	
Hamatum	Camps-de-Peyre	<i>Bison</i>					1		1
	Pech de l'Azé II c.9à6	<i>Bison</i>					1		1
	Coudoulous II c.9	<i>Bison</i>					5	9	14
	Total <i>Bison</i>						6	10	16
	Payre c.G et F	<i>Bos</i>					1		1
	Pech de l'Azé II c.9à6	<i>Bos</i>					1	2	3
	Peyre	<i>Bos</i>					1		1
Total <i>Bos</i>						3	2	5	
Pisiforme	Camps-de-Peyre	<i>Bison</i>					5	2	7
	Pech de l'Azé II c.9à6	<i>Bison</i>					1		1
	Payre c.D et E	<i>Bison</i>						1	1
	Total <i>Bison</i>						6	3	9
	Rameaux amont	<i>Bos</i>					1		1
	Pech de l'Azé II c.9à6	<i>Bos</i>					2	1	3
	Coudoulous II c.9	<i>Bos</i>						1	1
	Pech de l'Azé II c.4	<i>Bos</i>						1	1
Total <i>Bos</i>						3	3	6	
Triquetrum	Camps-de-Peyre	<i>Bison</i>						1	1
	Payre c.G et F	<i>Bison</i>					1		1
	Pech de l'Azé II c.9à6	<i>Bison</i>					1		1
	Coudoulous II c.9	<i>Bison</i>					7	6	13
	Pech de l'Azé II c.4	<i>Bison</i>					1		1
	Total <i>Bison</i>						10	7	17
	Payre c.G et F	<i>Bos</i>					1		1
	Pech de l'Azé II c.9à6	<i>Bos</i>					2	3	5
	Coudoulous II c.9	<i>Bos</i>						1	1
	Payre c.D et E	<i>Bos</i>						1	1
Pech de l'Azé II c.4	<i>Bos</i>						1	1	
Total <i>Bos</i>						3	6	9	
Scaphoïde	Camps-de-Peyre	<i>Bison</i>						1	1
	Payre c.G et F	<i>Bison</i>					1	1	2
	Pech de l'Azé II c.9à6	<i>Bison</i>					1	1	2
	Coudoulous II c.9	<i>Bison</i>					6	7	13
	Total <i>Bison</i>						8	10	18
	Rameaux amont	<i>Bos</i>					2	1	3
	Pech de l'Azé II c.9à6	<i>Bos</i>					1	1	2
	Payre c.D et E	<i>Bos</i>						1	1
	Peyre	<i>Bos</i>					1		1
Total <i>Bos</i>						4	3	7	
Lunatum	Camps-de-Peyre	<i>Bison</i>						1	1
	Pech de l'Azé II c.9à6	<i>Bison</i>						1	1
	Coudoulous II c.9	<i>Bison</i>					7	7	14
	Total <i>Bison</i>						7	9	16
	Rameaux amont	<i>Bos</i>					1	1	2
	Pech de l'Azé II c.9à6	<i>Bos</i>					2	2	4
	Coudoulous II c.9	<i>Bos</i>						1	1
Payre c.D et E	<i>Bos</i>						1	1	
Total <i>Bos</i>						3	5	8	
Total <i>Bison</i>			3	1	8	9	37	39	94
Total <i>Bos</i>			3	2	3	3	16	19	46



- **Capitato-trapézoïde.**

En vue postérieure, la surface articulaire médiale (**Fig. 97**) est régulièrement très étendue chez *Bison* (Stampfli, 1963 ; McCuaig Balkill et Cumbaa, 1992 ; Auguste, 1995) et l'échancrure de l'articulation dorsale est souvent très marquée (McCuaig Balkill et Cumbaa, 1992). Chez *Bos*, la surface articulaire médiale est souvent plus raccourcie et l'échancrure de l'articulation dorsale est régulièrement assez émoussée.

La forme générale des capitato-trapézoïdes est carrée chez *Bison* et rectangulaire chez *Bos* (cf. annexe p. 68). L'indice de Bibikova (1965) permet de chiffrer cette morphologie : très souvent, l'indice des bisons est largement supérieur à 90 comme c'est flagrant à Camp-de-peyre.

La hauteur antérieure de l'os chez les bisons est particulièrement importante chez les mâles (cf. annexe p. 68) et dépasse les dimensions des aurochs comme le souligne Brugal (1983) (**Fig. 97**). La différence entre les femelles des deux taxons semble moins marquée.

Le critère proposé par McCuaig Balkill et Cumbaa (1992) concernant l'isolement régulier de la surface latérale sur la face postérieure chez *Bos* par rapport à *Bison* semble très peu fiable. En effet, 50% des capitato-trapézoïdes des bisons déterminés en fonction d'autres critères morphométriques (cf. *supra*) présentent également une surface isolée. Et 20% des capitato-trapézoïdes d'aurochs ont une facette fusionnée avec la facette médiale.

A partir de ces critères morphométriques, seuls des capitato-trapézoïdes de bisons ont été retrouvés à Camp-de-peyre tandis qu'à Pech de l'Azé II c. 9 à 4, l'Igüe des Rameaux-Amont et Payre c. D et E, ces os correspondent uniquement à *Bos*. Les deux taxons sont représentés à Coudoulous II c. 9 et Payre c. G et F.

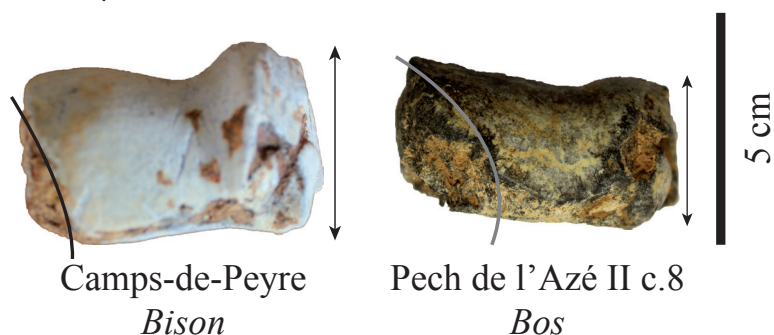


Figure 97 : Comparaison des caractéristiques morphologiques en vue postérieure des capitato-trapézoïdes gauches de *Bison* (Camp-de-peyre n°?) et de *Bos* (Pech de l'Azé II c.8 n°530)



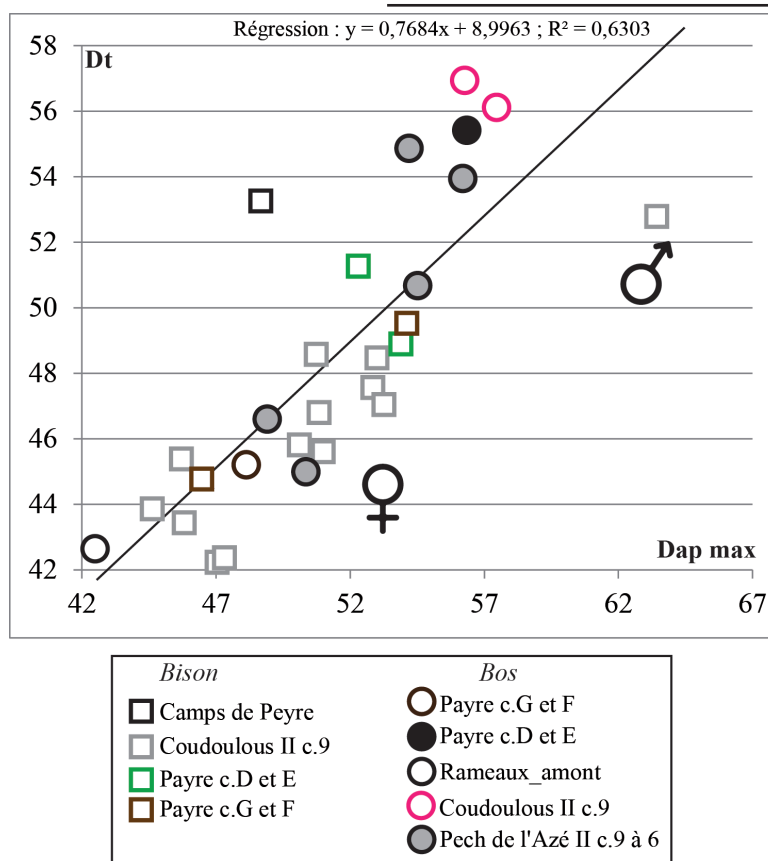


Figure 98 : Rapport de la largeur maximale des capitato-trapézoïde par rapport à leur longueur. Les carrés représentent les bisons et les ronds, les aurochs.

D'un point de vue métrique, il ne semble pas exister de réelles différences entre les bisons femelles (Fig. 98). A Coudoulous II c. 9, le capitato-trapézoïdes de mâle est de très grande taille par rapport à ceux des femelles. Pour les aurochs, les capitato-trapézoïdes de Pech de l'Azé II c. 9 à 6 et Coudoulous II c. 9 sont de taille plus importante que ceux des sites de Payre c. G à E, l'Igüe des Rameaux (Amont) et Pech de l'Azé II c. 4 (cf. annexe p. 68).

- **Hamatum**

En vue postérieure, l'extrémité ventrale est presque toujours droite sur ces os chez *Bison*. Chez *Bos*, elle est presque toujours appointée (Stampfli, 1963 ; McCuaig Balkill et Cumbaa, 1992).

Chez *Bison*, en vue antérieure, la portion médiale de l'extrémité dorsale forme régulièrement une ligne droite. Chez *Bos*, celle-ci est toujours incurvée (Bibikova, 1958 ; Stampfli, 1963 ; McCuaig Balkill et Cumbaa, 1992).

Les données métriques de l'hamatum n'apportent pas d'information d'ordre taxinomique (Auguste, 1995).



A partir de ces observations morphologiques, les hamatums de Camp-de-peyre et de Coudoulous II c. 9 ont été attribués à *Bison*. Ceux de Payre c. F et G et Peyre correspondent à *Bos*. Enfin, à Pech de l'Azé II c. 9 à 6, des hamatums des deux bovinés ont été observés (*Bison* : n=1 ; *Bos* : n=3).

- **Pisiforme**

Les différences entre *Bos* et *Bison* sur le pisiforme sont concentrées sur la facette articulaire. Chez *Bison* (Coudoulous II c.9, Payre c. D et E et Pech de l'Azé II c.9 à 6), la surface articulaire s'étend sur la face latérale tandis que chez *Bos* (Coudoulous II c. 9, Pech de l'Azé II c. 9 à 4 et l'Igue des Rameaux-Amont), elle reste très circonscrite (McCuaig Balkill et Cumbaa, 1992 ; Magniez, 2010).

Par ailleurs, la surface articulaire est souvent plus étirée en hauteur chez *Bison* par rapport à *Bos* (Laquay, 1981 ; Slott-Moller, 1990 ; Auguste, 1995). Ce critère ne semble pas constant et nécessiterait un effectif plus important, voire une distinction entre mâle et femelle pour se vérifier (cf. annexe p. 69).

- **Triquetrum**

Les critères morphologiques utilisés pour distinguer *Bos* et *Bison* sont tous concentrés sur la face médiale du triquetrum.

Chez *Bison*, les facettes articulaires sont quasiment toujours séparées par un large trou et par un sillon chez *Bos* (McCuaig Balkill et Cumbaa, 1992).

La facette articulaire répondant au pisiforme est très régulièrement allongée et plate chez *Bison* et pointue chez *Bos* (McCuaig Balkill et Cumbaa, 1992 ; Auguste, 1995).

La portion postérieure de l'extrémité proximale est toujours droite ou légèrement concave comme chez *Bison* et presque exclusivement convexe chez *Bos* (Stampfli, 1963 ; McCuaig Balkill et Cumbaa, 1992).

A partir de ces critères morphologiques, le triquetrum provenant de Camp-de-peyre a



été attribué à *Bison*. Celui de Payre c. D et E correspondrait à *Bos*. Enfin, les deux taxons, *Bos* et *Bison* ont été observés dans les autres gisements contenant des os triquetrum : Coudoulous II c. 9, Payre c. G à F et de Pech de l'Azé II c. 9 à 4.

- **Scaphoïde**

En vue proximale, l'extrémité proximale montre une protubérance postérieure forte et marquée chez *Bison*. Chez *Bos*, elle est beaucoup plus adoucie (McCuaig Balkill et Cumbaa, 1992).

En vue dorsale, chez *Bison*, l'extension latérale de la surface articulaire forme toujours un angle arrondi et, un angle droit chez *Bos* (McCuaig Balkill et Cumbaa, 1992).

Ces critères morphologiques permettent d'identifier *Bison* à Camp-de-peyre, Payre c. G à E et Coudoulous II c. 9 ; et *Bos* à l'Igüe des Rameaux-Amont et Peyre. A Pech de l'Azé II c. 9 à 6, les deux taxons ont été observés.

- **Lunatum**

Les critères morphologiques utilisés pour séparer les lunatums de *Bos* et de *Bison* sont tous concentrés sur la face ventrale de l'os.

Le bord latéral est toujours assez concave chez *Bos*. Chez *Bison*, cette concavité est presque absente et le bord est presque plat (Stampfli, 1963 ; McCuaig Balkill et Cumbaa, 1992).

La limite postéro-médiale est rectiligne à légèrement concave chez *Bison* tandis que chez *Bos*, elle est plus sinueuse (Stampfli, 1963 ; McCuaig Balkill et Cumbaa, 1992).

Les lunatum de *Bison* sont en moyenne plus hauts que larges et ceux des aurochs sont régulièrement beaucoup plus ramassés (Brugal, 1983). L'indice (cf. annexe p. 71) comparant la largeur proximale à la hauteur maximale permet de séparer efficacement les lunatum de bisons (indice souvent supérieur à 100) des aurochs (indice souvent inférieur à 100).



L'utilisation combinée de critères morphologiques et métriques permettent de signaler la présence de *Bison* à Camp-de-peyre et celle de *Bos* à l'Igüe des Rameaux-Amont et Payre c. D et E. A Coudoulous II c. 9 et Pech de l'Azé II c. 9 à 6, les deux taxons sont présents.

d) *Métacarpiens III-IV.*

Nous avons étudié cent seize métacarpiens III-IV (Tabl. 37). Quatorze attribués à *Bison* proviennent de sites datés de la fin du stade isotopique 7 et du stade 6. Cent-deux correspondent à des aurochs et proviennent en grande majorité du site de Lunel-Viel (n = 75). Les métacarpes des gisements de Payre et de Pech de l'Azé II sont particulièrement fragmentaires.

Site	Mâles			Femelles			Total
	Gauche	Droit	Indet.	Gauche	Droit	Indet.	
BISON							
Payre c.G et F						2	2
Suard				1			1
Pech de l'Azé II c.9à6						2	2
Coudoulous II c.9	2	1		3	3		9
Total <i>Bison</i>	2	1		4	3	4	14
BOS							
Rameaux_aval	1			2			3
Rameaux_ament				2	3		5
Lunel-Viel I	8	10		25	16		59
Lunel-Viel IV	1	4		6	5		16
Payre c.G et F						1	1
Rigabe	1	3		1	6		11
Coudoulous II c.9	1	1					2
Payre	1	1	1			2	5
Total <i>Bos</i>	13	19	1	36	30	3	102
Total bovinés	15	20	1	40	33	7	116

Tableau 37 : Inventaire des métacarpes d'aurochs et de bisons étudiés en fonction de leur espèce, leur sexe et leur latéralisation.

Les métapodes de bovinés ont fait l'objet de nombreuses études et sont porteurs de nombreux caractères permettant de distinguer *Bos* et *Bison* (Schertz, 1936a ; 1936b ; Brugal, 1983 ; McCuaig Balkwill et Cumbaa, 1992).



- **Extrémité Proximale.**

En vue proximale, la surface articulaire est globalement rectangulaire chez les deux taxons, plus chez *Bos* que chez *Bison* qui montre des formes plus adoucies. Plusieurs auteurs (Schertz, 1936a ; Bibikova, 1958) ont noté que la surface pour le capitato-trapézoïde est de forme carrée chez *Bos* et trapézoïdale chez *Bison*, mais d'autres soulignent l'existence de variations très importantes (Reynolds, 1939 ; Lehmann, 1949 ; Auguste, 1995). La morphologie du bord postéro-latéral de la surface pour l'hamatum varie entre les taxons sans constituer un caractère déterminant (Brugal, 1983 ; McCuaig Balkwill et Cumbaa, 1992) : elle est souvent arrondie chez *Bos* et pointue chez *Bison* (Reynolds, 1939 ; Bibikova, 1958 ; Brugal, 1984). Sur les métacarpiens III-IV étudiés, elle est toujours arrondie sur les métacarpiens attribués à *Bos* (Coudoulous II, Peyre, l'Igue des Rameaux et Rigabe ; n=17) et toujours pointue sur ceux de *Bison* (Coudoulous II et Suard ; n=10).

Seuls les métacarpiens III du site de Rigabe présentent des renflements très marqués à l'emplacement du métacarpien II. Ils ont été par ailleurs observés sur les *B. primigenius* de Lunel-Viel (Brugal, 1983) et de Biach-Saint-Vaast (Auguste, 1995). Un fort renflement à l'emplacement du métacarpien V est visible sur un métacarpe III-IV de Peyre (n°122) et un de l'Igue des Rameaux-Aval (n° ?). Cette morphologie est extrêmement rare chez *Bison* (Fernandez, 2006). A Rigabe, trois des métacarpiens III-IV (n°75, 132 et 687) et à l'Igue des Rameaux-Amont, un métacarpe, présentent des facettes bien développées pour le métacarpien vestigial V en position latéro-postérieure sur l'extrémité proximale (Fig. 99). Ce caractère n'a été observé que chez *Bos* (Reynolds, 1939), à Biache-Saint-Vaast notamment (Auguste, 1995).

Figure 99 : Présence de facette pour le métacarpien V sur la face palmaire des métacarpiens III-IV d'aurochs (gauche, Rameaux-Aval n°? et droit, Rigabe n°687)



- **Extrémité distale.**

Sur l'extrémité distale, plusieurs auteurs (Schertz, 1936a ; 1936b ; Reynolds, 1939 ; Lehman, 1949 ; Wernert, 1957 ; Chauviré, 1962 ; Delpech, 1972 ; Brugal, 1983 ; Guérin et Valli, 2000) ont observé des différences morphologiques importantes au niveau des tubercules sus-articulaires distaux (**Fig. 100**) : chez *Bos*, les bords médial et latéral divergent régulièrement et nettement de la diaphyse distale, tandis que chez *Bison*, les tubérosités sus-articulaires sont très marquées et égalent pratiquement en largeur l'extrémité distale. Delpech (1972) propose un indice : $DT_{susart}/DT_{dist} \times 100$ permettant d'estimer l'élargissement des tubercules par rapport à l'extrémité distale et par conséquent, de comparer métriquement les individus entre eux (**Fig. 101**). Ce critère est considéré comme particulièrement robuste (Auguste, 1995) sans être complètement absolu (Brugal, 1983 ; Massaud, 1984).

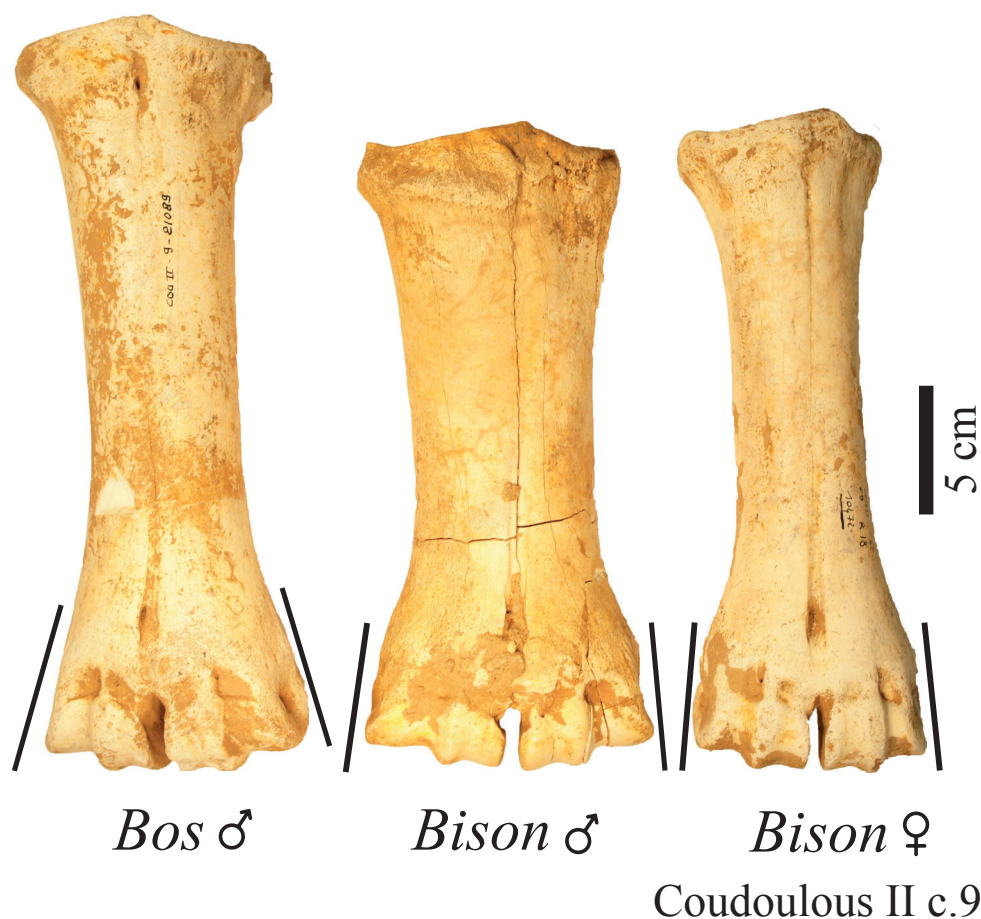


Figure 100 : Comparaison de la morphologie générale de l'extrémité distale des métacarpiens III-IV d'aurochs et de bisons (mâles et femelles) de la couche 9 de Coudoulous II (aurochs mâle : droit, n°20583 ; bison mâle : gauche, n°Q21-1015 ; bison femelle : gauche, n°10472)



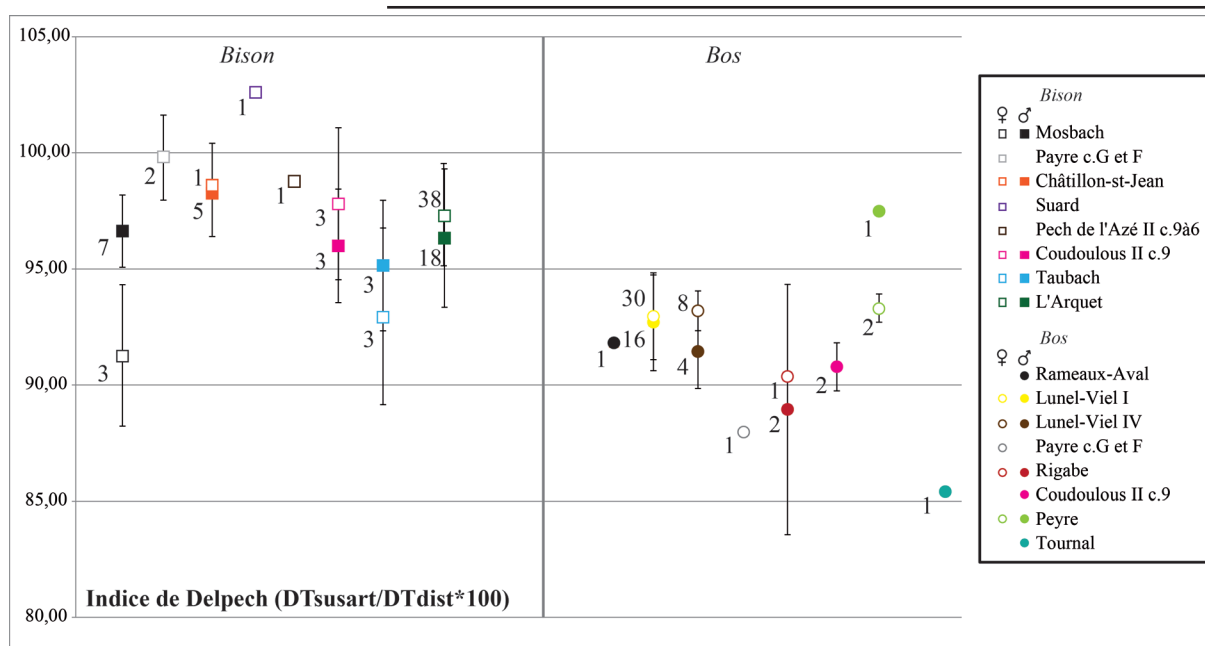


Figure 101 : Comparaison des « indices de Delpech » calculés sur l'échantillon étudié et sur différents gisements pléistocènes de comparaisons. Les bisons (carrés) sont situés à gauche et les aurochs (ronds) à droite. Les formes pleines correspondent à l'indice mesuré sur les mâles et les formes évidées à celui calculé sur les femelles. Les chiffres à côté des points correspondent aux effectifs.

L'indice sépare bien les différentes populations d'aurochs et de bisons (**Fig. 101**), ces derniers ont un indice toujours bien supérieur à 90 et dépasse couramment 95. Cet état de fait est particulièrement flagrant dans les sites où les deux formes sont présentes en même temps comme à Payre c. G et F ou Coudoulous II c. 9. Il faut souligner par ailleurs, que ces différences morphologiques semblent strictement corrélées au taxon étant donné qu'aucune tendance liée au sexe n'a pu être observée. En effet, les valeurs des femelles et des mâles peuvent être égales ou distinctes en faveur d'un sexe ou l'autre sans motif particulier.

La robustesse de la diaphyse permet de déterminer le sexe des individus à partir des métacarpiens III-IV de *Bos* et de *Bison*. Pour les deux bovinés, le calcul du ratio du diamètre diaphysaire par rapport à la longueur totale de l'os (ou l'indice d'Arambourg, 1958) conduit à une détermination sûre (Magniez, 2010 ; Shpansky et al., 2016). Dans le cas présent, nous avons choisi de comparer la largeur à l'épaisseur de la diaphyse afin de réunir davantage d'individus. En moyenne, les indices des mâles sont supérieurs à ceux des femelles (**Fig. 102**).



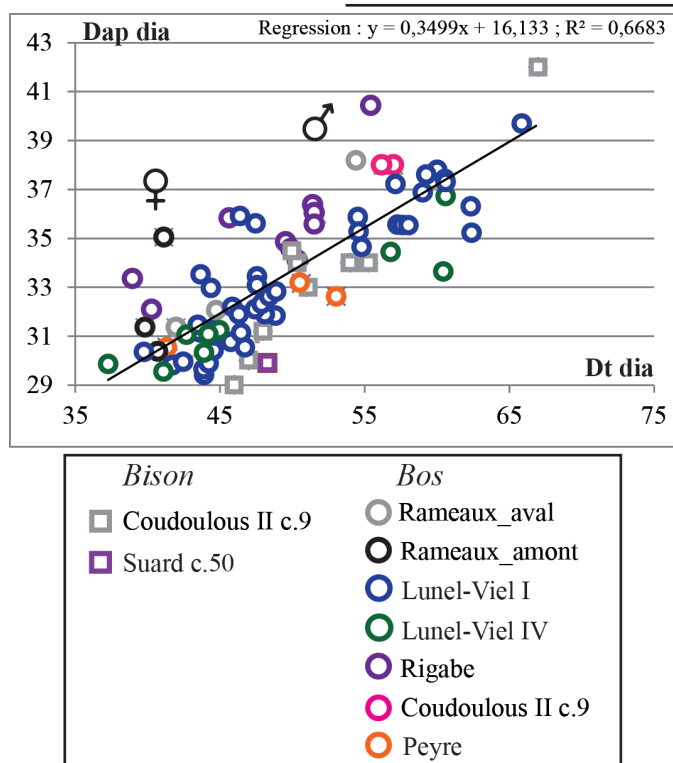


Figure 102 : Rapport de la largeur maximale des métacarpiens III-IV par rapport à leur épaisseur. Les carrés représentent les bisons et les ronds, les aurochs.

- **Les métacarpiens III-IV des aurochs**

Les mesures prises sur les métacarpiens III-IV des aurochs étaient bien souvent incomplètes en raison de la fragmentation des os (cf. annexe p. 76 à 78). Ces lacunes étaient trop nombreuses pour pouvoir comparer ces os à l'aide du VSI* ou de tout autre test statistique. Le diagramme de Simpson est moins puissant, mais permet de comparer des données même incomplètes sur un même graphique (**Fig. 103**).



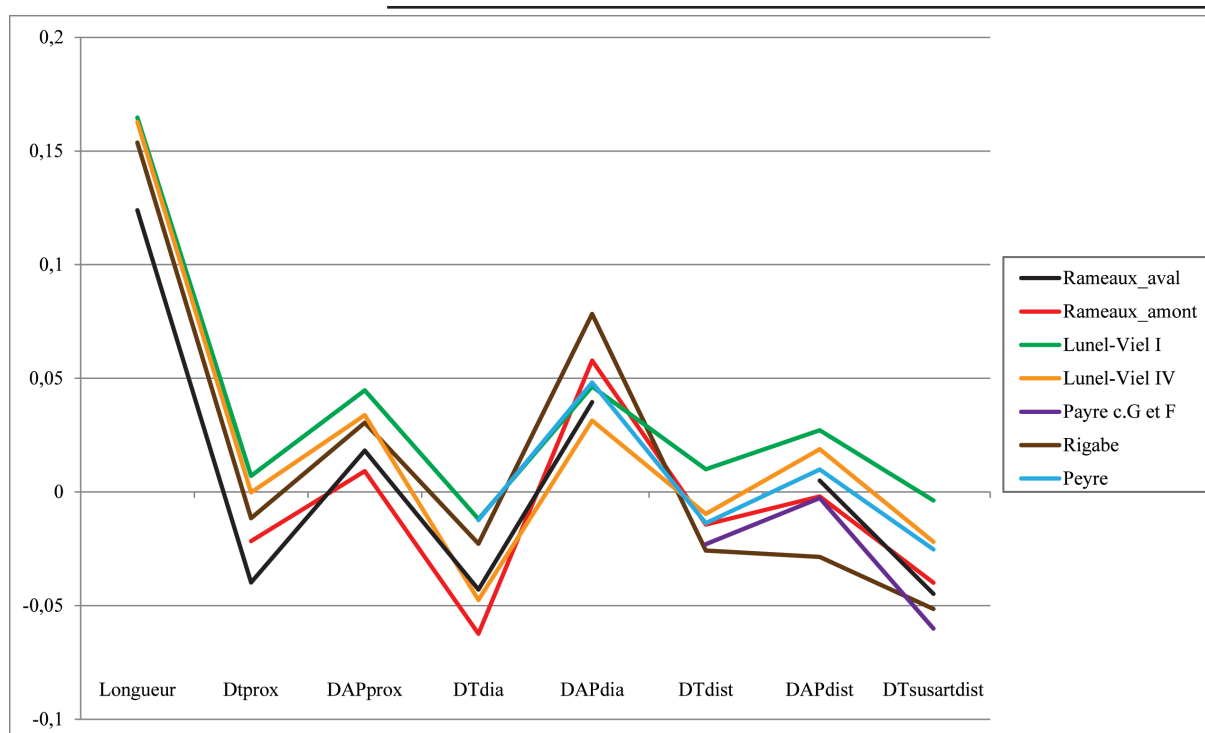


Figure 103 : Diagramme de Simpson des dimensions moyennes des métacarpiens III-IV de *Bos primigenius* femelles. Référence 0 : *Syncerus caffer*.

A Coudoulous II c.9, seuls des métacarpiens III-IV de mâles ont été retrouvés (cf. annexe p. 76 à 77) : leurs dimensions sont très importantes et dépassent celles de tous les autres gisements excepté Tournal. Les métacarpiens III-IV (**Fig. 103**) d'aurochs femelles de l'Igüe des Rameaux-Aval sont de petite taille ; ceux de l'Igüe des Rameaux-Amont semblent encore plus petits excepté sur l'épaisseur de la diaphyse, particulièrement développée dans cette population. Les aurochs femelles de Rigabe sont de plus grande taille : ils égalent pratiquement les dimensions de Lunel-Viel, mais se distinguent des autres populations par l'épaisseur de la diaphyse très développée et l'extrémité distale particulièrement faible. A Peyre, les dimensions du métacarpiens III-IV sont assez robustes au niveau de la diaphyse, tandis que l'extrémité distale est proportionnellement assez faible par rapport à la section médiane en comparaison avec les aurochs de Lunel-Viel. Seule l'extrémité distale est documentée pour les métacarpiens III-IV de Payre : ses dimensions sont assez faibles. Les courbes des métacarpiens III-IV d'aurochs femelles de Lunel-Viel sont presque toujours bien parallèles suggérant une grande proximité morphologique. Celle-ci a été évaluée à l'aide d'un test de Kruskal-Wallis (**Tabl. 38**) qui n'a montré aucune différence significative. Les bovinés de Lunel-Viel I (ensemble supérieur et inférieur) et de Lunel-Viel IV correspondent



donc à une population métriquement et statistiquement homogène où les aurochs de Lunel-Viel IV auraient des métacarpiens légèrement plus graciles que ceux de la grotte I.

Site	Mesure	Test	P-value
Lunel-Viel I_inf - Lunel-Viel_IV	Longueur	Kruskal-Wallis	0,77
Lunel-Viel I_sup - Lunel-Viel_IV	Longueur	Kruskal-Wallis	0,95
Lunel-Viel I_sup - Lunel-Viel_inf	Longueur	Kruskal-Wallis	0,67
Lunel-Viel I_inf - Lunel-Viel_IV	DTprox	Kruskal-Wallis	0,97
Lunel-Viel I_sup - Lunel-Viel_IV	DTprox	Kruskal-Wallis	0,98
Lunel-Viel I_sup - Lunel-Viel_inf	DTprox	Kruskal-Wallis	0,90
Lunel-Viel I_inf - Lunel-Viel_IV	DAPprox	Kruskal-Wallis	0,86
Lunel-Viel I_sup - Lunel-Viel_IV	DAPprox	Kruskal-Wallis	0,86
Lunel-Viel I_sup - Lunel-Viel_inf	DAPprox	Kruskal-Wallis	1,00
Lunel-Viel I_inf - Lunel-Viel_IV	DTdia	Kruskal-Wallis	0,99
Lunel-Viel I_sup - Lunel-Viel_IV	DTdia	Kruskal-Wallis	0,39
Lunel-Viel I_sup - Lunel-Viel_inf	DTdia	Kruskal-Wallis	0,54
Lunel-Viel I_inf - Lunel-Viel_IV	DAPdia	Kruskal-Wallis	0,99
Lunel-Viel I_sup - Lunel-Viel_IV	DAPdia	Kruskal-Wallis	0,83
Lunel-Viel I_sup - Lunel-Viel_inf	DAPdia	Kruskal-Wallis	0,82
Lunel-Viel I_inf - Lunel-Viel_IV	DTmax dist	Kruskal-Wallis	1,00
Lunel-Viel I_sup - Lunel-Viel_IV	DTmax dist	Kruskal-Wallis	0,25
Lunel-Viel I_sup - Lunel-Viel_inf	DTmax dist	Kruskal-Wallis	0,44
Lunel-Viel I_inf - Lunel-Viel_IV	DAPdist	Kruskal-Wallis	0,83
Lunel-Viel I_sup - Lunel-Viel_IV	DAPdist	Kruskal-Wallis	0,74
Lunel-Viel I_sup - Lunel-Viel_inf	DAPdist	Kruskal-Wallis	1,00
Lunel-Viel I_inf - Lunel-Viel_IV	DTsusart dist	Kruskal-Wallis	0,96
Lunel-Viel I_sup - Lunel-Viel_IV	DTsusart dist	Kruskal-Wallis	0,42
Lunel-Viel I_sup - Lunel-Viel_inf	DTsusart dist	Kruskal-Wallis	0,47

Tableau 38 : Résultat du test de Kruskal-Wallis mené sur les métacarpiens III-IV de Lunel-Viel I ensemble supérieur, Lunel-Viel I ensemble inférieur et Lunel-Viel IV.

La robustesse des différentes populations étudiées a été évaluée à l'aide de l'indice d'Arambourg ($DTdia/Longueur \times 100$) en considérant séparément les mâles et les femelles (**Fig. 104**).



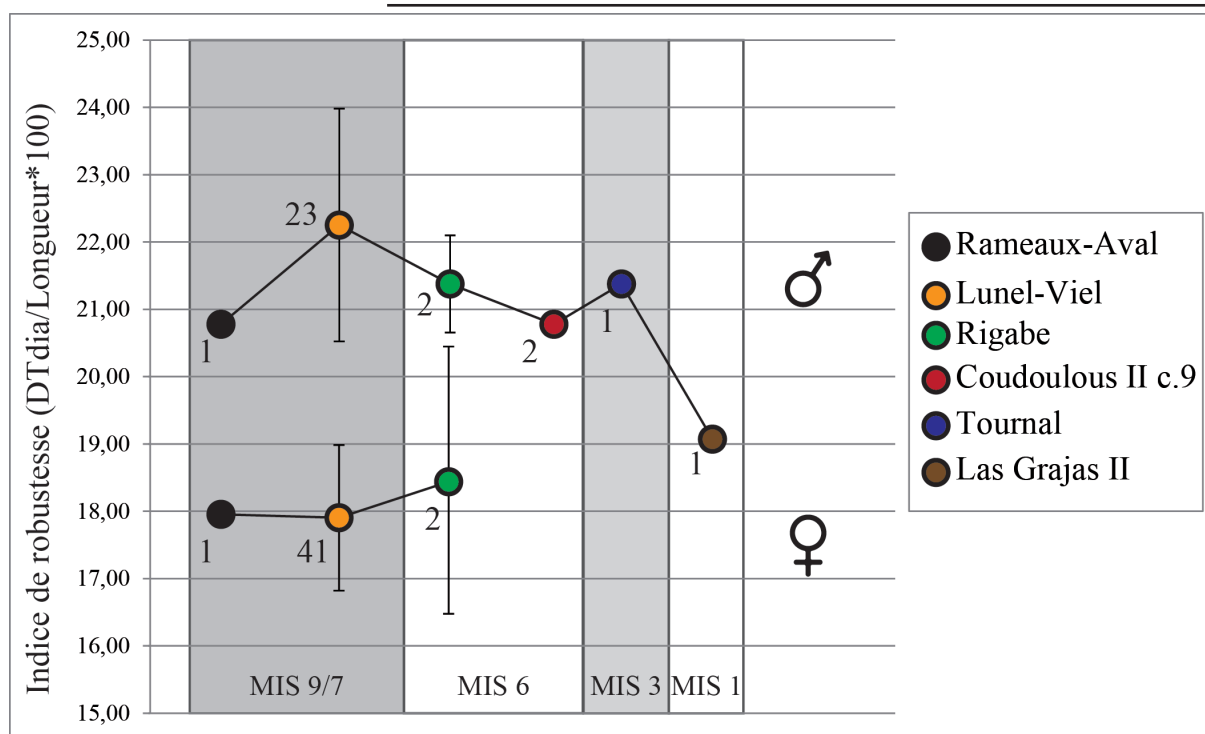


Figure 104 : Indice de robustesse des métacarpiens III-IV des aurochs du Pléistocène moyen et supérieur en fonction de leur sexe. Les chiffres à côté des points correspondent aux effectifs.

Les aurochs de l'igüe des Rameaux-Aval et de Coudoulous II c. 9 (mâles) se distinguent des autres par leur gracilité, sans atteindre les dimensions très réduites du site holocène de Las Grajas II. En revanche, les *Bos* de Lunel-Viel (femelles et mâles) et de Rigabe (femelles) sont beaucoup plus robustes. La distinction entre les *Bos* de Lunel-Viel et de l'igüe des Rameaux est moins évidente pour les femelles. Il est intéressant de noter que les aurochs mâles et femelles se séparent toujours très bien sur l'indice de robustesse sans qu'il n'existe même un chevauchement entre les deux sexes.

L'étude des métacarpiens III-IV des aurochs a permis de constater les importantes variations de gabarit que connaît cet animal tout au long du Pléistocène. A Rigabe (MIS 6) par exemple, les métacarpiens sont conséquemment plus longs et larges qu'à l'igüe des Rameaux (MIS 9), tandis qu'à Coudoulous II c. 9 (MIS 6), ils sont allongés mais moins robustes. La relation entre la fluctuation du gabarit de l'aurochs, son alimentation et son environnement seront discutées en conclusion.



• Les métacarpiens III-IV des bisons

A la fin du Pléistocène moyen, deux espèces de bisons sont connues : *Bison schoetensacki* et *Bison priscus*. Le premier est remplacé graduellement par le second et ne semble pas perdurer après le milieu du Pléistocène moyen (Brugal et Fosse, 2005). A la fin du Pléistocène supérieur, *B. priscus* est à son tour remplacé par *B. bonasus* (Massilani et al., 2016 ; Soubrier et al., 2016). La taille des représentants des *Bison priscus* diminue au cours du temps. Compte tenu de cette tendance, ce taxon a été subdivisé en plusieurs sous-espèces chrono-morphologiques (Brugal, 1999) : *B. p. priscus* (de grande taille, début du Pléistocène moyen), *B. p. mediator* (de taille moyenne, de la fin du Pléistocène moyen) et *B. p. minor* (de petite taille, au Pléistocène supérieur). Sher (1997b) puis Brugal et Fosse (2005) ont montré que la comparaison métrique (DTdistal/L du métacarpe*100 par rapport à la longueur totale du métacarpe) des métacarpiens III-IV discriminait bien les différentes espèces de *Bison* (Fig. 105).

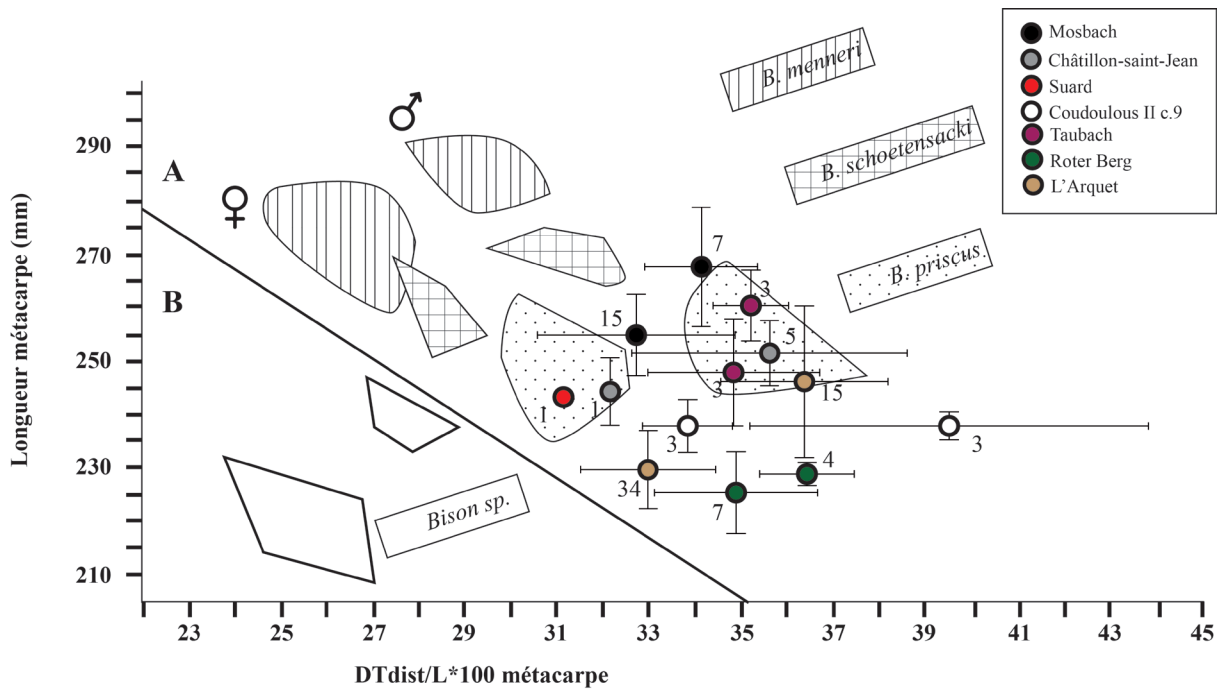


Figure 105 : Ostéométrie comparée du genre *Bison* (femelles et mâles) provenant des principaux gisements plio-pléistocènes d'Europe occidentale (redessiné d'après Sher, 1997b et Brugal et Fosse, 2005). Les moyennes des sites étudiés et des sites de comparaison sont représentées avec leur écart-types. Les chiffres à côté des points correspondent aux effectifs.



Les données de *B. priscus* représentées sur la **figure 105** correspondent à des individus du début du Pléistocène moyen (Mosbach) et à la sous-espèce de grande taille : *B. p. priscus*. Les dimensions des métacarpiens III-IV des sites étudiés correspondent à celles de de *B. priscus* ou sont inférieures à ce dernier. Dans les sites du Pléistocène supérieur de Roter Berg (*Bison priscus* sp.), l'Arquet (*B. p. minor*) – et exception faite des bisons de Taubach (*Bison p. gigas*) qui seraient issus d'une migration orientale (Brugal, 1999) – les bisons ont des métacarpiens III-IV de taille assez réduite, cohérente avec les connaissances sur l'évolution de *B. priscus* en Europe occidentale. Le métacarpien III-IV de l'abri Suard a des dimensions moyennes : inférieures à celles de Mosbach et Sussenborn et assez proches des femelles de la fin du Pléistocène moyen de Châtillon-Saint-Jean. Les métacarpiens III-IV de Coudoulous II c. 9 ont une taille intermédiaire entre ceux des bisons du Pléistocène moyen et du Pléistocène supérieur.

Les métacarpiens III-IV de Coudoulous II c. 9 et de Suard étaient complets et ont permis de les comparer métriquement à l'aide du VSI* à des bisons de gisements du Pléistocène moyen et supérieur (**Fig. 106**). Les métacarpiens de Payre c. G et F et de Pech de l'Azé II c. 9 à 6 étaient trop fragmentées et n'ont pu être analysé qu'à travers un diagramme de Simpson (**Fig. 107**).

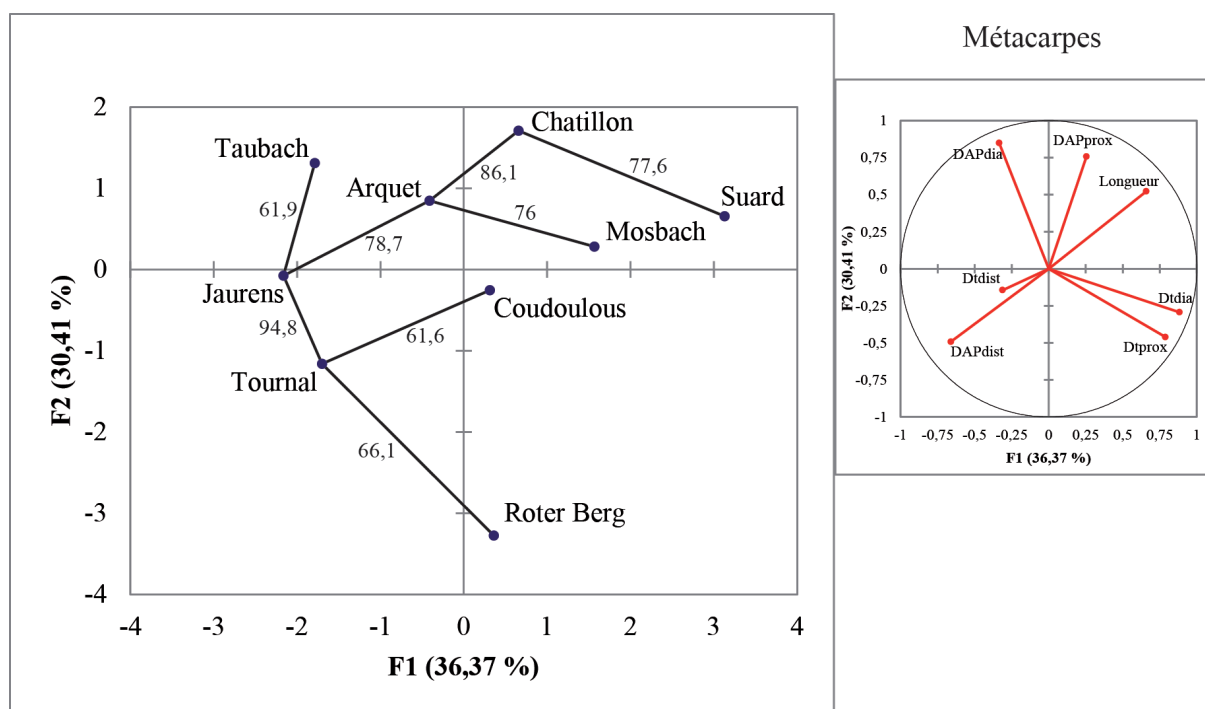


Figure 106 : VSI* sur les mesures des métacarpiens III-IV des bisons femelles du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *Syncerus caffer*.



L'analyse en composantes principales représente 66,78% de la variabilité totale de l'échantillon dont 36,37% sur l'axe 1 et 30,41% sur l'axe 2 (**Fig. 106**). Le premier axe est construit en fonction de l'importance des mesures d'épaisseur (DAP) de la diaphyse, d'épaisseur de l'extrémité proximale et de la longueur. Le deuxième axe correspond à l'opposition entre la largeur (DT) de la diaphyse et de l'extrémité proximale d'un côté à la largeur distale et épaisseur distale de l'autre côté. Les sites de Coudoulous II c. 9, Mosbach, Suard, Châtillon, l'Arquet et Taubach ont des os plus longs et s'opposent en cela au groupe de Jaurens, Tournal et Roter Berg. Les métacarpes de Taubach et de Châtillon ont une diaphyse et une extrémité proximale particulièrement massive. Les métacarpiens III-IV de Châtillon, Suard, Mosbach, Coudoulous II et Roter Berg présentent une diaphyse et une extrémité proximale très large tandis qu'à Taubach, l'Arquet, Jaurens et Tournal, c'est l'extrémité distale qui est proportionnellement la plus puissante.

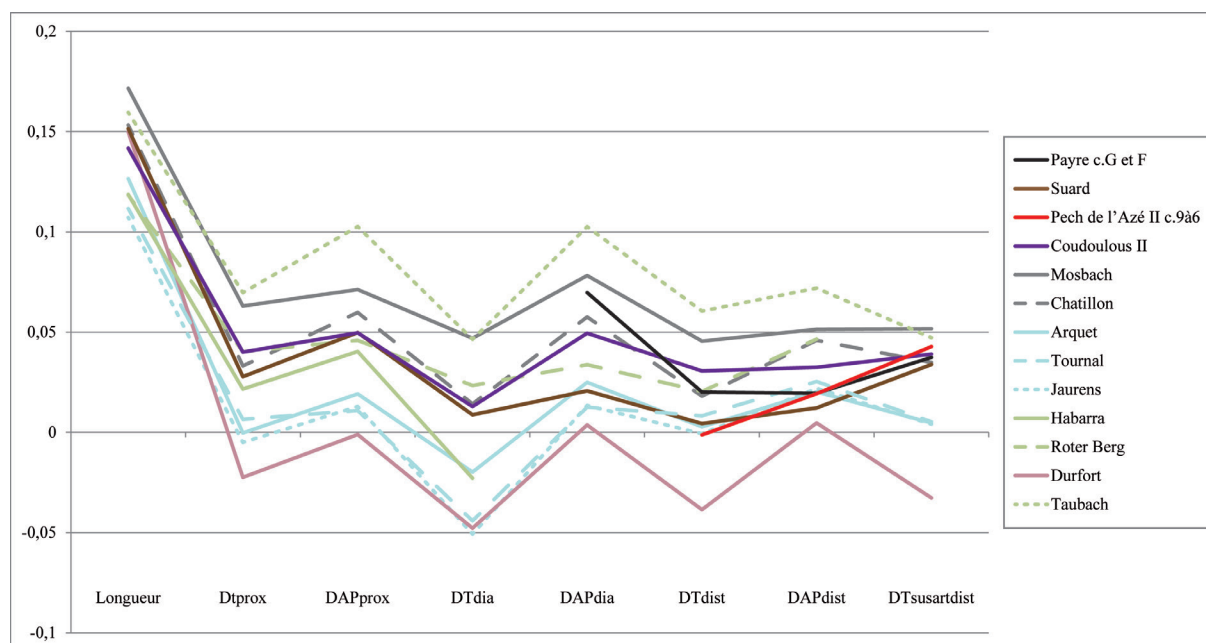


Figure 107 : Diagramme de Simpson des dimensions moyennes des métacarpiens III-IV de *Bison priscus* femelles. Référence 0 : *Syncerus caffer*.

Les métacarpiens III-IV de Payre c. G et F et de Pech de l'Azé II c. 9 à 6 ne sont représentés que par leurs extrémités distales (**Fig. 107**). A Payre, les dimensions sont importantes et rappellent celles de Châtillon-Saint-Jean. La diaphyse est épaisse et l'extrémité distale assez réduite dans des proportions assez similaires à celles des bisons de Mosbach. A Pech de l'Azé II c. 9 à 6, à la fois la taille et la morphologie sont proches des métacarpes des bisons du site de Suard. En effet, l'extrémité distale est en elle-même peu développée à l'inverse des tubercules sus-articulaires



distaux.

Les proportions des métacarpiens III-IV de Payre et de Pech de l'Azé se rapprochent surtout de *Bison priscus* et se distinguent du *Bison schoetensacki* de Durfort (**Fig. 107**).

A partir de l'analyse des métacarpiens III-IV, les bisons de Payre c. G et F, Suard, Pech de l'Azé II c. 9 à 6 et Coudoulous II c.9 correspondent à l'espèce *Bison priscus*. En terme de taille, ils se rapprochent surtout du bison de la fin du Pléistocène moyen de Châtillon-Saint-Jean, et occupent donc une place médiane entre les gros bisons du début du Pléistocène moyen, *B. p. priscus* et les petits bisons du Pléistocène supérieur, *B. p. minor*. Ils peuvent donc être rapprochés de la chrono-sous-espèce *Bison priscus mediator*. Néanmoins, leur gabarit varie légèrement d'un gisement à l'autre : le bison de Suard est un peu plus grand que celui de Coudoulous II c. 9, mais d'une robustesse égale (**Fig. 107**). Le bison de Payre devait être beaucoup plus puissant étant donné l'importance de l'épaisseur de la diaphyse de ces métacarpiens III-IV.

Au cours du Pléistocène moyen et supérieur, les bisons mâles en particulier connaissent des variations de gabarit significatives (**Fig. 108**) liées à des facteurs climatiques, environnementaux et comportementaux. Le dimorphisme sexuel est ainsi nettement moins important chez les bisons des stades isotopiques tempérés par rapport à leurs homologues des stades glaciaires.

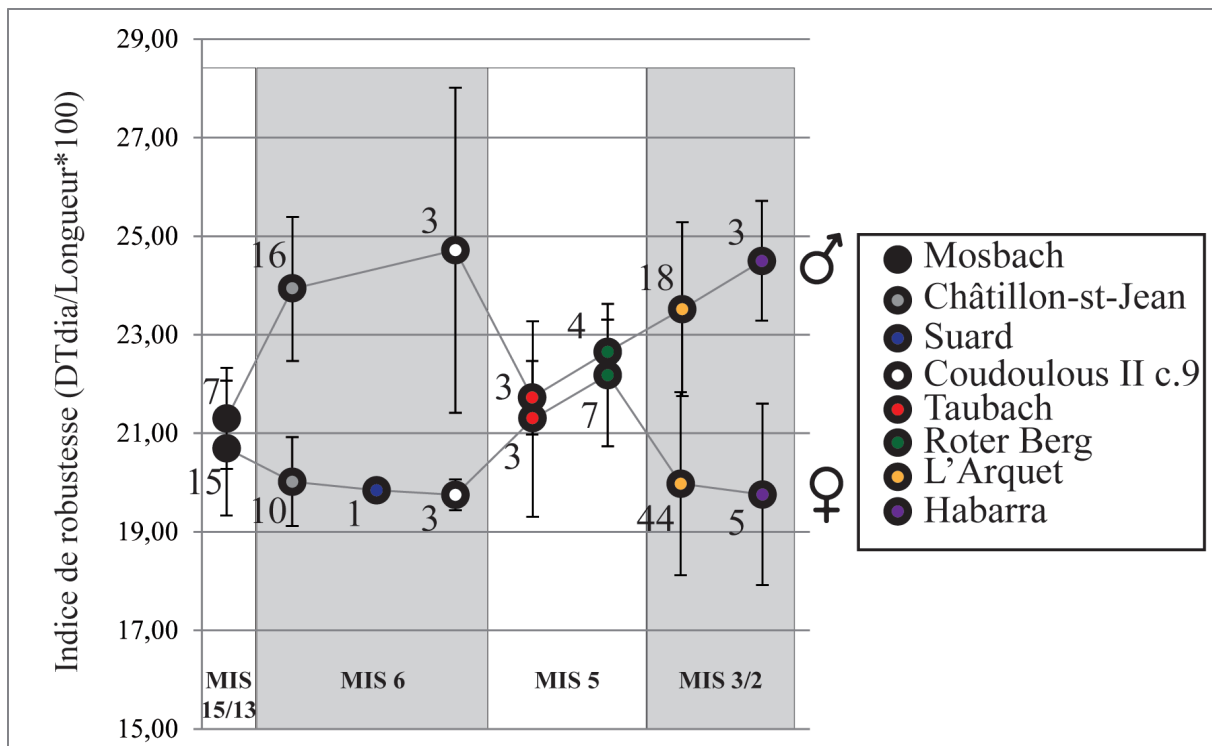


Figure 108 : Indice de robustesse des métacarpiens III-IV des bisons du Pléistocène moyen et supérieur en fonction de leur sexe. Les chiffres à côté des points correspondent aux effectifs.



e) Tibias.

Quatre-vingt-dix-huit tibias, le plus souvent fragmentés et surtout représentés par des extrémités distales ont été étudiés. Trente ont été attribués à *Bison* selon des critères morphologiques et soixante-huit à *Bos*, dont quarante-trois proviennent du seul site de Lunel-Viel (Tabl. 39).

Site	Mâles		Femelles		Indeterminés		Total
	Gauche	Droit	Gauche	Droit	Gauche	Droit	
BISON							
Camps-de-Peyre		3	2	1			6
Payre c.G et F					3	2	5
Suard			1				1
Pech de l'Azé II c.9à6					1	1	2
Combe-Grenal c.63à56					1		1
Coudoulous II c.9	2		4	9			15
Total Bison	2	3	7	10	5	3	30
BOS							
Rameaux_aval			1	2			3
Rameaux_amont	2	2		2			6
Lunel-Viel I Ens. Sup.	1		4	7			12
Lunel-Viel I Ens. Inf.	3	1	5	13			22
Lunel-Viel IV	1	1	4	3			9
Payre c.G et F					1		1
Rigabe	1	2	3	1			7
Suard					1		1
Pech de l'Azé II c.9à6					1	1	2
Coudoulous II c.9		1					1
Payre c.E et D						1	1
Peyre	1	1	1				3
Total Bos	9	8	18	28	3	2	68
Total bovinés	11	11	25	38	8	5	98

Tableau 39 : Inventaire des tibias d'aurochs et de bisons étudiés en fonction de leur espèce, leur sexe et leur latéralisation.

- **Extrémité proximale (Fig. 109).**

La détermination taxinomique entre les genres *Bos* et *Bison* des tibias à partir de l'extrémité proximale est considérée comme fiable (Olsen, 1960 ; Brugal, 1983 ; McCuaig Balkwill et Cumbaa, 1992 ; Auguste, 1995). Malheureusement, seuls six tibias sont suffisamment bien conservés sur cette portion pour permettre des observations.



La surface articulaire latérale est toujours très développée dans le sens dorso-plantaire mais sur quatre d'entre eux (Camp-de-peyre, n° ? ; Coudoulous II c. 9 : n°913, 922 et 1026) elle se termine du côté plantaire par un bord pointu comme souvent chez *Bison* (Olsen, 1960 ; McCuaig Balkwill et Cumbaa, 1992). Sur les deux autres (Coudoulous II c. 9 : n°1 ; Payre c. G et F : n°414), le bord est arrondi rappelant les aurochs (Olsen, 1960 ; McCuaig Balkwill et Cumbaa, 1992).

Sur deux des tibias (Coudoulous II c. 9 : n°1 ; Payre c. G et F : n°414) une protubérance longitudinale correspondant à la fibula vestigiale se dessine sur le condyle latéral typique de ce que l'on connaît chez *Bos*. Sur les quatre autres (Camp-de-peyre, n° ? ; Coudoulous II c. 9 : n°913, 922 et 1026), elle est complètement absente comme on peut l'observer chez *Bison* (McCuaig Balkwill et Cumbaa, 1992).



Camps-de-Peyre
Bison

Coudoulous II
Bos

Figure 109 : Vue antérieure des tibias droits de bisons et d'aurochs de Camp-de-peyre (n°?) et Coudoulous II c.9 (n°1)



- **Extrémités distales.**

Les extrémités distales de tibias étaient beaucoup plus nombreuses et comptent plusieurs critères morphologiques permettant de distinguer *Bos* de *Bison*.

En vue plantaire, la coulisse du muscle *flexor digitalis longus* est plus ou moins bien exprimée : elle est à peine visible sur certains tibias (Camp-de-peyre : n° ? et 78 ; Payre c. G et F : n°823), complètement absente sur d'autres (Coudoulous II c. 9 : n°10125, 10820, 21713, 22060, 913, 933, NC et 22163 ; Pech de l'Azé II c. 9 à 6 : n°52 et 352) et, au contraire, très marquée sur d'autres (Payre : n°414 ; Peyre : n°239, 131, 116 ; Rameaux-Amont : n°18 ; Rigabe : n° ?, 118, 1016, 1027, 92 et 829). Chez *Bison* cette coulisse est très peu marquée voire absente tandis que chez *Bos* elle est toujours très bien exprimée (Olsen, 1960 ; Brugal, 1983) (**Fig. 110**).

La morphologie de la facette articulaire dorsale pour la malléole se décline en deux versions : sur certains tibias (Camp-de-peyre : n° ?, ? et 78 ; Combe-Grenal c. 63 à 56 : n°51 ; Coudoulous II c. 9 : n°10125, 10820, 21713, 22060, 913, 933, NC et 22163 ; Payre c. G et F : n°211, 593, 925 et 754 ; Suard : n° ? ; Payre c. D et E : n°53) elle est arrondie, bombée et s'incline côté dorsal comme cela a déjà été décrit pour *Bison*. Sur d'autres, elle est plate et oblique du côté latéral (Payre c. G et F : n°414 ; Pech de l'Azé II c. 9 à 6 : n°28 et 183 ; Peyre : n°239, 131 et 116 ; Rameaux-Aval : n° ? ; Rameaux-Amont : n° ? et ? ; Rigabe : n°1016, 1027 et 92 ; Suard n° ?) comme on le retrouve chez *Bos* (Bibikova, 1958 ; Stampfli, 1963 ; Guérin et Valli, 2000) (**Fig. 110**).

L'étude morphologique des tibias a permis de déterminer taxinomiquement les bovinés présents dans les sites. Le genre *Bison* est présent à Camp-de-peyre, Payre c. G et F, Suard, Pech de l'Azé II c. 9 à 6, Combe-Grenal c. 63 à 56 et à Coudoulous II c.9. La présence de *Bos* a été mise en évidence à l'Igue de Rameaux (Aval et Amont), Payre c. G et F, Rigabe, Suard, Pech de l'Azé II c. 9 à 6, Coudoulous II c. 9, Payre c. D et E et Peyre.



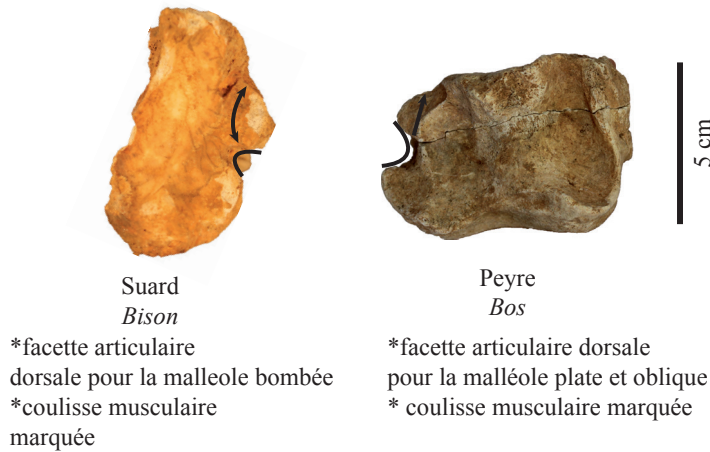


Figure 110 : Comparaison morphologique de l'extrémité distale de tibia de bisons (gauche, Suard n°?) et d'aurochs (droit, Peyre n°131).

Le rapport de la largeur maximale distale du tibia et de son épaisseur distale maximale permet d'individualiser clairement deux groupes et d'isoler les animaux les plus grands et robustes (=mâles) des autres (=femelles) (Fig. 111).

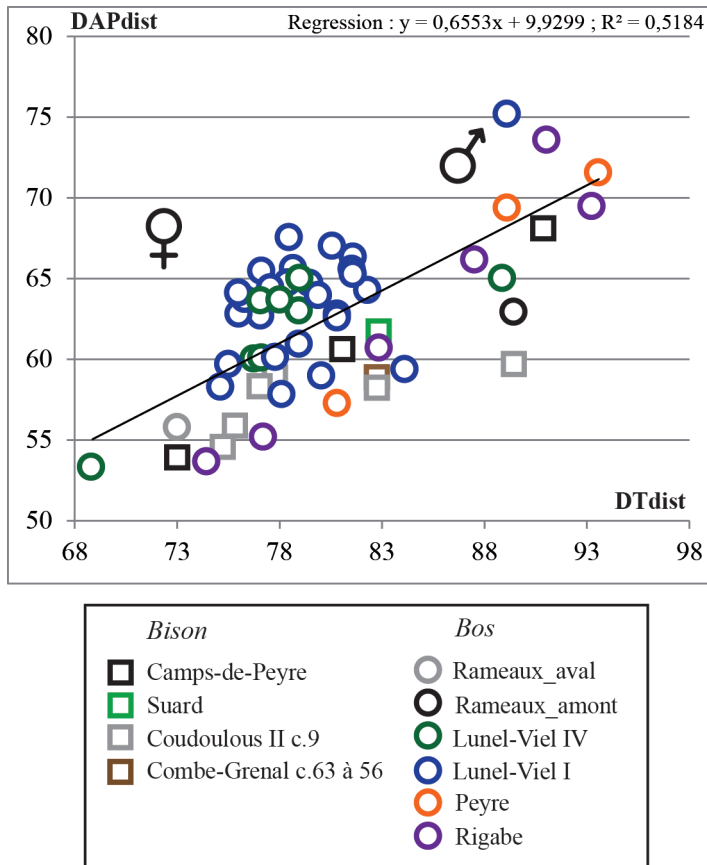


Figure 111 : Rapport de la largeur distale maximale tibias et de son épaisseur distale maximale. Les carrés représentent les bisons et les ronds, les aurochs.

Les tibias des bisons de Camp-de-peyre et de Coudoulous II c. 9 sont de taille assez comparable. La différence de taille entre les mâles et les femelles de chacun de ces sites est particulièrement importante. Les tibias des aurochs femelles de l'Igue des Rameaux (Amont et Aval) semblent avoir des dimensions inférieures à ceux de Lunel-Viel, Rigabe et Peyre (cf. annexe p. 81 à 85).



f) Tarsiens.

Cent-quatre-vingt-quatorze os du tarse ont été étudiés (*Bison* : n=102 ; *Bos* : n=92) dont 26 malléoles (*Bison* : n=16 ; *Bos* : n=10), 26 grands cunéiformes (*Bison* : n=18 ; *Bos* : n=8), 42 cuboïdes (*Bison* : n=23 ; *Bos* : n=19), 54 calcanéums (*Bison* : n=25 ; *Bos* : n=29) et 46 talus (*Bison* : n=20 ; *Bos* : n=26).

Certains de ces os (cuboïde, calcanéum et talus) étaient suffisamment nombreux et bien conservés pour permettre une attribution sexuelle, impossible pour la malléole et le grand cunéiforme (Tabl. 40).

Tableau 40 : Inventaire des tarsiens de bovinés étudiés par taxon, sexe et latéralisation

Os	Site	Taxon	Mâles		Femelles		Indéterminés		Total	
			gauche	droit	gauche	droit	gauche	droit		
Malléole	Camps-de-Peyre	<i>Bison</i>					2	2	2	
	Coudoulous II c.9	<i>Bison</i>					2	9	11	
	Payre c.F et G	<i>Bison</i>					1	1	2	
	Payre c.D et E	<i>Bison</i>					1		1	
	Total <i>Bison</i>						4	12	16	
	Suard	<i>Bos</i>					1		1	
	Pech de l'Azé II c.9 à 6	<i>Bos</i>					3	2	5	
	Peyre	<i>Bos</i>					2		2	
	Payre c.D et E	<i>Bos</i>					1	1	2	
	Total <i>Bos</i>						7	3	10	
Grand cunéiforme	Payre c.F et G	<i>Bison</i>						2	2	
	Coudoulous II c.9	<i>Bison</i>					11	5	16	
	Total <i>Bison</i>						11	7	18	
	Rigabe	<i>Bos</i>					1		1	
	Pech de l'Azé II c.9 à 6	<i>Bos</i>					2		2	
	Coudoulous II c.9	<i>Bos</i>					1	1	2	
	Payre c.D et E	<i>Bos</i>					2	1	3	
Total <i>Bos</i>						6	2	8		
Cubo-naviculaire	Camps-de-Peyre	<i>Bison</i>			1				1	
	Pech de l'Azé II c.9 à 6	<i>Bison</i>	1	2					3	
	Coudoulous II c.9	<i>Bison</i>	3	4	5	5			17	
	Payre c.D et E	<i>Bison</i>		1		1			2	
	Total <i>Bison</i>		4	7	6	6			23	
	Rameaux_aval	<i>Bos</i>	2		1				3	
	Rameaux_amont	<i>Bos</i>			1				1	
	Payre c.F et G	<i>Bos</i>			1				1	
	Rigabe	<i>Bos</i>		2	2	1			5	
	Pech de l'Azé II c.9 à 6	<i>Bos</i>			1	1			2	
	Payre c.D et E	<i>Bos</i>			1				1	
	Peyre	<i>Bos</i>	2	3					5	
	Pech de l'Azé II c.4	<i>Bos</i>		1					1	
Total <i>Bos</i>		4	6	7	2			19		
Calcanéum	Camps-de-Peyre	<i>Bison</i>					1	1	2	
	Payre c.F et G	<i>Bison</i>					2		2	
	Pech de l'Azé II c.9 à 6	<i>Bison</i>					1	1	2	
	Coudoulous II c.9	<i>Bison</i>	4	4	7	4			19	
	Total <i>Bison</i>		4	4	7	4	4	2	25	
	Rameaux_aval	<i>Bos</i>		1			1	3	5	
	Rameaux_amont	<i>Bos</i>	1				1	1	3	
	Payre c.F et G	<i>Bos</i>					1	1	2	
	Rigabe	<i>Bos</i>	5	2	3	3			13	
	Coudoulous II c.9	<i>Bos</i>	2	1					3	
	Peyre	<i>Bos</i>					2	1	3	
	Total <i>Bos</i>		8	4	3	3	5	6	29	
	Talus	Payre c.F et G	<i>Bison</i>	1			2			3
Coudoulous II c.9		<i>Bison</i>	3	2	7	3			15	
Payre c.D et E		<i>Bison</i>		1	1				2	
Total <i>Bison</i>			4	3	8	5			20	
Rameaux_aval		<i>Bos</i>	1	1	3	1			6	
Rameaux_amont		<i>Bos</i>	2	1					3	
Rigabe		<i>Bos</i>	1	4	3	2			10	
Suard		<i>Bos</i>		1					1	
Pech de l'Azé II c.9 à 6		<i>Bos</i>		1	1				2	
Coudoulous II c.9		<i>Bos</i>	1	1					2	
Peyre		<i>Bos</i>				1			1	
Pech de l'Azé II c.4		<i>Bos</i>	1						1	
Total <i>Bos</i>			6	9	7	4			26	
Total <i>Bison</i>				12	14	21	15	19	21	102
Total <i>Bos</i>				18	19	17	9	18	11	92



- **Malléole.**

En vue proximale, les facettes dorsale et plantaire sont souvent presque au même niveau chez *Bison* tandis que chez *Bos*, la facette dorsale est régulièrement plus haute que la plantaire (Bibikova, 1958 ; Stampfli, 1963).

Toujours sur cette même face, chez *Bison*, la coulisse médiale qui s'articule avec la lèvre du talus est souvent assez peu saillante, tandis qu'elle est très développée chez *Bos* (Bibikova, 1958 ; Sala, 1986).

En vue latérale, sur les malléoles de *Bison*, le bord dorsal est souvent faiblement convexe tandis qu'il est rectiligne sur celles de *Bos* (Guadelli, 1987).

Ces critères morphologiques permettent d'attribuer des os malléolaires de Camp-de-peyre, Coudoulous II c. 9, Payre c. G et F et Payre c. D et E à *Bison* et des os malléolaires de Pech de l'Azé II c. 9 à 6, Peyre et Suard à *Bos*.

- **Grand cunéiforme.**

En vue postérieure, la surface articulaire des grands cunéiformes des bisons est développée vers le bas tandis qu'elle est rectiligne chez *Bos* (McCuaig Balkwill et Cumbaa, 1992).

En vue proximale, le bord dorsal est courbe et forme un angle ouvert avec le bord médial chez *Bison* tandis que chez *Bos*, il est très incurvé, ainsi l'extrémité médio-postérieure est très marquée (Stampfli, 1963 ; Brugal, 1983 ; McCuaig Balkwill et Cumbaa, 1992).

Ces observations morphologiques permettent de déterminer la présence de *Bison* à Payre c. G et F et à Coudoulous II c. 9 et de *Bos* à Coudoulous II c. 9, Payre c. D et E, Pech de l'Azé II c. 9 à 6 et Rigabe.



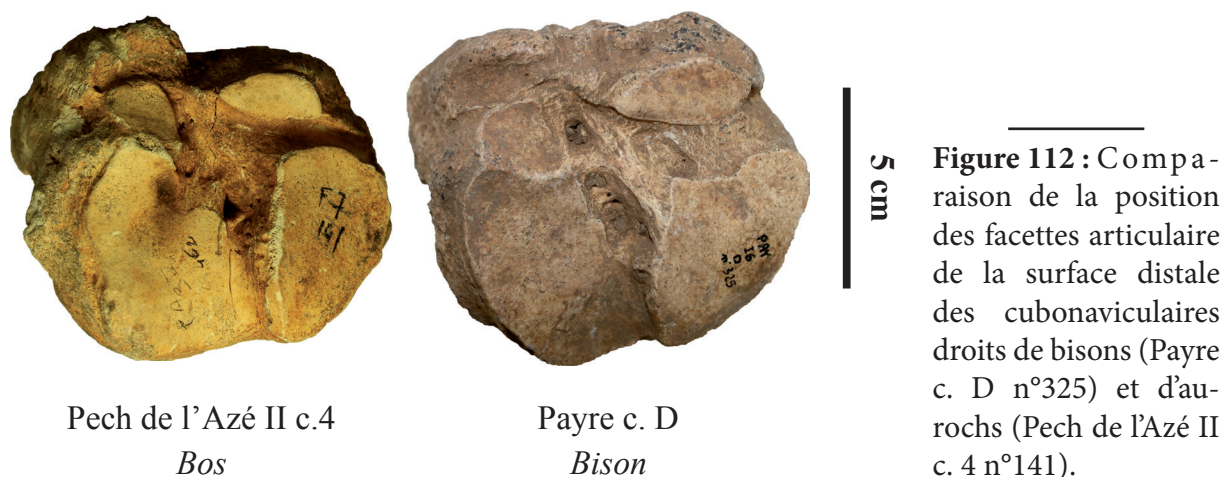
- **Cubo-naviculaire.**

En vue distale, les facettes articulaires des cubo-naviculaires de *Bison* correspondant aux cunéiformes sont fusionnées et la surface articulaire pour le grand cunéiforme est arrondie. Celles de *Bos*, sont le plus souvent distinctes les unes des autres et la facette articulaire pour le grand cunéiforme est très souvent allongée dans le sens antéro-postérieur (Olsen, 1960 ; Mc Cuaig Balkwill et Cumbaa, 1992) (Fig. 112).

La limite postérieure de l'articulation dorsale des cubo-naviculaires de *Bison* est légèrement et régulièrement incurvée et donc plus faiblement projetée. Chez *Bos*, elle est toujours fortement incurvée provoquant une projection très importante de l'angle postéro-médial (Lawrence, 1951 ; McCuaig Balkwill et Cumbaa, 1992).

Ces observations morphologiques permettent d'attester la présence de *Bison* à Camp-de-peyre, Coudoulous II c. 9, Payre c. D et E et à Pech de l'Azé II c. 9 à 6 et de *Bos* à Payre c. G et F et c. D et E, Pech de l'Azé II c. 9 à 4, Peyre, l'Igüe des Rameaux (Amont et Aval) et Rigabe.

Le nombre de cubo-naviculaire de *Bos* et de *Bison* était suffisamment important pour déterminer le sexe des individus en fonction de la largeur et de la longueur maximales de cet os (Fig. 113). Les mesures de *Bison* sont légèrement décalées par rapport à celles de *Bos* : les os des bisons sont toujours en bas de la variabilité des aurochs mâles et des aurochs femelles et correspondent toujours à des os en moyenne plus petits. Cette observation contredit celles de P. Auguste (1995) qui ne remarque aucune différence métrique entre les deux taxons.



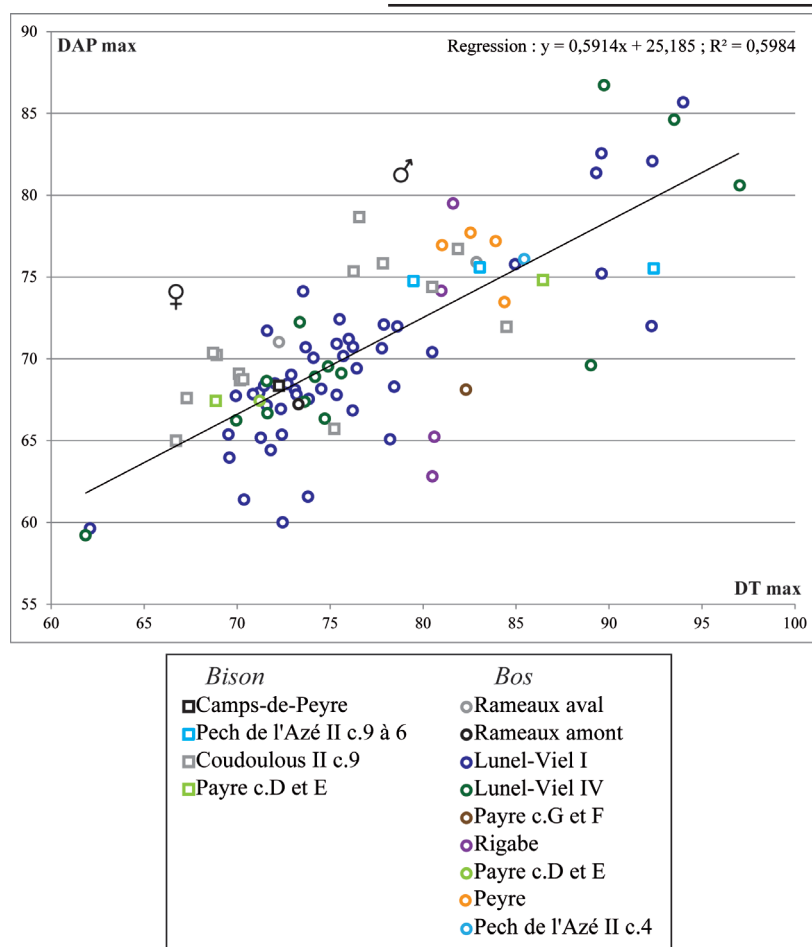


Figure 113 : Distinction des bovinés mâles et femelles à partir de la longueur et de la largeur maximales du cubo-naviculaire.

L'attribution sexuelle des cubo-naviculaires des bovinés permet de comparer métriquement plusieurs populations (cf. annexe p. 88 à 93). Au sein des bisons, les mâles de Pech de l'Azé II c. 9 à 6 et de Payre c. D et E sont de taille très importante. La différence de taille entre les bisons mâles et femelles est toujours très importante. Parmi les aurochs, les individus femelles de Lunel-Viel, Rigabe, Pech de l'Azé II c. 9 à 6 et Payre c. G et F sont de grande taille par rapport à ceux de l'Igüe des Rameaux (Amont et Aval) et de Payre c. D et E.

- **Calcanéum**

Les calcanéums de bisons présentent un passage régulier du corps supérieur de l'os au sommet du *tuber calcanei*, tandis que chez les aurochs, une cassure serait souvent visible à cet endroit (Lehman, 1949). Plusieurs auteurs doutent de la robustesse de ce critère (Chauviré, 1962 ; Stampfli, 1963 ; Brugal, 1983).

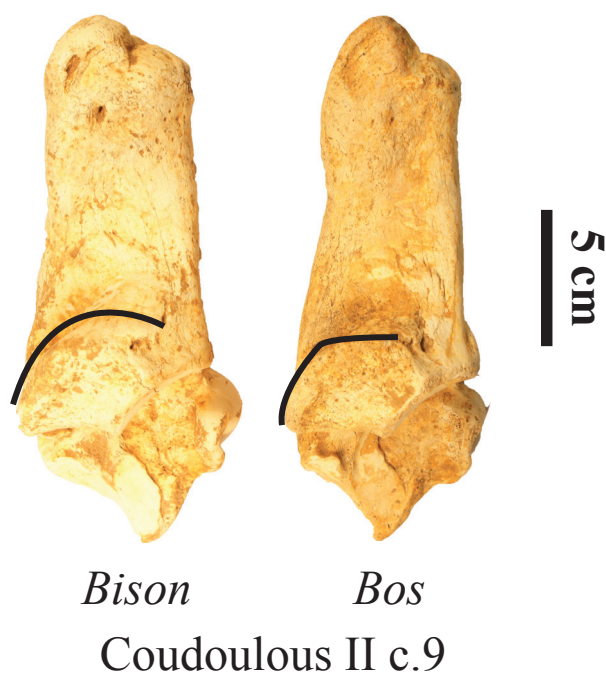


Plusieurs caractères sont reconnus sur le *sustentaculum tali* (Olsen, 1960 ; Brugal, 1983 ; McCuaig Balkwill et Cumbaa, 1992) : pour les bisons, les bords supérieur et plantaire forment souvent une courbure régulière sur les calcanéums observés et régulièrement, la jonction du bord supérieur du *sustentaculum* à la partie dorso-médiale est discontinue. Pour les aurochs, les bords supérieur et plantaire forment très souvent un angle droit et la jonction du bord supérieur du *sustentaculum* à la partie dorso-médiale est toujours continue (Fig. 114).

Sur le bord plantaire, la surface au-dessus de la facette articulaire du cubo-naviculaire est souvent convexe chez *Bison*, tandis que chez *Bos* elle présente un méplat (Lehman, 1949 ; Brugal, 1983). Sur les douze calcanéums attribués finalement à *Bison* permettant cette observation, huit d'entre eux ont une surface convexe (Coudoulous II c. 9 : n° 10419, 11481, 11845, 20825, 21052, 895, 1058, 917 et 38) et quatre, plate (Coudoulous II c. 9 : n°10747, 11220, 21953) et sur les six calcanéums attribués finalement à *Bos*, trois ont une surface plate (Coudoulous II c.9 : n°21189 ; Rameaux-Aval : n° ?, ?) et les trois autres (Coudoulous II c. 9 : n°10110 ; Rameaux-Aval, n° ? ; Rameaux-Amont : n° ?) une surface convexe. A partir de nos données, ce critère ne semble pas très fiable pour discriminer *Bos* et *Bison*.

A partir de ces observations, des calcanéums de bisons sont attestés à Camp-de-peyre, Coudoulous II c. 9, Payre c. G et F et à Pech de l'Azé c. 9 à 6 et des calcanéums de *Bos* à Coudoulous II c. 9, Payre c. G et F, Peyre, l'Igüe des Rameaux (Amont et Aval) et à Rigabe

Figure 114 : Morphologie comparée de la face médiale du calcanéum gauches de bison (n°11481) et d'aurochs (n°10110). En particulier, la courbure différente du *sustentaculum tali*



Comme pour les cubo-naviculaires, le nombre de calcanéums disponibles permet une détermination sexuelle (Fig. 115) et une comparaison métrique à diverses populations. Comme précédemment, un léger « décalage » métrique en faveur de *Bos* semble exister. La fragmentation de ces os a néanmoins limité les attributions sexuelles.

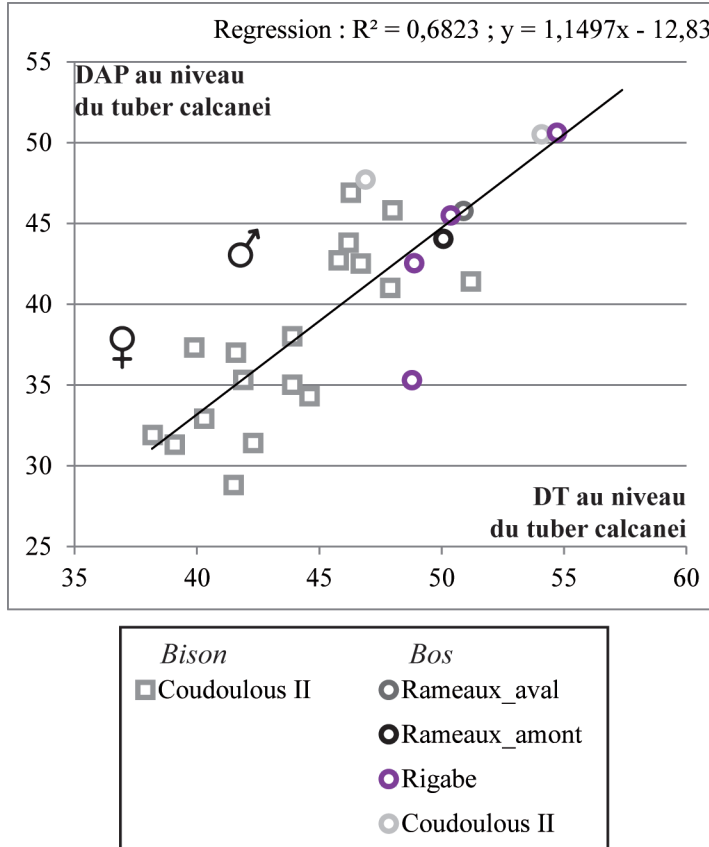


Figure 115 : Distinction des bovinés mâles et femelles à partir de la largeur et de l'épaisseur du *tuber calcanei*.

Un gradient de taille semble exister parmi les aurochs mâles (cf. annexe p. 97) : les individus de Coudoulous II c. 9 sont de très grande taille, tandis que ceux de Rigabe sont un peu plus modestes. Enfin, à l'Igüe des Rameaux (Amont et Aval), la taille des aurochs est assez réduite.

- **Talus**

En vue dorsale, l'ouverture proximale de la trochlée supérieure des talus de bisons présente régulièrement un profil en « U » tandis que ceux de *Bos* sa forme rappelle plutôt un « V » (Slott-Moller, 1990).

En vue latérale, la petite surface articulaire latéro-distale des talus de *Bison* est presque

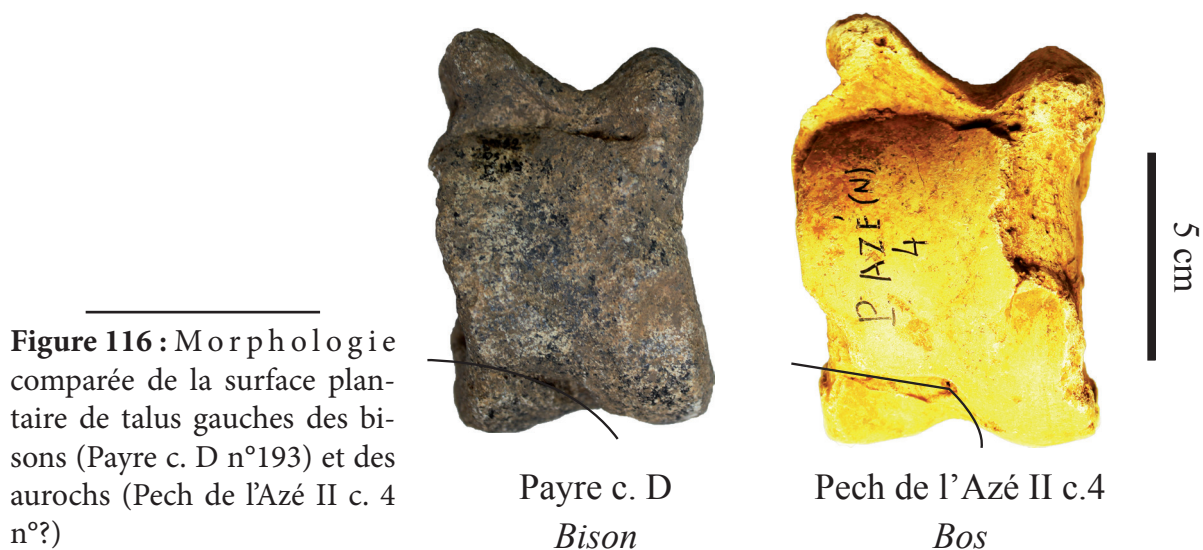


toujours allongée et étroite, tandis qu'elle est souvent réduite et courbée chez *Bos* (Stampfli, 1963).

En vue plantaire, la surface articulaire des talus de *Bison* est réduite et limitée coté médial tandis que sur ceux de *Bos*, elle s'étale bien souvent sur toute la surface de l'os (Brugal, comm. pers.).

Toujours sur cette vue, la forme du sillon des talus de *Bison* séparant les surfaces articulaires plantaire et distale est toujours long, oblique et concave et chez *Bos*, il est assez court et forme un angle droit (Lehman, 1949 ; McCuaig Balkwill et Cumbaa, 1992) (**Fig. 116**).

Enfin, les gorges médianes des surfaces articulaires plantaire et distale présente surtout un relief peu accusé chez *Bison* et des surfaces articulaires très encaissées et marquées chez *Bos* (Bibikova, 1958 ; Stampfli, 1963).



Ces observations morphologiques permettent d'attribuer des talus de Coudoulous II c. 9, Payre c. D et E et Payre c. G et F à *Bison* et des talus de de Coudoulous II c. 9, Pech de l'Azé II c. 9 à 4, Peyre, l'Igüe des Rameaux (Amont et Aval), Rigabe et Suard à *Bos*.

Les effectif de talus ont permis l'attribution sexuelle des individus en fonction de la longueur médiale de l'os par rapport à l'épaisseur médiale (**Fig. 117**).



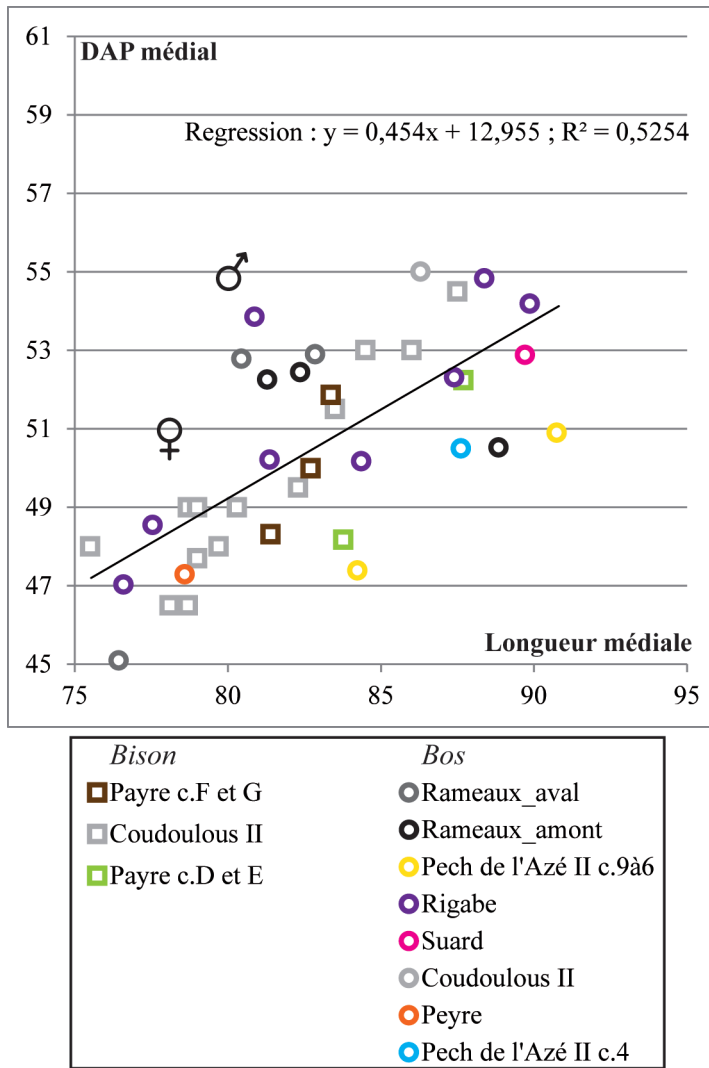


Figure 117 : Distinction des bovinés mâles et femelles à partir de la longueur et de l'épaisseur médiale du talus.

L'étude métrique des talus (cf. annexe p. 100) montre que les bisons femelles de Coudoulous II c. 9, Payre c. G et F et Payre c. D et E avaient des dimensions comparables. La différence de taille entre les bisons mâles et femelles de Coudoulous II c. 9 semble plus accusée qu'à Payre. Chez les aurochs, les individus de Lunel-Viel, Rigabe, Coudoulous II c. 9, Suard et Pech de l'Azé c. 9 à 6 se distinguent de ceux de l'Igüe des Rameaux (Amont et Aval) et de Peyre par leur taille beaucoup plus importante.



g) *Métatarsiens III-IV.*

Cent-vingt-quatre métatarses de bovinés ont été observés dont onze attribués morphologiquement à *Bison* et cent-treize à *Bos* (Tabl. 41).

Site	Mâles		Femelles			Indet.		Total
	Gauche	Droit	Gauche	Droit	Indet.	Droit	Indet.	
BISON								
Camps-de-Peyre		1	2	1				4
Suard							1	1
Coudoulous II c.9	1	1	1	1				4
Total Bison	1	2	3	2			1	9
BOS								
Rameaux_aval	1		4	2	3			10
Lunel-Viel I	6		20	34				60
Lunel-Viel IV	6	4	11	4				25
Payre c.G et F						1		1
Rigabe	4	2	3	2				11
Coudoulous II c.9			2	2				4
Peyre		2		1	1			4
Total Bos	17	8	40	45	4	1		115
Total bovinés	18	10	43	47	4	1	1	124

Tableau 41 : Inventaire des métatarsiens III-IV des bovinés de l'étude par taxon, sexe et latéralisation

Les métatarsiens, comme les métacarpiens, portent de nombreux caractères permettant de distinguer *Bos* de *Bison* et d'établir le stade évolutif de chacun de taxons.

- **Extrémité proximale.**

- La partie dorsale des facettes articulaires médiales et latérales est marquée par une ligne axiale courte chez *Bos* alors que chez *Bison*, elle est toujours plus allongée (Lawrence, 1951 ; Brugal, 1983 ; Auguste, 1995 ; Guérin et Valli, 2000).

- Les facettes articulaires plantaires sont toujours reliées entre elles chez *Bison* tandis qu'elles sont isolées ou tendent à s'isoler chez *Bos* (Schertz, 1936 ; Olsen, 1960 ; Brugal, 1983 ; Sala, 1986 ; Auguste, 1995).

- La fusion des métatarsiens vestigiaux II et V est bien aboutie sur tous les métatarsiens III-IV de bison observés (Camp-de-peyre : n° ?, ?, 108 ; Coudoulous II c. 9 : n°10243, 21804, 22156, 95,



10185, 699) et sur trois des métatarsiens III-IV d'aurochs (Coudoulous II c. 9 : n°10046, 10232 ; Rigabe : n°686). Tous les autres métatarsiens III-IV de *Bos* présentent des bords médio- et surtout latéro-plantaires très développés (Rameaux-Aval : n° ? ; Rigabe : n° ?, 77, 100, 121, ?, 1013, 1019) comme souvent chez cette espèce à l'inverse des bisons (Brugal, 1983 ; 1985).

- **Extrémité distale**

- Le diamètre sus-articulaire est presque égal au diamètre distal de l'articulation chez *Bison* alors que chez *Bos*, le renflement des bords latéral et médial n'existe presque jamais (**Fig. 118**). Comme pour les métacarpiens III-IV, l'indice de Delpech qui permet d'évaluer le rapport entre le diamètre sus-articulaire et le diamètre articulaire est considéré comme très robuste par de nombreux auteurs. Comme pour les métacarpiens III-IV, cet indice permet de séparer efficacement les bisons des aurochs. Les premiers ont un indice le plus souvent supérieur à 96, tandis qu'il est plus souvent inférieur à 95 chez les seconds (**Fig. 118**).

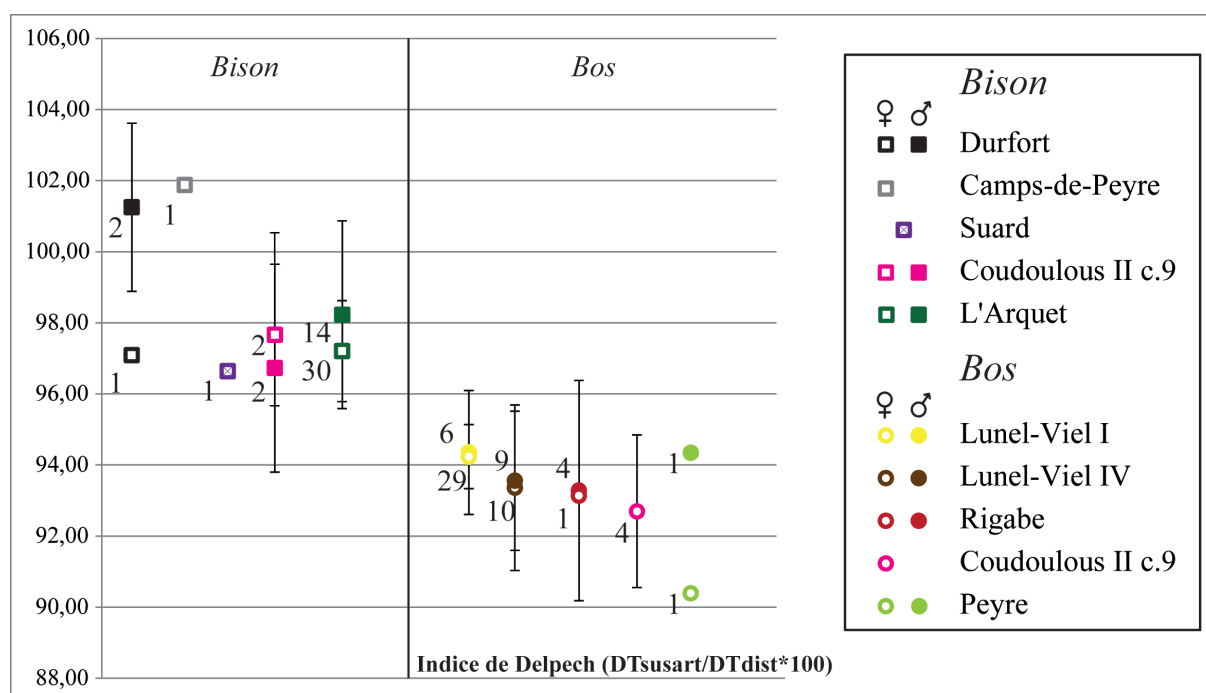


Figure 118 : Comparaison des « indices de Delpech » calculés sur l'échantillon étudié et sur différents gisements pléistocènes de comparaisons. Les bisons (carrés) sont situés à gauche et les aurochs (ronds) à droite. Les formes pleines correspondent à l'indice mesuré sur les mâles et les formes évidées à celui calculé sur les femelles. Le sexe du métatarsiens III-IV de Suard n'a pas pu être déterminé. Les chiffres à côté des points correspondent aux effectifs.



La comparaison de la largeur de la diaphyse prise au milieu de l'os par rapport à l'épaisseur de des métatarsiens III-IV de bovinés a permis d'attribuer un sexe à un grand nombre des os étudiés (Fig. 119). Pour chacune des populations, les mâles sont plus robustes que les femelles.

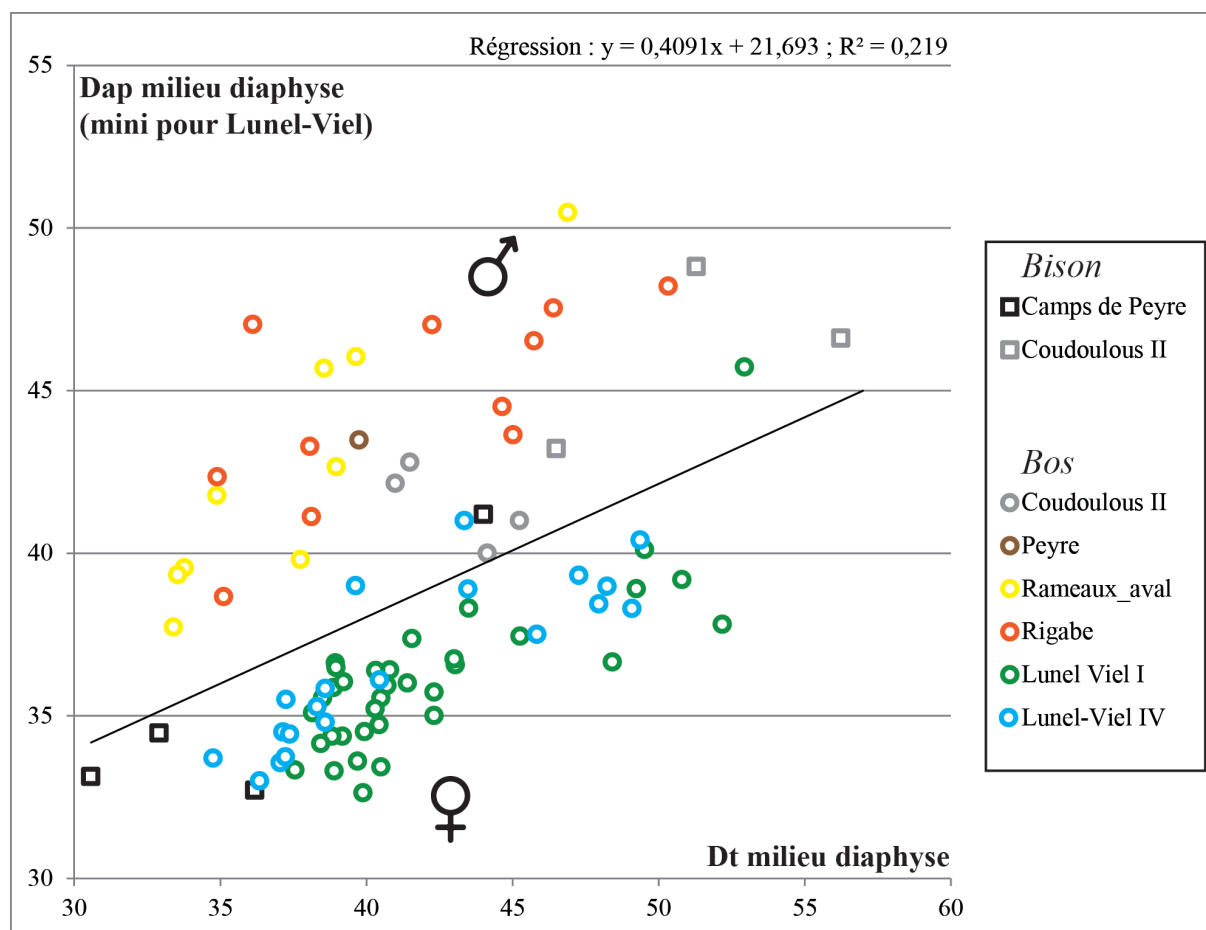


Figure 119 : Rapport de la largeur maximale des métatarsiens III-IV par rapport à leur épaisseur. Les carrés représentent les bisons et les ronds, les aurochs. A Lunel-Viel, l'épaisseur (DAP) est prise au minimum et non pas au milieu de la diaphyse.

- **Les métatarsiens III-IV d'aurochs.**

Plusieurs gisements (les Rameaux-Aval, Lunel-Viel, Rigabe, Coudoulous II c. 9 et Peyre) ont livré des métatarsiens III-IV d'aurochs assez bien conservés (cf. annexe p. 108 à 109). Ils sont néanmoins toujours présents en très faible quantité (mis à part à Lunel-Viel) et leurs effectifs limitent les analyses à des statistiques descriptives.



Les aurochs sont présents en abondance dans le site de Lunel-Viel dont le remplissage est scindé en plusieurs phases : grotte I : ensemble inférieur et supérieur, grotte IV et grotte V. Les métatarsiens III-IV d'aurochs de ce site proviennent des deux ensembles de la première grotte et de la grotte IV. Un test de Kruskal-Wallis a été réalisé sur les métatarses de ce gisement afin d'évaluer l'homogénéité métrique des aurochs tout au long de la séquence (**Tabl. 42**). La p-value n'est significative que pour une mesure (l'épaisseur de l'extrémité proximale ou DAPprox), la collection peut donc être considérée comme une population paléontologique unique.

Site	Mesure	Test	P-value
Lunel-Viel I_inf - Lunel-Viel_IV	Longueur	Kruskal-Wallis	0,16
Lunel-Viel I_sup - Lunel-Viel_IV	Longueur	Kruskal-Wallis	0,29
Lunel-Viel I_sup - Lunel-Viel_inf	Longueur	Kruskal-Wallis	0,91
Lunel-Viel I_inf - Lunel-Viel_IV	DTprox	Kruskal-Wallis	0,11
Lunel-Viel I_sup - Lunel-Viel_IV	DTprox	Kruskal-Wallis	0,75
Lunel-Viel I_sup - Lunel-Viel_inf	DTprox	Kruskal-Wallis	0,11
Lunel-Viel I_inf - Lunel-Viel_IV	DAPprox	Kruskal-Wallis	0,04
Lunel-Viel I_sup - Lunel-Viel_IV	DAPprox	Kruskal-Wallis	0,28
Lunel-Viel I_sup - Lunel-Viel_inf	DAPprox	Kruskal-Wallis	0,98
Lunel-Viel I_inf - Lunel-Viel_IV	DTdia	Kruskal-Wallis	0,29
Lunel-Viel I_sup - Lunel-Viel_IV	DTdia	Kruskal-Wallis	0,70
Lunel-Viel I_sup - Lunel-Viel_inf	DTdia	Kruskal-Wallis	0,40
Lunel-Viel I_inf - Lunel-Viel_IV	DAPdia	Kruskal-Wallis	0,10
Lunel-Viel I_sup - Lunel-Viel_IV	DAPdia	Kruskal-Wallis	0,42
Lunel-Viel I_sup - Lunel-Viel_inf	DAPdia	Kruskal-Wallis	1,00
Lunel-Viel I_inf - Lunel-Viel_IV	DTmax dist	Kruskal-Wallis	0,19
Lunel-Viel I_sup - Lunel-Viel_IV	DTmax dist	Kruskal-Wallis	0,36
Lunel-Viel I_sup - Lunel-Viel_inf	DTmax dist	Kruskal-Wallis	0,90
Lunel-Viel I_inf - Lunel-Viel_IV	DAPdist	Kruskal-Wallis	0,95
Lunel-Viel I_sup - Lunel-Viel_IV	DAPdist	Kruskal-Wallis	0,92
Lunel-Viel I_sup - Lunel-Viel_inf	DAPdist	Kruskal-Wallis	0,72
Lunel-Viel I_inf - Lunel-Viel_IV	DTsusart dist	Kruskal-Wallis	0,66
Lunel-Viel I_sup - Lunel-Viel_IV	DTsusart dist	Kruskal-Wallis	0,77
Lunel-Viel I_sup - Lunel-Viel_inf	DTsusart dist	Kruskal-Wallis	0,89

Tableau 42 : Résultat du test de Kruskal-Wallis mené sur les métatarsiens III-IV de Lunel-Viel I ensemble supérieur, Lunel-Viel I ensemble inférieur et Lunel-Viel IV.

D'un point de vue métrique (**Fig. 120**), les aurochs de Coudoulous II c. 9 se distinguent des autres en raison de leur taille importante. L'extrémité distale de l'os est en particulier très massive par rapport aux autres sites étudiés. La morphologie et la taille des métatarsiens III-IV des aurochs de Rigabe et de Lunel-Viel est assez similaire. A Peyre, les aurochs sont un peu



plus petits et plus graciles que dans les sites précédents de façon générale. L'extrémité distale du métatarsiens III-IV est par contre très forte et proportionnellement très développée dans cette population à la fois chez les mâles et chez les femelles. Enfin, l'Igüe des Rameaux-Aval, les mâles sont de taille comparable à ceux de Lunel-Viel et de Rigabe, bien que leur diaphyse soit un peu plus robuste. Les femelles sont de taille légèrement inférieure aux individus de l'Est de la France.

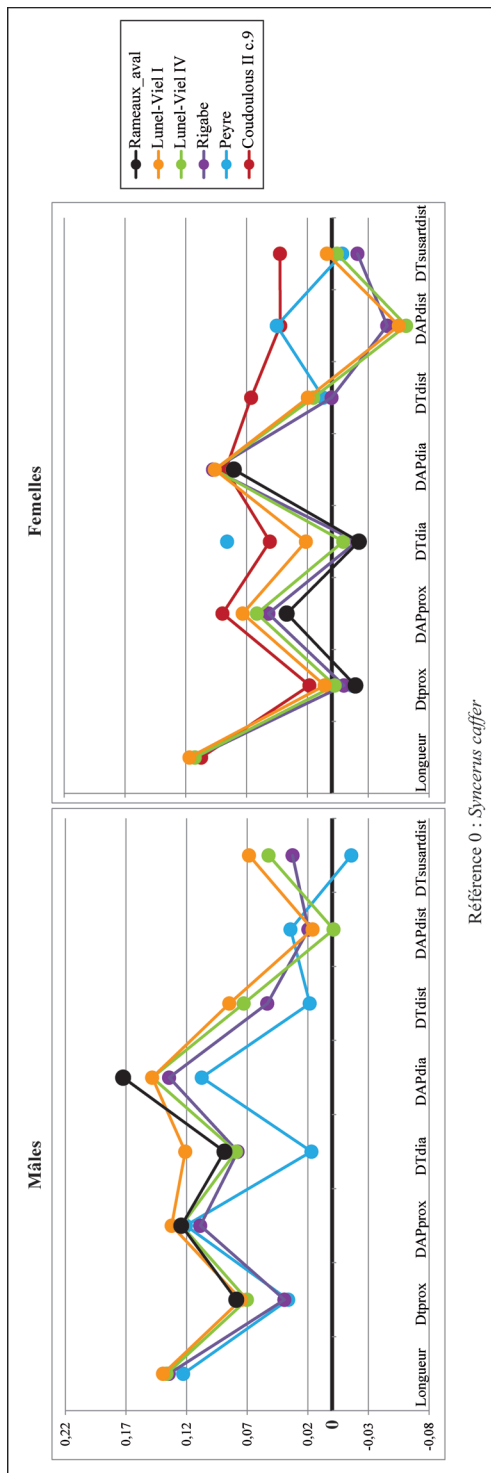


Figure 120 : Diagramme de Simpson des moyennes des dimensions des métatarsiens III-IV d'aurochs du Pléistocène. Référence 0 : *Syncerus caffer*. La valeur indiquée pour l'épaisseur de la diaphyse des individus de Lunel-Viel est issue de Brugal, 1985.



Ainsi, les données morphométriques des métatarsiens III-IV des aurochs des stades ou interstades tempérés sont assez proches, tandis que la population de période glaciaire de Coudoulous II c.9 est assez distincte. Leurs os sont beaucoup plus massifs, en particulier au niveau de l'extrémité proximale que dans les autres populations. L'indice de robustesse calculé sur les métatarsiens III-IV illustre bien cette différence (**Fig. 121**).

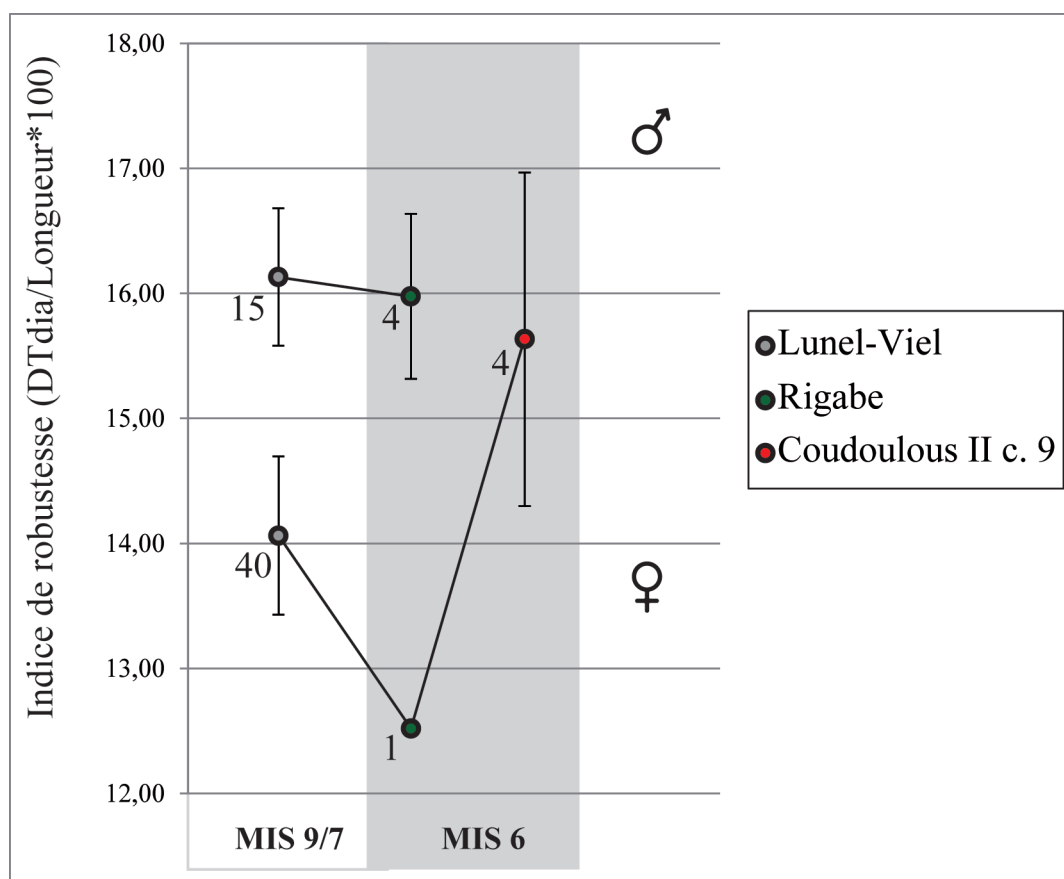


Figure 121 : Indice de robustesse des métatarsiens III-IV des aurochs du Pléistocène moyen et supérieur en fonction de leur sexe. Les chiffres à côté des points correspondent aux effectifs.

- **Les métatarsiens III-IV de bisons**

Les seuls métatarsiens III-IV relativement bien conservés étudiés de bisons proviennent de Camp-de-peyre et de Coudoulous II c.9 (cf. annexe p. 104 à 107). Les effectifs de métatarses des gisements du corpus d'étude, mais aussi du corpus de comparaison sont très restreints et ne permettent pas d'analyses (statistiques ou métriques) très poussées.



Différents groupes de bisons du Pléistocène s'individualisent au cours du temps en fonction de la longueur de l'os métatarsiens III-IV et de la largeur de sa diaphyse (Brugal, 1995). Ainsi, les *Bison schoetensacki* auraient des métatarses plus courts et étroits que les *Bison priscus*. Dans ce groupe, les individus du Pléistocène moyen auraient des dimensions supérieures aux individus du Pléistocène supérieur (Brugal, 1995 ; 1999).

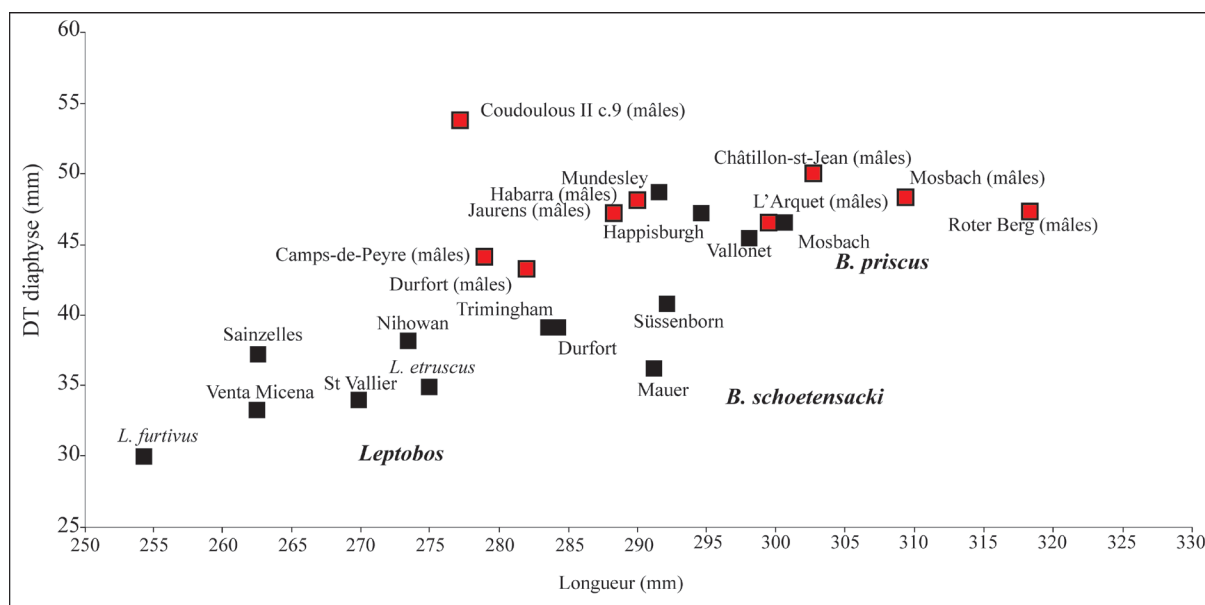


Figure 122 : Comparaison des moyennes des métatarsiens de différentes populations de grands bovidés du Pléistocène inférieur (Villafranchien), du Pléistocène moyen et du Pléistocène supérieur. En rouge sont indiqués les sites des corpus d'étude et de comparaison de ce travail : les moyennes affichées ne concernent que les individus mâles. D'après Brugal, 1995.

Les métatarsiens III-IV de Camp-de-peyre sont assez courts et graciles (**Fig. 122**) et sont très semblables à *Bison schoetensacki* de Durfort. A Coudoulous II c. 9, les bisons se rapprochent surtout des *Bison priscus*, mais la largeur importante de la diaphyse des métatarsiens III-IV sépare ce gisement du reste des populations de bisons.



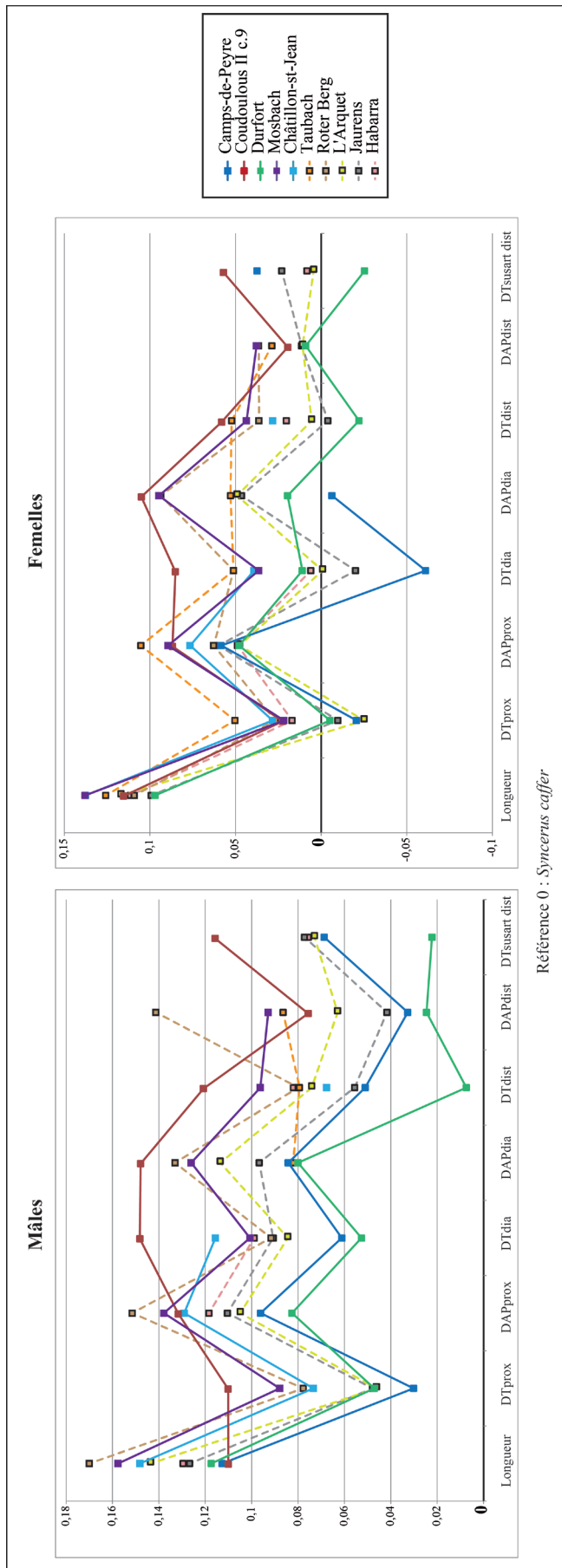


Figure 123 : Diagramme de Simpson des moyennes des dimensions des métatarsiens III-IV de bisons du Pléistocène. Référence 0 : *Syncerus caffer*.



- **Camp-de-peyre.**

- Sur le diagramme de Simpson concernant les bisons mâles (**Fig. 123**), le métatarsien III-IV de Camp-de-peyre approche les dimensions de ceux de Durfort. La morphométrie de la longueur et de la partie proximale de l'os est très comparable à ce gisement mais l'extrémité distale, avec notamment la largeur sus-articulaire distale très développée, se rapproche plus de la morphologie des *Bison priscus*.

- Les métatarsiens III-IV des femelles de Camp-de-peyre sont fragmentées. Leurs dimensions se rapprochent notamment de *Bison schoetensacki* ou des petits bisons du Pléistocène supérieur.

- **Coudoulous II c. 9.**

- Sur le diagramme de Simpson concernant les bisons mâles (**Fig. 123**), les individus de Coudoulous II c. 9 ne présentent pas le même profil que les autres bisons comparés : ils sont relativement courts mais très épais. La largeur et l'épaisseur de la diaphyse en particulier sont particulièrement hors norme par rapport aux autres populations.

- Les dimensions des individus femelles sont un peu plus standard. Les métatarses sont en comparaison assez longs et les dimensions générales de l'os correspondent aux bisons du Pléistocène moyen de Mosbach et de Châtillon-Saint-Jean et à ceux du début du Pléistocène supérieur de Taubach et Roter Berg. Néanmoins, les dimensions de la diaphyse restent en comparaison aux autres populations très importantes chez les femelles de Coudoulous II c. 9.

L'utilisation des diagrammes de Simpson permet de décrire les bisons du corpus d'étude et de les rapprocher d'autres populations du Pléistocène. Les individus de Camp-de-peyre sont donc assez graciles et de taille moyenne, tandis que ceux de Coudoulous II c. 9 sont beaucoup plus robustes. Les bisons de Camp-de-peyre se rapprochent en particulier des *Bison schoetensacki* de Durfort tout en partageant des caractères avec les *Bison priscus* du Pléistocène supérieur. La transition entre *Bison schoetensacki* et *Bison priscus* est encore très mal connue et mal datée. Les individus de Camp-de-peyre pourraient correspondre à une forme ultime de *Bison schoetensacki* et en l'absence d'éléments anatomiques plus déterminants sera notée *Bison cf. schoetensacki*.

Les bisons de Coudoulous II sont comparables sur plusieurs variables aux *Bison priscus mediator* de la fin du Pléistocène moyen et du début du Pléistocène supérieur. Ils s'en distinguent néanmoins par le développement important de la diaphyse du métatarsiens III-IV et pourraient correspondre à une forme chrono-géographique.



L'examen de l'indice de robustesse des métatarsiens III-IV selon les sexes et au cours du temps (**Fig.124**) confirme les observations réalisées sur les métacarpiens III-IV. Cet indice est assez stable au cours du temps excepté à Coudoulous II c. 9 où il est particulièrement important. En revanche, le rapport de l'importance de l'indice entre les sexes change en fonction du stade isotopique. Les mâles des périodes glaciaires sont particulièrement plus robustes que les femelles, tandis que cette différence se réduit pendant les périodes tempérées.

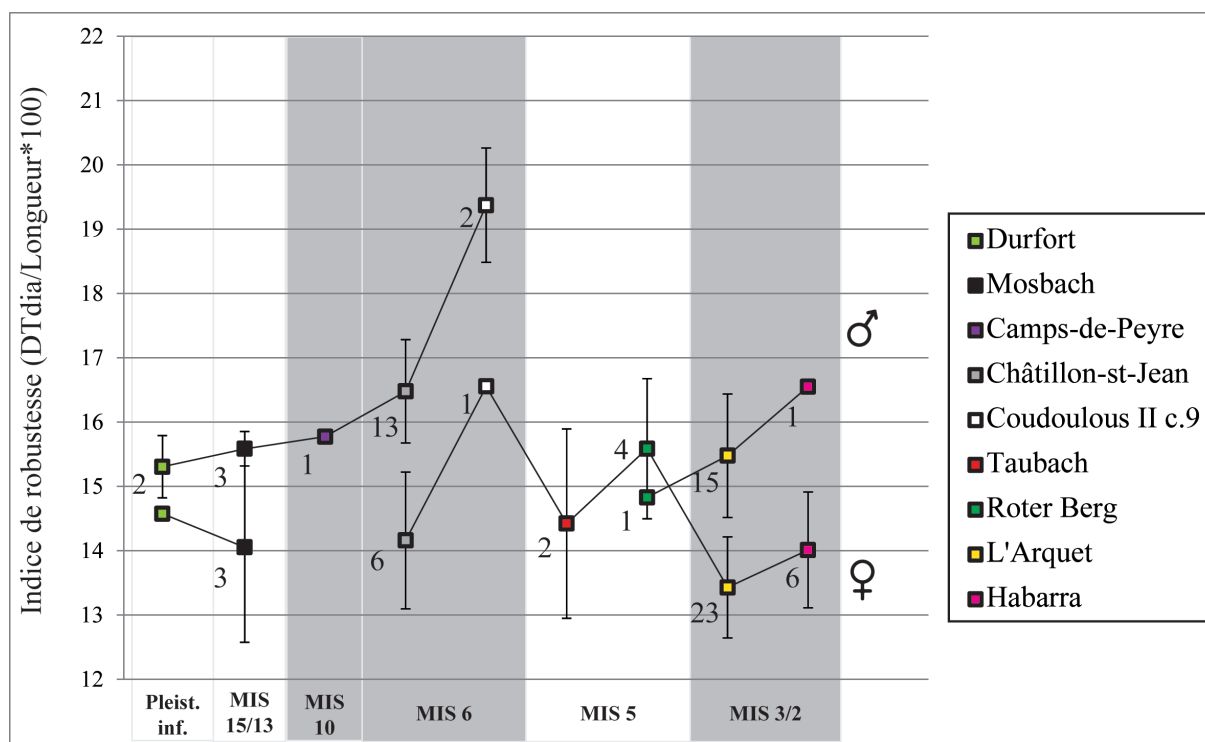


Figure 124 : Indice de robustesse des métatarsiens III-IV des bisons du Pléistocène moyen et supérieur en fonction de leur sexe. Les chiffres à côté des points correspondent aux effectifs.

h) Phalanges

Cent quatre vingt phalanges ont été observées (**Tabl. 43**) : 67 premières phalanges dont 33 antérieures (*Bison* : n=27 ; *Bos* : n=6) et 34 postérieures (*Bison* : n=32 ; *Bos* : n=2), 73 secondes phalanges dont 32 antérieures (*Bison* : n=23 ; *Bos* : n=9) et 41 postérieures (*Bison* : n=33 ; *Bos* : n=8) et 40 troisièmes phalanges dont 27 antérieures (*Bison* : n=17 ; *Bos* : n=7) et 16 postérieures (*Bison* : n =12 ; *Bos* : n=4).



Os	Site	Taxon	Mâles		Femelles		Total
			Gauche	Droit	Gauche	Droit	
Phalange I ant.	Camps-de-Peyre	<i>Bison</i>				1	1
	Pech de l'Azé II c.9à6	<i>Bison</i>	2	2	2	1	7
	Coudoulous II c.9	<i>Bison</i>	2	4	6	6	18
	Payre c.D et E	<i>Bison</i>				1	1
	Total <i>Bison</i>		4	6	8	9	27
	Rameaux_aval	<i>Bos</i>			1		1
	Rameaux_amont	<i>Bos</i>		1		1	2
	Pech de l'Azé II c.9à6	<i>Bos</i>			1	1	2
	Peyre	<i>Bos</i>				1	1
Total <i>Bos</i>			1	2	3	6	
Phalange I post.	Camps-de-Peyre	<i>Bison</i>		1	1	2	4
	Pech de l'Azé II c.9à6	<i>Bison</i>	1				1
	Coudoulous II c.9	<i>Bison</i>		3	13	11	27
	Total <i>Bison</i>		1	4	14	13	32
	Rameaux_amont	<i>Bos</i>				1	1
	Peyre	<i>Bos</i>			1		1
Total <i>Bos</i>				1	1	2	
Phalange II ant.	Camps-de-Peyre	<i>Bison</i>		1		1	2
	Pech de l'Azé II c.9à6	<i>Bison</i>		1			1
	Coudoulous II c.9	<i>Bison</i>	4	4	7	5	20
	Total <i>Bison</i>		4	6	7	6	23
	Rameaux_aval	<i>Bos</i>				1	1
	Rameaux_amont	<i>Bos</i>			2		2
	Rigabe	<i>Bos</i>			1	1	2
	Pech de l'Azé II c.9à6	<i>Bos</i>			1	2	3
	Coudoulous II c.9	<i>Bos</i>	1				1
Total <i>Bos</i>		1		4	4	9	
Phalange II post.	Camps-de-Peyre	<i>Bison</i>	1				1
	Payre c.F et G	<i>Bison</i>			1	1	2
	Pech de l'Azé II c.9à6	<i>Bison</i>			1	2	3
	Coudoulous II c.9	<i>Bison</i>	2	2	14	8	26
	Payre c.D et E	<i>Bison</i>				1	1
	Total <i>Bison</i>		3	2	16	12	33
	Rameaux_aval	<i>Bos</i>				1	1
	Rameaux_amont	<i>Bos</i>			1		1
	Rigabe	<i>Bos</i>	1				1
	Pech de l'Azé II c.9à6	<i>Bos</i>	2		1		3
	Coudoulous II c.9	<i>Bos</i>	1				1
	Payre c.D et E	<i>Bos</i>	1				1
	Total <i>Bos</i>		5		2	1	8
Phalange III ant.	Pech de l'Azé II c.9à6	<i>Bison</i>		1	1		2
	Coudoulous II c.9	<i>Bison</i>		3	5	7	15
	Total <i>Bison</i>			4	6	7	17
	Pech de l'Azé II c.9à6	<i>Bos</i>		1		2	3
	Coudoulous II c.9	<i>Bos</i>	1	1		1	3
	Pech de l'Azé II c.4	<i>Bos</i>		1			1
Total <i>Bos</i>		1	3		3	7	
Phalange III post.	Payre c.F et G	<i>Bison</i>			1		1
	Pech de l'Azé II c.9à6	<i>Bison</i>	1				1
	Coudoulous II c.9	<i>Bison</i>	2	2	4	2	10
	Total <i>Bison</i>		3	2	5	2	12
	Rameaux_amont	<i>Bos</i>			1	1	2
	Coudoulous II c.9	<i>Bos</i>		1			1
	Peyre	<i>Bos</i>	1				1
Total <i>Bos</i>		1	1	1	1	4	
Total <i>Bison</i>		15	24	56	49	144	
Total <i>Bos</i>		8	5	10	13	36	

Tableau 43 : Inventaire des phalanges de bovinés étudiés par taxon, sexe et latéralisation.



- **Première phalange.**

Plusieurs critères morphologiques permettent de distinguer les premières phalanges des *Bos* ou des *Bison*. En vue dorsale, les deux tiers distaux de la marge abaxiale sont courbés chez *Bison* et subparallèles chez *Bos* (Olsen, 1968 ; McCuaig Balkwill et Cumbaa, 1992 ; Roman, 2008). En vue ventrale, la tubérosité en dessous de la surface articulaire proximale est très prononcée chez *Bison* et surtout absente chez *Bos* (McCuaig Balkwill et Cumbaa, 1992 ; Roman, 2008). Toujours en vue ventrale, l' « encoche » en « V » située entre les deux cavités glénoïdes est très profonde chez *Bos* et plus « émoussée » chez *Bison* (Roman, 2008). Les deux premiers critères se sont toujours bien vérifiés sur les phalanges observées, tandis que le dernier est valable pour 95% des premières phalanges de bisons et seulement 37,5% des premières phalanges d'aurochs.

Le rapport de la largeur de l'extrémité proximale en fonction de son épaisseur ($DT_{prox}/DAP_{prox} \times 100$) permet de séparer les phalanges antérieures des phalanges postérieures (cf. annexe p. 112 à 113). Les phalanges antérieures ont un indice supérieur à 90 tandis qu'il est inférieur à 90 sur les phalanges postérieures (Roman, 2008).

Le rapport de l'épaisseur sur la largeur de l'extrémité proximale permet également de séparer les individus mâles des femelles (**Fig. 125**). Les mâles d'un même site auront toujours des dimensions plus importantes que les femelles. Sur les premières phalanges on peut noter en plus un décalage entre les *Bos* et les *Bison*. Les dimensions des aurochs sont légèrement inférieures à celles des bisons : leurs femelles sont en bas de la variabilité des bisons et leurs mâles correspondent aux plus petits bisons mâles figurés.



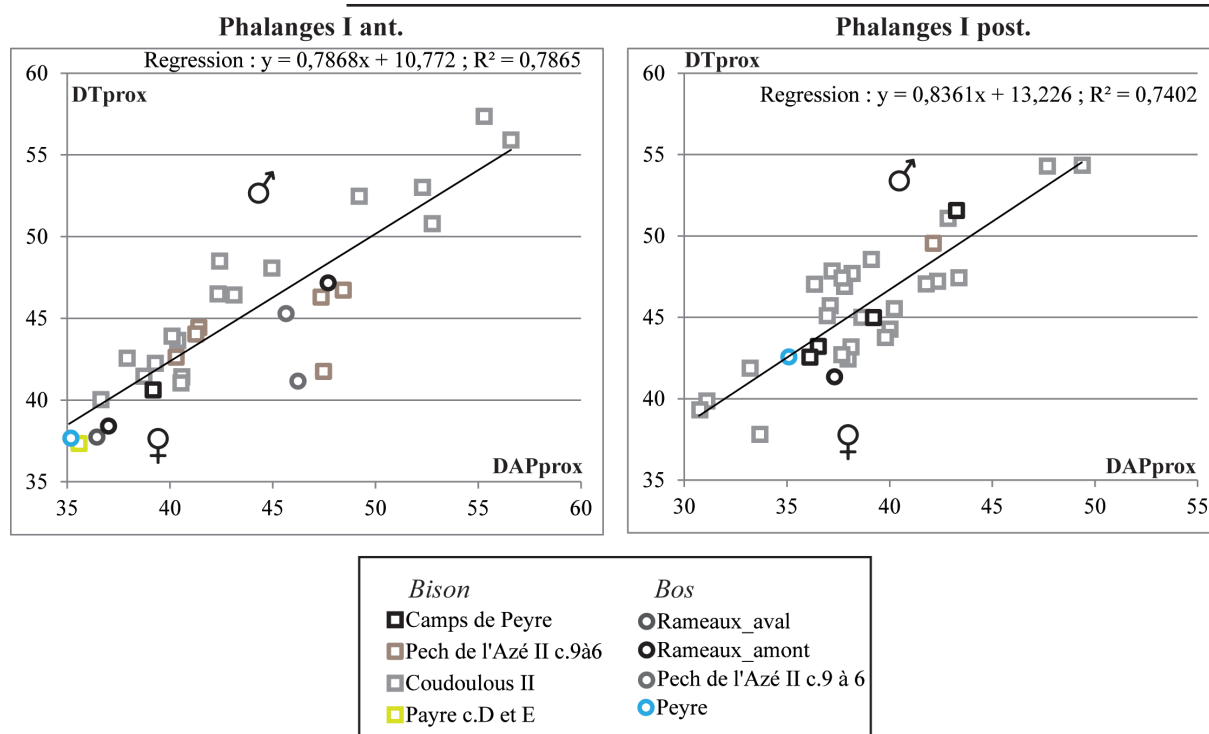


Figure 125 : Distinction des bovinés mâles et femelles à partir de la largeur et de l'épaisseur proximale de la première phalange.

En terme de biométrie comparée (cf. annexe p. 112 à 113), les bisons des sites de Coudoulous II c. 9, Camp-de-peyre et Pech de l'Azé II c. 9 à 6 semblent de taille équivalente tandis que ceux de Payre c. D et E sont plus petits. Le dimorphisme sexuel entre les animaux des sites de Pech de l'Azé II c. 9 à 6 et Coudoulous II c. 9 est toujours assez important. En ce qui concerne les aurochs, les individus de l'Igue des Rameaux Aval et Amont et de Peyre sont d'assez petite taille à l'inverse de ceux de Pech de l'Azé II c. 9 à 6.

- **Deuxième phalange.**

Comme pour les premières phalanges des critères morphologiques permettent de distinguer les phalanges II de *Bos* des phalanges II de *Bison*. Sur la face dorsale, l'empreinte tendineuse est plus profonde et mieux marquée chez *Bison* que chez *Bos* (Olsen, 1968 ; Roman, 2008) comme c'est le cas sur 90% des phalanges II attribuée à *Bison*. 14% des phalanges II attribuées à *Bos* ont une insertion tendineuse bien marquée mais elles correspondent à des individus mâles particulièrement imposants (Coudoulous II c. 9 : n°10532 et n°11540). En vue latérale, la marge



dorsale est sub-rectiligne chez *Bison* et plus convexe chez *Bos* (Olsen, 1960 ; Roman, 2008). Ce critère sépare assez bien les espèces puisqu'il a été observé sur 92% des phalanges II attribuées à *Bison* et 85% de celles attribuées à *Bos*. Sur la face proximale, le bord proximo-plantaire dessine un angle très brusque chez *Bison* et un cran peu profond chez *Bos* (McCuaig Balkwill et Cum-baa, 1992 ; Roman, 2008). Ce critère est assez sûr puisqu'il a été observé sur 94% des phalanges de *Bison* et 91% de celles de *Bos*.

Le rapport entre la longueur de l'os et la largeur de l'extrémité distale (Longueur/DT-dist*100) permet de distinguer les phalanges antérieures des phalanges postérieures (Roman, 2008). Les indices les plus petits se retrouvent chez les phalanges antérieures et les plus importants sur les phalanges postérieures (cf. annexe p. 114 à 115).

Le rapport de la largeur de la diaphyse des phalanges II sur leur épaisseur (DTdia et DAPdia) permet quant à lui de séparer les phalanges d'individus mâles d'individus femelles (**Fig. 126**). Les dimensions des mâles de chacun des taxons sont plus importantes que celles des femelles, mais de même que sur les premières phalanges, un décalage existe entre les bisons et les aurochs. La taille des phalanges de ces derniers semble proportionnellement moins importante par rapport aux bisons.

D'un point de vue métrique (cf. annexe p. 114 à 115), les bisons de Coudoulous II c. 9, Camp-de-peyre, Pech de l'Azé II c. 9 à 6 et Payre c. G et F semblent de taille similaire tandis que les individus de Payre c. D et E sont plus petits. Le dimorphisme sexuel à Camp-de-peyre et Coudoulous II c. 9 est bien présent sur les phalanges II. Chez les aurochs, les individus femelles de l'Igüe des Rameaux sont de taille plus réduite que ceux de Pech de l'Azé II c. 9 à 6. Les mesures des aurochs mâles sont toutes assez semblables dans chacun des gisements.



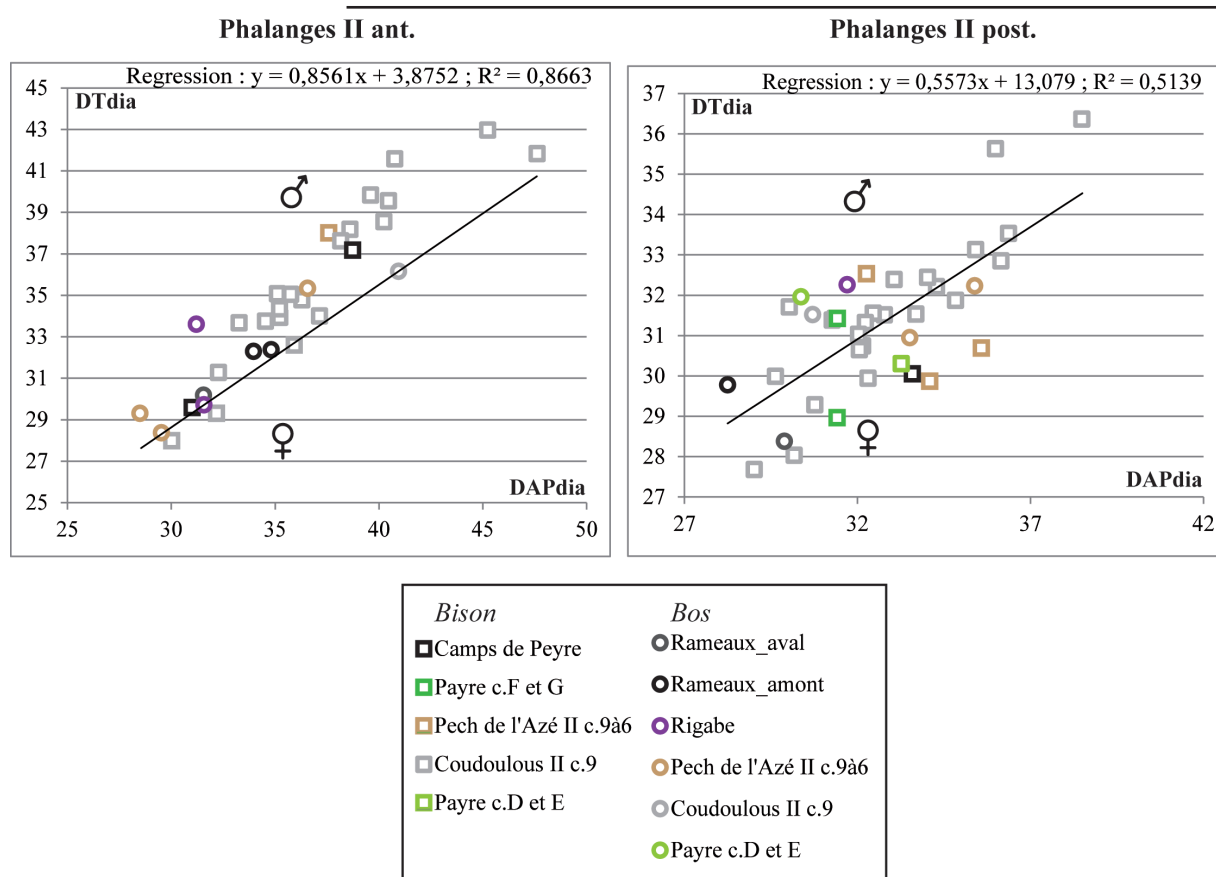


Figure 126 : Distinction des bovinés mâles et femelles à partir de la largeur et de l'épaisseur de la diaphyse de la deuxième phalange.

- **Troisième phalange.**

La morphologie des troisièmes phalanges de *Bos* et de *Bison* varie sur un point en particulier. En vue abaxiale, le profil du bord plantaire est sinueux chez *Bos*, alors qu'il est plus rectiligne ou légèrement concave chez *Bison* (McCuaig Balkwill et Cumbaa, 1992 ; Roman, 2008).

L'indice comparant la longueur totale par rapport à la longueur dorsale (Longueur totale/Longueur dorsale*100) permet de distinguer les phalanges III antérieures des postérieures (Roman, 2008). Les rapports les plus faibles sont observés sur les phalanges postérieures et les plus forts, sur les phalanges antérieures (cf. annexe p. 116 à 117).

Le rapport de la longueur dorsale sur la hauteur des phalanges permet également de séparer les mâles des femelles (**Fig. 127**). Le décalage entre les aurochs et les bisons observés sur



les autres phalanges semble moins marqué sur la phalange III.

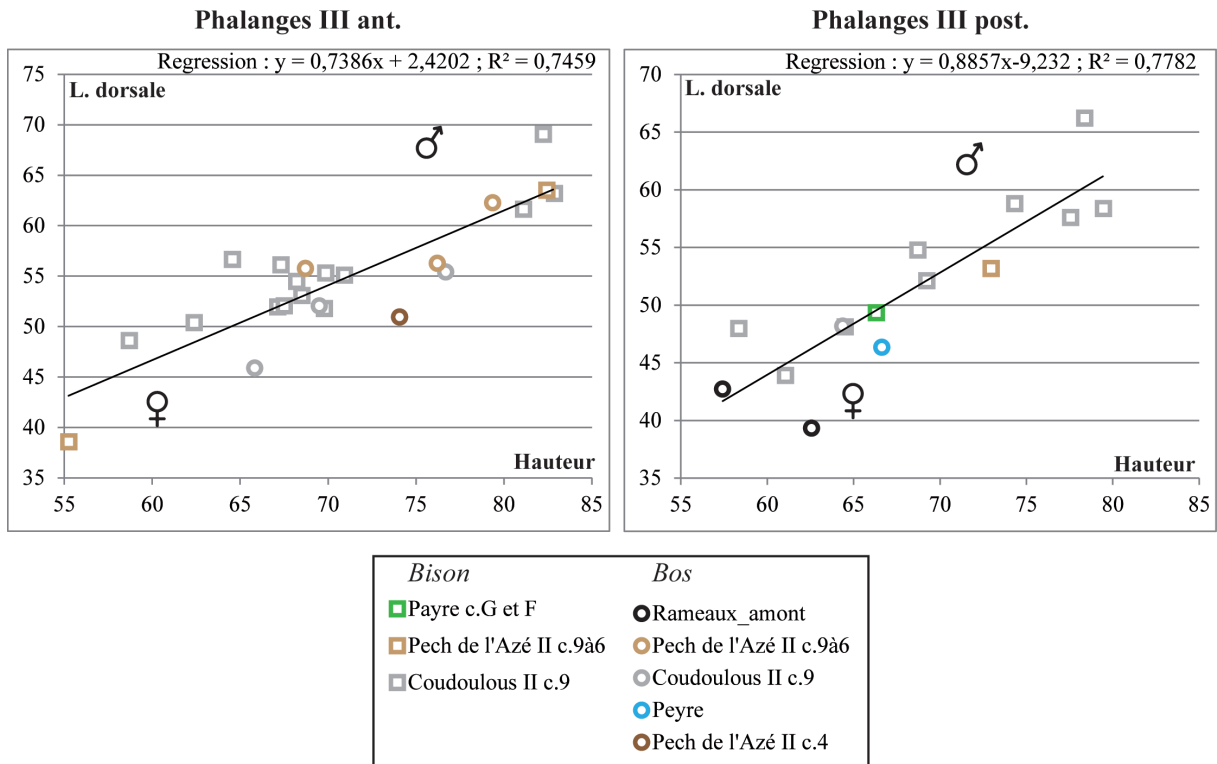


Figure 127 : Distinction des bovinés mâles et femelles à partir de la longueur dorsale et de la hauteur de la troisième phalange.

D'un point de vue métrique, les troisièmes phalanges de bisons femelles de Coudoulous II c. 9, Pech de l'Azé II c. 9 à 6 et de Payre c. G et F sont de taille équivalente. Les mâles des sites de Pech de l'Azé II c. 9 à 6 et de Coudoulous II c. 9 sont toujours bien plus grands que les femelles. Pour les aurochs femelles, les individus de Coudoulous II c. 9 et Pech de l'Azé II c. 9 à 6 sont de taille similaire, tandis que celles de l'Igüe des Rameaux-Amont sont beaucoup plus petites (cf. annexe p. 116 à 117).



6. Synthèse des données paléontologiques et paléoenvironnementales des bovinés.

L'étude du matériel des bovinés de la fin du Pléistocène moyen et du début du Pléistocène supérieur dans le Sud de la France permet de soulever plusieurs questions. Tout d'abord, quelle est la fréquence relative des aurochs et bisons dans les niveaux archéo-paléontologiques et quels ont été les critères de détermination spécifique les plus solides ? Ensuite, à quel stade évolutif correspondent les grands bovidés étudiés et comment nous informent-ils sur la position chronologique des gisements ? Et enfin, quels liens existent-ils entre leur morphologie générale et leur mode alimentaire, traduisant leurs interactions avec l'environnement ?

L'étude morphologique du matériel dentaire et des éléments postcrâniens permet de discuter de la présence et de la répartition des deux genres *Bos* et *Bison* (Tabl. 44). Elle confirme que la présence concomitante des deux taxons est très fréquente (Delpech, 1999). *Bos* est signalé dans presque tous les gisements, tandis que les indices de présence de *Bison* sont plus espacés dans le temps. La zone étudiée se situe dans le sud de l'Europe a déjà été reconnue comme une zone refuge par plusieurs auteurs (Petit et al., 2003 ; Stewart et al., 2010) et pourrait expliquer la présence quasi continue des aurochs.

Site	MIS	Localisation	Aurochs	Bison
Camps-de-Peyre	12	Sud-Ouest		x
Igue des Rameaux-Amont	11/9	Sud-Ouest	x	
Igue des Rameaux-Aval	11/9	Sud-Ouest	x	
Lunel-Viel	7	Sud-Est	x	
Payre c.G et F	7	Sud-Est	x	x
Rigabe	6	Sud-Est	x	
Combe-Grenal c.63 à 56	6	Sud-Ouest	x	x
Suard	6	Sud-Ouest	x	x
Pech de l'Azé II c.9 à 6	6	Sud-Ouest	x	x
Coudoulous II c.9	6	Sud-Ouest	x	x
Payre c.D et E	6/5	Sud-Est	x	x
Pech de l'Azé II c.4	5	Sud-Ouest	x	
Peyre	5	Sud-Ouest	x	

Tableau 44 : Résumé des présences/absences des aurochs et des bisons dans les gisements étudiés.

Les caractères morphologiques permettant de distinguer l'un ou l'autre taxon semblent plus robustes sur le squelette que sur le matériel dentaire. La variabilité morphométrique observée sur le matériel dentaire est très importante et un grand nombre de critères sont nécessaires pour s'assurer d'une détermination. Sur le squelette, plusieurs ossements permettent une déter-



mination solide, entre autres les métapodes, les os du tarse et du carpe et l'extrémité distale du tibia. Ces résultats confirment les travaux antérieurs (Arambourg, 1958 ; Delpech, 1972 ; Brugal, 1983, 1984 ; Auguste, 1995 ; Magniez, 2010).

Le dimorphisme sexuel est très important chez tous les bovidés (Brugal, 1983, 1999 ; Drees, 2005 ; Lewis, 2005 ; Vuure, 2005) et doit être absolument considéré dans les comparaisons biométriques entre plusieurs populations. Lorsque les échantillons sont suffisants, le rapport entre l'épaisseur de l'os et sa largeur permet presque toujours d'attribuer un sexe aux individus. Il peut exister un « décalage » métrique entre *Bos* et *Bison* pour certains os (comme les phalanges ou les tarsiens), ainsi, la détermination taxinomique doit être connue avant de distinguer les sexes.

a) *Attribution taxinomique des aurochs et des bisons.*

- **Attribution taxinomique des bisons**

L'étude métrique des bisons de Payre, Suard, Pech de l'Azé II c. 9 à 6, Coudoulous II c. 9 permet de les associer à *Bison priscus*. Leur morphologie est assez homogène : ils se rapprochent en particulier des bisons de Châtillon-Saint-Jean et de Roter-Berg et se distinguent nettement du *Bison schoetensacki* de Durfort, des petits *Bison priscus* du Pléistocène supérieur de Jaurens, Tournal et de l'Arquet, mais aussi des grands *Bison priscus* (*gigas* ?) de Taubach et *Bison priscus priscus* de Mosbach, (Fig. 105, 106, 107, 122 et 123). En 1999, J.-Ph. Brugal propose de séparer les *Bison priscus* en trois chrono-sous-espèces en fonction de leur taille (cf. *supra*). Ainsi, les *Bison priscus* de Payre, Suard, Pech de l'Azé II et Coudoulous II sont attribués à la *Bison priscus mediator*. Les différences morphologiques entre les différentes populations de bisons seront discutées ci-après.

Seul le bison de Camp-de-peyre se distingue du reste de l'échantillon, en raison de l'importante gracilité de ses métatarsiens III-IV plus proche des bisons de Durfort que de ceux de la fin du Pléistocène moyen. Le faible effectif ne permet pas d'étude plus complète, mais compte tenu des données disponibles, ce bison sera attribué à *Bison cf. schoetensacki*.



- **Attribution taxinomique des aurochs**

Notre étude morphométrique démontre la présence de *Bos* dans les sites de l'Igue des Rameaux, Lunel-Viel, Payre, Rigabe, Combe-Grenal, Suard, Pech de l'Azé II, Coudoulous II et Peyre. A l'inverse de *Bison*, ces animaux connaissent des variations de taille importante entre les différentes populations (Fig. 128). Des auteurs suggèrent une corrélation entre la taille des aurochs et les variations de température (Davis, 1981 ; Eisenmann et al., 2002) et d'autres observent également une diminution de la taille des aurochs depuis le Riss jusqu'à l'Holocène (Cerilli et Petronio, 1991). Les deux explications ne s'excluent pas complètement mais seront discutées ci-après. D'un point de vue taxinomique, Von Leithner propose en 1927 de distinguer l'aurochs pléistocène de celui de l'Holocène et de nommer le premier *Bos primigenius trochoceros*. Les aurochs de Lunel-Viel et de Biache-Saint-Vaast (MIS 7) ont été attribués à ce taxon (Brugal, 1983 ; Auguste, 1995), et c'est cette appellation qui sera retenue pour tous les aurochs des gisements et matériel étudiés.

b) Variations de la masse corporelle des bovinés en fonction de facteurs paléoenvironnementaux, climatiques et de leurs modes alimentaires

L'étude morphométrique des osseux des bovinés, et en particulier des métapodes, montrent que ces espèces connaissent d'importantes variations de gabarit au cours du temps. Celles-ci peuvent être expliquées par des facteurs environnementaux, climatiques et/ou éthologiques (alimentation). Ces trois éléments explicatifs seront testés et évalués.

La masse des bovinés est estimée sur les dents (M1, P4, M2, M3 inférieures et M2 supérieures) en fonction des équations de Legendre (1986) et Janis (1990) (cf. chapitre III-partie II-2-b).

- **Variations de gabarit des aurochs**

L'étude du squelette postcrânien a notamment montré l'importance et la constance au cours du temps du dimorphisme sexuel (Fig. 104 et 121). Pour les démonstrations ultérieures, la masse a été estimée en fonction du matériel dentaire sur lequel la détermination sexuelle n'est pas possible, ainsi, seul le gabarit moyen des individus d'une même population (mâles et



femelles confondus) sera considéré.

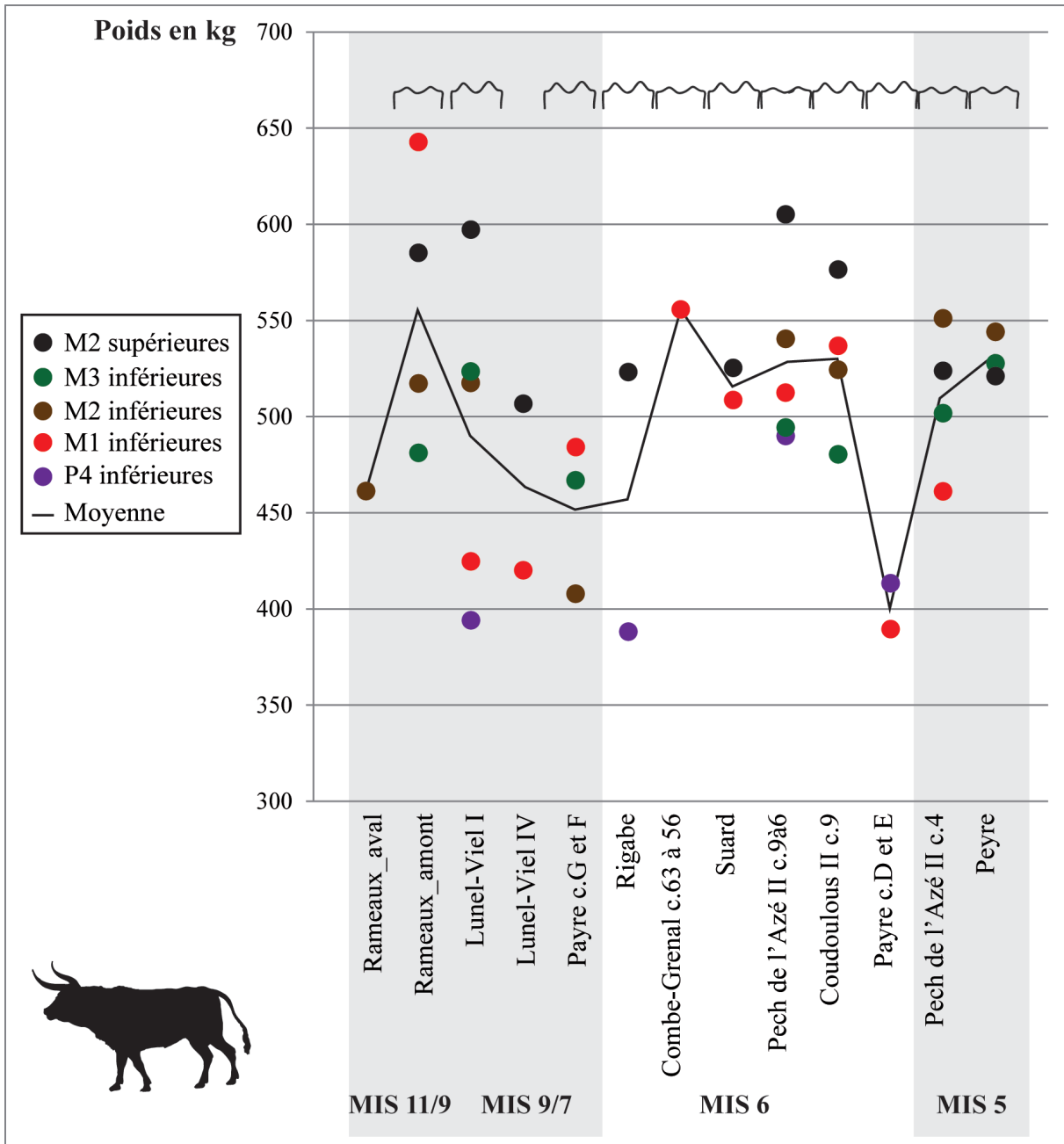


Figure 128 : Estimation du poids moyen des aurochs des gisements étudiés en fonction des M2 supérieures (noire), M3 inférieures (vert), M2 inférieures (marron), M1 inférieures (rouge) et P4 inférieures (violet). Les équations utilisées (Legendre, 1986 et Janis, 1990) sont détaillées dans le chapitre III-partie II-2-b. La moyenne pour chaque gisement est indiquée par la ligne noire. Le *mesowear score* est figuré pour chaque site à titre indicatif.



Le poids des aurochs varie énormément au cours du temps (**Fig. 128**). Le détail de l'étude paléoenvironnementale pour chacun des sites correspond au chapitre V-partie II.

- **Stades isotopiques 11 à 7 :**

- Igue des Rameaux-Aval : climat tempéré et variations saisonnières marquées. *Bos primigenius* correspond à des individus de petit gabarit.

- Igue des Rameaux-Amont : Climat en cours de refroidissement et variations saisonnières très importantes. Le poids estimé des aurochs est très important et semblable aux animaux du stade 6.

- Lunel-Viel : Climat méditerranéen tempéré et humide. Les aurochs sont petits avec un gabarit similaire à celui des individus de l'Igue des Rameaux-Aval et Payre c. G et F.

- Payre c. G et F : Climat subméditerranéen tempéré légèrement froid et sec. Les individus sont petits comme à l'Igue des Rameaux-Aval et Lunel-Viel.

- **Stade isotopique 6 :**

- Rigabe : Climat méditerranéen correspondant à un interstade tempéré. Le gabarit des aurochs est réduit comme à l'Igue des Rameaux-Aval, Lunel-Viel et Payre c. G et F.

- Combe-Grenal c. 63 à 56, Suard, Pech de l'Azé II c. 9 à 6 et Coudoulous II c. 9 : Climat froid et environnement steppique plus ou moins arboré. Les individus de ces quatre gisements ont un gabarit imposant très similaire à celui de l'Igue des Rameaux-Amont.

- Payre c. D et E : Climat subméditerranéen légèrement froid et humide. Les aurochs sont particulièrement légers, bien plus qu'à Lunel-Viel ou Payre c. G et F.

- **Stade isotopique 5 :**

- Pech de l'Azé II c. 4 et Peyre : Climat froid en cours de réchauffement. Les poids estimés des aurochs sont assez élevés bien que légèrement inférieurs aux individus du stade isotopique 6.

Le lien entre la taille des aurochs et la température est encore débattu (Davis, 1981 ; Cerilli et Petronio, 1991 ; Vuure, 2005 ; Wright et Viner-Daniels, 2015). Les données présentées ici tendent néanmoins à confirmer cette relation et soulignent la « sensibilité » importante de *Bos primigenius* aux variations climatiques. En effet, les individus des stades isotopiques froids (Combe-Grenal c. 63 à 56, Suard, Pech de l'Azé II c. 9 à 6, Coudoulous II c. 9), mais aussi



des interstades froids compris dans de grands ensembles isotopiques tempérés (Igue des Rameaux-Amont, Pech de l'Azé II c. 4 et Peyre) ont des gabarits beaucoup plus importants que les aurochs des stades isotopiques (Rameaux-Aval, Lunel-Viel) ou des interstades plus chauds (Rigabe).

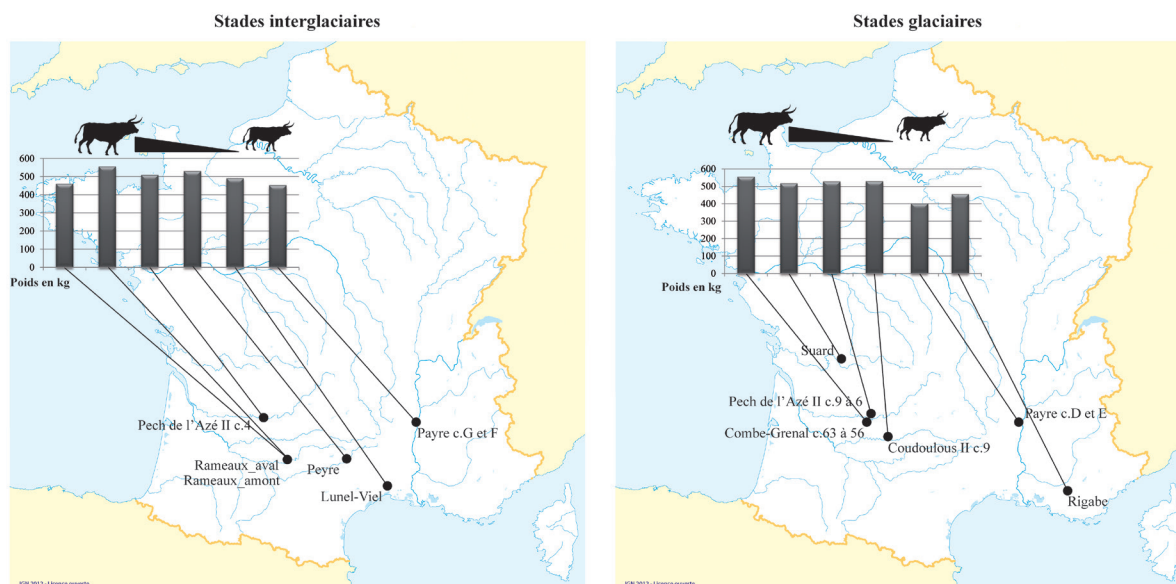


Figure 129 : Estimation du poids des aurochs de la fin du Pléistocène moyen (à gauche) et du début du Pléistocène supérieur (à droite) en fonction des stades isotopiques et de leurs localisations géographiques.

En plus des variations climatiques, la localisation géographique des gisements semble influencer également sur le gabarit des aurochs. Les individus du Sud-Est de la France (Lunel-Viel, Payre, Rigabe) seraient plus légers que les aurochs du Sud-Ouest à période chrono-climatique équivalente (Fig. 129). Cette différence serait accrue lors des périodes glaciaires et beaucoup plus ténue lors des interglaciaires. Les différences de poids estimés entre les aurochs du Sud-Est et ceux du Sud-Ouest de la France ont été testées à l'aide du test de Wilcoxon-Mann-Witney et sont bien significatives (stades interglaciaires : $p = 0,0024$; stades glaciaires : $p = 0,0484$).

L'impact de l'alimentation sur les variations de poids des aurochs a été évalué à partir des observations macroscopiques qui traduisent les tendances générales de l'alimentation des herbivores à l'inverse des observations microscopiques, beaucoup plus précises dans le temps et plus susceptibles de changer saisonnièrement.

Dans un premier temps, la corrélation individuelle (test de Spearman) entre chacune des



dents ayant servi à estimer les poids des aurochs et leurs mesowear score associés a été testée (n=50). Le résultat est significatif ($\rho = 0,3391$; $p = 0,0164$) et montre une corrélation positive très légère entre les deux variables. Le test de Spearman fait le lien entre l'importance du poids des aurochs et une alimentation de paisseur. Ces résultats confirment les observations de Saarinen et al., 2015. L'influence de l'alimentation est ainsi un facteur explicatif, des variations de gabarit des aurochs au cours du temps, bien moins puissant cependant que la localisation géographique et les changements climatiques.

- **Variations du gabarit des bisons**

Comme pour les aurochs, le poids des bisons a été estimé à partir de leurs dents. En effet, ce matériel est bien plus abondant et bien mieux conservé que les éléments osseux et permet de prendre en compte dans l'analyse un nombre plus important de gisements. Contrairement à *Bos primigenius*, le poids estimé des bisons à partir de leurs dents est relativement plus stable au cours du temps (**Fig. 130**).

A l'inverse des aurochs, les bisons ne semblent pas connaître de variations de gabarit en fonction des stades isotopiques. Le poids des bisons est relativement stable à la fin du Pléistocène moyen et au début du Pléistocène supérieur. Seuls les individus de Payre c. G et F sont significativement plus petits que les autres (Wilcoxon-Mann-Witney : $p=0,0001$) et pourraient témoigner d'un cline Sud-Est/Sud-Ouest comme il en existe chez *Bos*. D'autres bisons particulièrement petits d'Europe de l'Ouest et soumis à un climat méditerranéen ont été signalés (Maniakas et Kostopoulos, 2017).



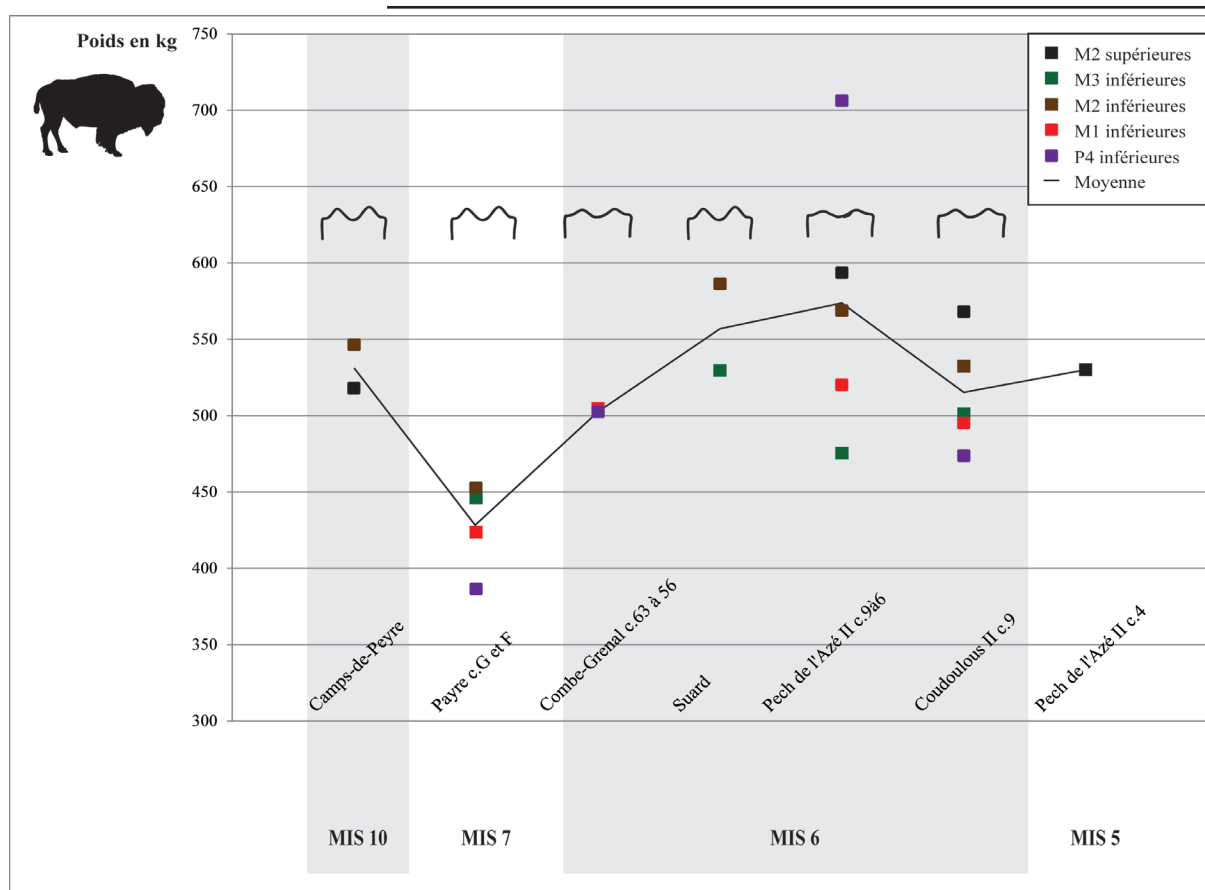


Figure 130 : Estimation du poids moyen des bisons des gisements étudiés en fonction des M2 supérieures (noire), M3 inférieures (vert), M2 inférieures (marron), M1 inférieures (rouge) et P4 inférieures (violet). Les équations utilisées (Legendre, 1986 et Janis, 1990) sont détaillées dans le chapitre III-partie II-2-b. La moyenne pour chaque gisement est indiquée par la ligne noire. Le *mesowear score* est figuré pour chaque site à titre indicatif.

L'impact de l'alimentation sur le poids des bisons a été testé à l'aide d'un test de Spearman sur la totalité des dents avec lesquelles le poids a été estimé et leur *mesowear score* associé. Comme pour les aurochs, il existe une légère corrélation positive ($\rho = 0,384$; $p = 0,0009$) entre le poids et l'alimentation comme l'a également observé Saarinen et al. (2015).

Contrairement aux aurochs, l'étude du squelette postcrânien des bisons montre une importante variation du dimorphisme sexuel au cours du temps (Fig. 108 et 124). En effet, la différence entre les indices de robustesse calculés sur les métapodes des mâles et des femelles tend à être beaucoup plus réduite dans les sites des stades isotopiques tempérés par rapport aux stades froids. Le dimorphisme sexuel chez les ongulés est lié à quatre facteurs principaux (Loison et al., 1999 ; Mooring et al., 2005 ; Pérez-Barberia et Yearsley, 2010) : le poids des individus, le degré de



polygynie, la ségrégation sexuelle et la compétition entre mâles pour la reproduction. Plusieurs facteurs peuvent expliquer une diminution des différences de gabarit entre mâles et femelles au sein d'un taxon comme une sélection sexuelle plus laxiste (Wronski et al., 2010), une réduction de la compétition entre mâles provoquant une diminution de leur taille (Isaac, 2005) et à l'inverse, l'augmentation de la compétition pour des ressources ou pour des mâles entre femelles est un facteur de l'augmentation de la taille de celles-ci (Pérez-Barberia et al., 2001 ; Isaac, 2005). Ralls (1976) considère néanmoins que la pression de la sélection sexuelle exercée sur les femelles n'agit pas directement sur leur taille et induit plutôt le succès des mâles les plus petits. En effet, dans un écosystème où la nourriture est limitée, lorsque le succès reproductif des mâles repose sur le taux de rencontres avec des femelles, les plus petits mâles sont avantagés (Blackenhorn et al., 1995). Ils ont en effet besoin de moins s'alimenter que les plus gros et peuvent allouer plus de temps à la reproduction (Blackenhorn et al., 1995).

Parmi les bisons en particulier, des variations du dimorphisme sexuel ont déjà été signalées. Chez les bisons des forêts américains, le dimorphisme sexuel est moins important sans être significativement différent par rapport aux bisons des plaines (van Zyll de Jong, 1986). Ces deux formes de bisons se distinguent également par des comportements et des structures sociales différentes. Les bisons américains actuels, des prairies, *Bison bison bison* connaissent une ségrégation sexuelle importante où les groupes de mâles et de femelles ne se rencontrent qu'au moment du rut (Mooring et al., 2005), tandis qu'elle est moindre chez les bisons américains des forêts, *Bison bison athabascae*. Quatre types de groupe sont documentés chez cette sous-espèce (Komers et al., 1993) : les mâles solitaires, les groupes de mâles, les groupes mixtes (les femelles et leurs petits) et les groupes d'adultes (mâles et femelles non-mères adultes).

La « théorie de la dispersion » (Geist, 1971) suggère que l'apparition ou la disparition de nouveaux territoires pour les espèces affecte énormément leur comportement, ce qui a un impact sur leur morphologie. L'accès à de nouvelles ressources ou leur disparition, la composition des groupes (importants ou dispersés), l'importance de la compétition sexuelle sont très liés aux territoires disponibles.

Ainsi, chez les bisons pléistocènes, on observe à la fois une réduction de la robustesse des mâles et une augmentation de celle des femelles durant les stades tempérés (**Fig. 108 et 124**). Ce phénomène concerne plusieurs classes de taille comme les grands bisons de Taubach et de Mosbach et les individus plus petits de Roter Berg et de Payre c. G et F et un même mode alimentaire, les mangeurs mixtes (connu pour deux des sites : Payre, cf. *supra* et Rivals et al., 2009b et Tau-



bach, cf. Rivals et al., 2009a) que l'on rencontre également durant les stades glaciaires. Les variations du dimorphisme sexuel chez *Bison* au cours du temps ne semblent pas être directement connectées aux variations de la température ou à leur localisation géographique comme pour les *Bos*. Elles seraient davantage associées à des ajustements du comportement et des relations entre les deux sexes (ségrégation moins stricte ? compétition pour la reproduction moins difficile ?) en réponse aux alternances climatiques froides et tempérées du Pléistocène.

c) *Conclusion.*

L'étude morphométrique des grands bovidés a permis, dans un premier temps, de préciser leur taxinomie. Tous les aurochs de l'étude sont attribués à *Bos primigenius trochoceros* et tous les bisons à *Bison priscus mediator* à l'exception de celui de Camp-de-peyre qui est rapproché de *B. cf. schoetensacki*.

Dans un second temps, le gabarit des bovinés a été estimé à l'aide d'équations appliquées au matériel dentaire et comparé à divers facteurs environnementaux (environnement/climat, géographie et alimentation). Les résultats diffèrent pour les deux taxons. Le poids des aurochs est avant tout corrélé à l'emplacement géographique des gisements (*i.e.* les individus soumis à un climat méditerranéen sont significativement plus légers que les individus du Sud-Ouest de la France). Cette observation serait également valable pour les bisons, mais nécessite d'être contrôlée à travers l'étude de plus de gisements. Dans une moindre mesure, les variations climatiques affectent également directement le gabarit de *Bos* : les individus les plus petits sont plus souvent retrouvés dans des moments d'interstades ou d'interglaciaires tempérés. Le poids global des bisons ne varie pas en fonction du stade isotopique, contrairement à l'importance du dimorphisme sexuel qui diminue lors des périodes tempérées et augmente pendant les périodes glaciaires. Ces variations traduiraient un changement du comportement des bisons au cours du temps. Une corrélation positive entre la consommation de plantes abrasives et le poids des aurochs et des bisons a été démontrée, mais l'impact de l'alimentation sur le gabarit serait minime.

Le Pléistocène est une période de brusques changements climatiques et environnementaux auxquels les grands bovidés se sont accommodés. Leurs modes d'adaptation varient néanmoins fondamentalement : pour les aurochs, c'est leur taille corporelle qui s'adapte aux changements climatiques, géographiques et alimentaires, pour les bisons, c'est leur comportement qui varie.





Image : snofoxx89.deviantart.com

Description anatomique et analyse paléontologique des bovinés, équidés et rhinocérotydés du Sud de la France.

La présence du cheval est fréquente dans les associations fossiles du Pléistocène, parfois bien représentée en nombre de restes et d'individus. L'étude anatomique et morphométrique de son squelette et des dents permet de mieux définir les tendances évolutives du genre *Equus*, et ses modes d'adaptations à des environnements et climats variés. La persistance de ce taxon à travers le temps et l'espace grâce à des transformations anatomiques rapides en font de bons marqueurs pour aborder les questions du climat et de l'environnement (Eisenmann, 1984).

II. Description anatomique et analyse paléontologique des populations d'*Equus* du Pléistocène moyen et du début du Pléistocène supérieur dans le Sud de la France

L'étude morphométrique des chevaux est très complexe dans la mesure où leur éthologie comme leur ostéologie s'adapte à des milieux très variés (Eisenmann, 1984 ; 1991a ; 1991b ; Van Asperen, 2012). La difficulté consiste alors à distinguer les caractères écophénotypiques des caractères spécifiques (Eisenmann, 1998a ; Van Asperen, 2010) et d'en tirer les conclusions adaptées. Afin de mener à bien ce travail, les chevaux des sites étudiés (Camp-de-peyre, Coudoulous II c.9, Lunel-Viel I, IV et V, La Micoque c.E, H et J, Payre, Pech de l'Azé II c. 9 à 4, Peyre, l'Igue des Rameaux Amont et Aval, Rigabe et l'Abri Suard) ont été comparés à quatorze séries fossiles de chevaux datées du Pléistocène moyen et supérieur attribuées à différentes espèces et représentant bien la variabilité du genre *Equus* (Tabl. 45). Aucune observation morphologique n'a pu être récoltée pour le cheval de Payre et ses données métriques nous ont été cordialement transmises par Ph. Fernandez.



Site	OIS	Taxons	Données
Mosbach	15/13	<i>E. mosbachensis</i>	Eisenmann, www.vera-eisenmann.com
Caune de l'Arago	12	<i>E. mosbachensis tautavelensis</i>	Bellai, 1998
Steinheim	11/9	<i>E. steinheimensis</i>	Van Asperen, com. Pers.
Bau de l'Aubesier (c. J&I)	7/6	<i>E. mosbachensis</i>	Fernandez, 2006
Châtillon saint Jean	6	<i>E. steinheimensis</i>	Chauviré, 1962 Mourer-Chauviré, 1972
Abri Suard	6	<i>E. piveteaui</i>	cité le chapitre dans lequel il y aura les données
Taubach	5e	<i>E. taubachensis</i>	Musil, 1977
Combe Grenal (c.35-1)	4/3	<i>E. germanicus</i>	Guadelli, 1987
Ajoie	4/3	<i>E. germanicus</i>	Savoy <i>et al.</i> , 2012
Portel Ouest	3	<i>E. germanicus</i>	Vézian, 2014
Sijérol	3	<i>E. gallicus</i>	Eisenmann, www.vera-eisenmann.com
Camiac	3	<i>E. gallicus</i>	Guadelli, 1987
Jaurens	3/2	<i>E. gallicus</i>	Eisenmann, www.vera-eisenmann.com

Tableau 45 : Liste des références de comparaisons utilisées dans l'étude des chevaux

Dans le cadre de cette étude, nous n'avons retenu que les éléments porteurs d'informations morphologique et biométrique. Ainsi, les tableaux d'inventaire ne reflètent pas l'intégralité des collections fossiles. Par ailleurs, certains ossements tels que les scapula, os coxaux, fémurs, tibia, phalanges II, stylets et plusieurs carpiens et tarsiens sont exclus de l'analyse, car ils sont trop rares ou trop abîmés pour permettre des comparaisons satisfaisantes (**Tabl. 46**). La fragmentation est parfois trop importante pour permettre des observations paléontologiques ou fonctionnelles (anatomiques) dans la majorité des ensembles. Enfin, certains os sont connus pour être très peu porteurs d'information comme le tibia (Bonifay, 1980). Le matériel étudié comprend 3778 restes, dont environ 45% de matériel dentaire.



Site	Crânes	Mandibules	Dents supérieures	Dents inférieures	Scapula	Humérus	Radius-Ulna	Métacarpe	Carpus	Pelvis	Fémur	Tibia	Métatarse	Styllet	Tarsiens	Phalanges	TOTAL
Camps-de-Peyre	1		59	49	5	16	21	7	8	2	11	14	8	3	15	19	238
Combe Grenal			3	14	1												18
Coudoulous II			33	17	4	4	5	2	34			2	5	16	29	16	167
Lune-Viel	1		86	73	7	24	26	45	19	9	10	33	50	61	87	105	636
Micoque			71	114	5	5	20	18	21		6	11	14	70	16	15	386
Payre			19	39	1	1	2	4	7		4	1	2	7	9	12	108
Pech de l'Azé II			119	175	1	1	3	2	19	1	3	4	3	7	22		360
Peyre			49	19		1	5	5	4	3	5	5	12	14	19	11	147
Igne des Rameaux	1	12	210	241	12	18	29	19	33	17	37	33	22	27	66	72	849
Rigabe			12	12		2		1					3		1		31
Abri Suard			164	123	17	77	29	19	77	6	56	73	14	61	72	50	838
TOTAL	3	12	825	876	53	149	140	122	222	38	127	176	133	266	336	300	3778

Tableau 46 : Inventaire complet des dents et ossements de chevaux étudiés.



1. Le crâne.

Seuls trois gisements ont livré des crânes presque entiers : Camp-de-peyre, les Rameaux-Amont et Lunel-Viel V. Ils ont été comparés à ceux du Pléistocène moyen de Mosbach (*E. mosbachensis*) et la Caune de l'Arago (*E. mosbachensis tautavelensis*), et du Pléistocène supérieur : Siréjol (*E. gallicus*), Missi (*E. missi*) et de la Volga (*E. chosaricus*) (Tabl. 47).

Mesures	Rameaux amont	Arago	Mosbach	Camps de Peyre	Lunel Viel	Siréjol	Missi	Volga
1	509,0		597,5		518,7	490,0	475,3	509,8
2	293,8		314,0			265,0	251,5	265,2
2-5	160,8	185,0	156,6	157,0		143,5	127,3	144,5
3						104,5	106,4	108,3
4		150,0				127,0	125,8	137,0
5	133,2	135,8	157,4		145,6	117,5	121,8	116,5
6	108,6		127,3		66,6	84,0	95,5	81,6
7	97,4	106,7	105,3	103,9	87,7	95,3	87,5	100,0
7 bis	85,3	88,5	88,3	83,2	77,1	81,0	74,8	85,0
8	180,4	193,9	198,0	186,7	173,0	176,3	162,0	185,0
9						66,5	69,0	69,0
10	53,6					48,0	50,6	49,3
10bis	42,9					42,5	45,0	43,3
11	174,9					158,0	158,8	168,0
12					373,6	371,5	352,3	388,0
13		235,0	242,0	218,9		223,0	209,6	221,0
14		230,0		203,9		205,0	201,3	218,0
15		115,0	120,0		112,3	112,0	104,6	115,0
16		72,3				64,0	56,1	70,5
17	77,6	81,6	75,7		74,4	71,5	60,3	70,8
17bis	48,6				51,3	45,5	40,5	49,3
18			650,0			542,5	514,0	565,0
19					12,7	10,5	11,3	11,7
20		15,2			15,6	15,0	12,7	13,1
21				64,3	65,2	63,5	64,0	62,7
22				59,2	55,3	60,0	56,8	59,8
23					424,6	384,0	365,0	383,3
24		235 ?	242,0	199,4		199,0	199,6	214,0
25			93,0		115,2	113,0	99,0	110,3
26	133,5			136,3	126,5	139,0	133,3	139,5
27				147,1	139,4	145,0	138,3	141,7
28					106,1	105,0	98,7	100,3
29		92,2	94,0		85,7	88,5	82,4	84,3
30		38,8	37,0		38,8	34,7	31,6	36,0
31						167,5	164,3	172,2
32						167,5	160,5	166,0
indice 5/1	26,2		26,3		28,1	24,0	25,6	22,9
indice 17/1	15,2		12,7		14,3	14,6	12,7	13,9

Tableau 47 : Dimensions comparées (en mm) des crânes des chevaux des Rameaux-Amont, Lunel-Viel et Camp-de-peyre (mesures d'après vera-eisenmann.com).



A Camp-de-peyre, le crâne retrouvé appartient à un étalon d'environ 5 ans (Guadelli et Prat, 1995). Aux Rameaux-Amont, il correspond à une femelle adulte (absence totale de canines) et à Lunel-Viel V, à un mâle âgé (canines présentes). Le crâne de Camp-de-peyre est de très grande taille, assez proche des chevaux de Mosbach et de la Caune de l'Arago, tandis que celui des Rameaux-Amont et surtout de Lunel-Viel V présentent de plus petites dimensions. Tous les crânes étudiés dépassent, par contre, en taille ceux des chevaux du Pléistocène supérieur : *E. gallicus* (Siréjol), *E. missi*, *E. chosaricus* (Volga). D'un point de vue morphologique, les crânes montrent des caractères caballins : le front plat, les fosses malaïres et lacrymales peu profondes et la gouttière longitudinale médiane marquée comme chez les chevaux de Stenon et de Mosbach (Guadelli et Prat, 1995). La largeur de la région incisive est très importante sur les trois crânes avec des indices (indice $17/1 \times 100$) dépassant 14 pour Lunel-Viel V et Camp-de-peyre (Guadelli et Prat, 1995) et dépassant 15 pour les Rameaux-Amont. A titre comparatif, les zèbres dont le museau est très étroit fournissent des indices compris entre 11,7 et 13,9 (Hoffstetter, 1952). Ce trait est considéré comme évolué par rapport au faible développement des incisives des chevaux villafranchiens (Bellai, 1998). En revanche, la ligne verticale passant par le bord rostral de l'orbite rencontre le maxillaire supérieur en arrière de la M3 sur les trois crânes étudiés. Ce caractère est d'ordinaire courant chez *Equus stenonis* ; chez *Equus caballus* cette ligne se trouve plutôt à l'aplomb du mésostyle de la M3 (Gromova, 1949).

L'allongement relatif du nez des chevaux serait régi par l'ambiance climatique (Eisenmann et al., 1985 ; Eisenmann, 1998b). Suivant la loi d'Allen, le museau serait proportionnellement plus long sous climat tempéré et plus court lorsque les températures sont basses. L'indice comparant la longueur du nez (mesure 5) à la longueur du crâne (mesure 1) montre que les chevaux de Lunel-Viel V et des Rameaux-Amont avaient un museau relativement allongé contrairement au cheval de Camp-de-peyre (sur des données publiées par Guadelli et Prat, 1995).

Au niveau de leur architecture (**Fig. 131**), les trois crânes sont similaires : ils présentent tous les trois des caractères majoritairement caballins (front plat, fosses malaïre peu profondes,...) et quelques autres plus archaïques (orbites situées en arrière sur le crâne). Ce mélange est régulièrement observé chez les chevaux du groupe *E. mosbachensis*. Il existe toutefois des différences entre ces crânes : celui de Camp-de-peyre se détache des deux autres par ses dimensions plus importantes et des caractères un peu plus archaïques, tels que la gouttière nasale moins prononcée. La morphométrie des crânes de Lunel-Viel V et des Rameaux-Amont est



assez proche. L'allongement du nez de ces chevaux traduit une ambiance climatique tempérée, à l'inverse des individus de Camp-de-peyre dont le museau court est corrélé à des températures froides.

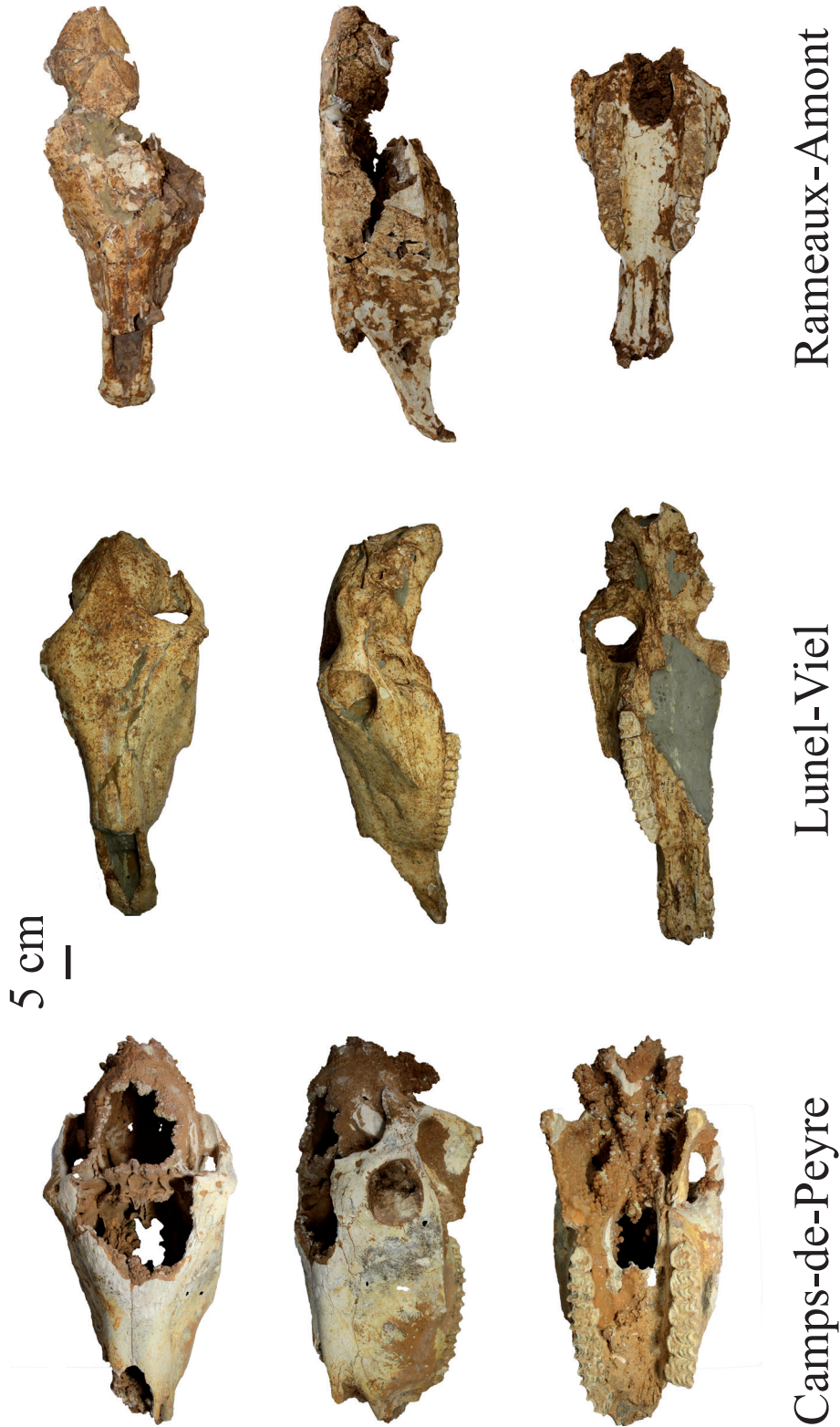


Figure 131 : Vues frontales, latérales et ventrales des crânes de chevaux de Camp-de-peyre, Lunel-Viel et l'Igüe des Rameaux-Amont.



2. Dents supérieures : morphométrie.

Le corpus étudié comprend huit cent-vingt-cinq dents supérieures (Tabl. 48) avec une représentation très variée selon les sites. Ainsi, le site des Rameaux représente 25,8% de l'effectif total des dents étudiées et Combe-Grenal, seulement, 0,4%. La distinction entre P3 et P4 comme entre M1 et M2 est assez délicate. La plupart des auteurs préfèrent donc les étudier sans les séparer. Nous avons procédé de même pour que nos données restent comparables à celles du corpus de comparaison.

Tableau 48 : Inventaire des dents supérieures de chevaux des sites étudiés par rang dentaire et latéralisation

Site	Rang	Gauche	Droite	TOTAL	Site	Rang	Gauche	Droite	Indet	TOTAL	
Camps-de-Peyre	DP2 sup	1	2	3	Pech de l'Azé c.9a6	DP2 sup	1			1	
	DP3-4 sup	5	7	12		DP3-4 sup	2	4			6
	P2 sup	4	3	7		P2 sup	5	4			9
	P3-4 sup	6	9	15		P3-4 sup	16	14			30
	M1-2 sup	9	8	17		M1-2 sup	10	10			20
	M3 sup	2	3	5	M3 sup	3	5			8	
TOTAL C. DE PEYRE		27	32	59	TOTAL		37	37		74	
Combe-Grenal c. 63 à 56	P2 sup	2		2	Pech de l'Azé c.5	P3-4 sup	1			1	
	M1-2 sup		1	1	M1-2 sup	1				1	
TOTAL C. GRENAL		2	1	3	TOTAL		2			2	
Coudoulois II c.9	P2 sup	3	2	5	Pech de l'Azé II c.4	DP2 sup		1		1	
	P3-4 sup	5	8	13		P2 sup	2	2			4
	M1-2 sup	5	5	10		P3-4 sup	10	4			14
	M3 sup	2	3	5		M1-2 sup	10	5			15
TOTAL COUDOULOIS		15	18	33	M3 sup	6	3			9	
Lunel Viel I Ens. Sup	DP3-4 sup	1		1	TOTAL		28	15		43	
	P2 sup	2	4	6	TOTAL P. DE L'AZE II		67	52		119	
	P3-4 sup	7	6	13	Peyre	DP2 sup	1			1	
	M1-2 sup	2	2	4		DP3-4 sup	4	1			5
	M3 sup	2	1	3		P2 sup	3	5			8
		14	13	27		P3-4 sup	8	5			13
TOTAL						M1-2 sup	5	7			12
Lunel Viel I Ens. Inf.	DP2 sup	3	2	5	M3 sup	6	4			10	
	DP3-4 sup	4	5	9	TOTAL PEYRE		27	22		49	
	P2 sup	2	3	5	Rameaux aval	DP2 sup	2	1	1	4	
	P3-4 sup	7	4	11	DP3-4 sup	2	2	3	7		
	M1-2 sup	5	5	10	P2 sup		1	3	4		
	M3 sup	3	1	4	P3-4 sup	2	2	3	7		
TOTAL		24	20	44	M1-2 sup	5	5	10			
Lunel-Viel IV	DP2 sup	1		1	M3 sup		2	2		4	
	DP3-4 sup		2	2	TOTAL		11	8	15	34	
	P2 sup	3	1	4	Rameaux amont	DP2 sup	4	3		7	
	P3-4 sup		1	1	DP3-4 sup	6	6			12	
	M3 sup	1		1	P2 sup	13	12	1	26		
TOTAL		5	4	9	P3-4 sup	19	27	1	47		
Lunel Viel V	P2 sup	1		1	M1-2 sup	27	30			57	
	P3-4 sup	2		2	M3 sup	14	12			26	
	M1-2 sup	2		2	TOTAL		83	90	2	175	
	M3 sup	1		1	Rameaux c.30	M1-2 sup	1			1	
			6		6	TOTAL RAMEAUX		95	98	17	210
TOTAL LUNEL-VIEL		49	37	86	Rigabe	P3-4 sup	1	5		6	
Micoque c. E	DP3-4 sup		1	1	M1-2 sup	2	3			5	
	P2 sup	2	3	5	M3 sup	1				1	
	P3-4 sup		3	3	TOTAL RIGABE		4	8		12	
	M1-2 sup		1	1	Suard c. 53	DP2 sup	1			1	
	M3 sup	3	5	8	DP3-4 sup	1				1	
TOTAL		5	13	18	P2 sup	1			1		
Micoque c.H	DP3-4 sup	1	1	2	P3-4 sup	4	1			5	
	P2 sup	1		1	M1-2 sup	2				2	
	P3-4 sup	2		2	TOTAL		9	1		10	
	M1-2 sup		2	2	Suard c. 52	DP2 sup		1		1	
	M3 sup	1	3	4	DP3-4 sup	4	6			10	
TOTAL		5	6	11	P2 sup	2	3			5	
Micoque c. J	DP3-4 sup	2	2	4	P3-4 sup	8	2			10	
	P2 sup	4	4	8	M1-2 sup	9	1			10	
	P3-4 sup	3	10	13	M3 sup	2	2			4	
	M1-2 sup		8	8	TOTAL		25	15		40	
	M3 sup	2	7	9	Suard c. 51	DP2 sup	4	1		5	
TOTAL		11	31	42	DP3-4 sup	7	3			10	
TOTAL LUNEL-VIEL		49	37	86	P2 sup	4	4			8	
Payre c. G	P2 sup	1		1	P3-4 sup	12	13			25	
	M1-2 sup	1		1	M1-2 sup	17	19			36	
	M3 sup	1		1	M3 sup	11	5			16	
			3		3	TOTAL		55	45		100
Payre c. F	DP3-4 sup	1	1	2	Suard c. 50	DP3-4 sup				2	
	P3-4 sup	2	3	5	P3-4 sup	2	2			4	
	M1-2 sup	4	2	6	M1-2 sup	4	2			6	
	M3 sup	1		1	M3 sup	1	1			2	
			8	6	14	TOTAL		7	7		14
Payre c. D	P3-4 sup		1	1	TOTAL SUARD		96	68		164	
	M1-2 sup		1	1	TOTAL DENT SUP					825	
TOTAL			2	2							
TOTAL PAYRE		11	8	19							



a) *Les dents déciduales : morphométrie.*

Les dimensions comparées des dents déciduales supérieures se trouvent en annexe p. 125 à 126.

- **Deuxième dents déciduale supérieure.**

Trois D2 supérieures décrites à **Camp-de-peyre**.

- Face interstylière du paracône convexe pour deux dents sur trois.
- Face interstylière du métacône concave.
- Protocône bilobé pour deux dents sur trois.
- Parastyle large et simple
- Mésostyle large et dédoublé.
- Métastyle étroit et simple
- Pli caballin peu marqué voire absent

Les dimensions des D2 supérieures des chevaux de Camp-de-peyre sont très importantes et dépassent en taille tous les autres échantillons de comparaison ou étudiés.

Sept D2 supérieures décrites dans la **partie Amont de l'Igue des Rameaux**, quatre dans la **partie Aval**.

- Face interstylière du paracône : plate (2) ou concave (2) partie aval, plate (3) ou concave (4) partie amont.
- Face interstylière du métacône : concave (4) partie aval ; concave (6 sur 7) partie amont.
- Protocône plat.
- Parastyle simple et étroit partie amont. Simple et étroit (2) ou dédoublé et large (2) partie aval.
- Mésostyle large et dédoublé, métastyle étroit et simple.
- Pli caballin peu exprimé partie aval, légèrement marqué (4 sur 7) partie amont.
- Plissement des fossettes peu développé (4 sur 7 amont, 3 sur 4 aval).

Les dimensions des D2 supérieures des deux ensembles de l'Igue des Rameaux sont assez importantes surtout en ce qui concerne leur longueur. Elles se rapprochent des dents des chevaux du Pléistocène moyen de Bau de l'Aubesier et du début du Pléistocène supérieur de Combe-Grenal.



Les dimensions de ces dents semblent néanmoins assez stables au cours du temps.

Cinq D2 supérieures ont été décrites pour l'**ensemble inférieur de Lunel-Viel I**. Seules deux d'entre elles sont suffisamment bien conservées pour permettre des observations morphologiques.

- Face interstylière du paracône plate sur une dent, convexe sur l'autre.
- Face interstylière du métacône concave sur une dent, plate sur l'autre.
- Protocône plat.
- Parastyle large et simple.
- Mésostyle large, simple sur une dent, dédoublé sur l'autre.
- Métastyle étroit et simple.
- Pas de pli caballin.

Les dimensions de ces dents sont assez importantes, comparables aux D2 supérieures de l'Igou des Rameaux, de Suard ou du Bau de l'Aubesier du Pléistocène moyen.

Une seule D2 supérieure est connue dans la **grotte IV de Lunel-Viel**.

- Faces interstylières du paracône et du métacône concaves.
- Parastyle et mésostyle simples et larges.
- Métastyle est simple et étroit.
- Pli caballin absent.

Les dimensions de cette dent sont particulièrement réduites, mais entrent dans la variabilité connue dans l'ensemble inférieur de Lunel-Viel I.

Sept D2 supérieures dans les couches 53, 52 et 51 de **Suard**, dont la morphologie est assez homogène.

- Face interstylière du paracône concave (un cas convexe, couche 51).
- Face interstylière du métacône concave (plate dans deux cas).
- Protocône plat (bilobé dans deux cas).
- Parastyle et mésostyle larges et dédoublés (simples dans un cas).
- Métastyle simple et étroit.
- Pli caballin très marqué (absent dans un cas).

D'un point de vue métrique, les D2 supérieures de la grotte de Suard sont de grande taille et présentent un protocône assez allongé dans les trois couches où elles sont représentées.



Une seule D2 supérieure, assez mal conservée à **Pech de l'Azé II c. 9 à 6.**

- Face interstylière du métacône plate.
- Protocône plat.
- Parastyle et mésostyle larges et dédoublés.

Une seule D2 supérieure pour **Pech de l'Azé II c. 4.**

- Faces interstylières du paracône et du métacône concaves.
- Protocône plat.
- Parastyle et mésostyle larges et simples.
- Métastyle étroit et simple.
- Pli caballin absent.

Seule la longueur (DMD) du protocône a pu être mesurée sur la dent des niveaux inférieurs ; celle-ci est très importante et comparable uniquement aux dents des chevaux les plus récents de la fin du Pléistocène moyen et du Pléistocène supérieur (Suard ou Jaurens). Les dimensions de la dent des niveaux supérieurs et en particulier la longueur du protocône sont assez modestes.

Une D2 supérieure dans le site de **Peyre.**

- Face interstylière du paracône convexe.
- Face interstylière du métacône concave.
- Protocône plat.
- Parastyle large et simple.
- Mésostyle large et dédoublé.
- Métastyle étroit et simple.
- Pli caballin marqué.

Les dimensions de cette dent, dont la longueur (DMD) du protocône, sont importantes.

- **Troisième-quatrième dents déciduale supérieure.**

Douze D3-4 supérieures à **Camp-de-peyre.**

- Face interstylière du paracône et du métacône concave.
- Protocône bilobé pour 58,3% des dents.



- Parastyle large et dédoublé (pour 66,6% des dents).
- Mésostyle large et dédoublé (pour 91,6% des dents).
- Méastyle étroit et simple.
- Pli caballin marqué sur 50% des dents, absent pour 25% des cas.

Comme pour les D2 supérieures, les D3-4 supérieures de Camp-de-peyre ont des dimensions importantes. Le protocône n'est pas particulièrement allongé.

Sept D3-4 dans les trois couches étudiées du site de **La Micoque**.

- Face interstylière du paracône concave ou convexe.
- Face interstylière du métacône plus souvent concave.
- Protocône bilobé (83,3% des dents).
- Parastyle et mésostyle larges et simples.
- Méastyle étroit et simple.
- Pli caballin très marqué.

Les dimensions des dents sont assez homogènes et ne se distinguent des autres groupes que par un protocône relativement court comme à Camp-de-peyre ou Lunel-Viel.

Douze D3-4 pour les **Rameaux-Amont**, sept pour les **Rameaux-Aval**.

- Face interstylière du paracône concave pour 83,3% des dents Amont, plates pour 57,1% des dents Aval.

- Face interstylière du métacône concave.
- Parastyle et mésostyle larges et dédoublés.
- Méastyle étroit et simple.
- Pli caballin bien marqué pour 71,4% des dents Aval et juste 33,3% des dents Amont.
- Plissement des fossettes marqué pour 83,3% des dents Amont et 85,7% des dents Aval.

Comme pour les D2 supérieures, les dimensions des D3-4 ne semblent pas vraiment varier au cours du Pléistocène. Les dents des deux ensembles des Rameaux sont cependant de grande taille avec une largeur (DVL) et une longueur (DMD) du protocône importantes.

Dix D3-4 supérieures dans la **grotte I de Lunel-Viel** : une dans l'ensemble supérieur et neuf dans l'ensemble inférieur.

- Face interstylière du paracône et du métacône concave.



- Protocône plat (dédoublé pour deux dents de l'ensemble inférieur).
- Parastyle large et dédoublé.
- Mésostyle large, dédoublé pour 66,6% des dents.
- Métastyle simple et étroit.
- Pli caballin absent.

D'un point de vue métrique, la dent de Lunel-Viel I de l'ensemble supérieur rentre dans la variabilité des mesures des dents de l'ensemble inférieur.

Deux D3-4 supérieures dans la **grotte IV de Lunel-Viel**.

- Face interstylière du paracône et du métacône concave pour l'une, ou convexe pour l'autre.
- Protocône plat.
- Parastyle large et simple.
- Mésostyle large, simple pour une, dédoublé pour l'autre.
- Métastyle étroit et simple.
- Pli caballin bien marqué dans le seul cas observable.

Comme pour les D2 supérieures, les dimensions des D3-4 supérieures des chevaux de Lunel-Viel IV sont particulièrement réduites, excepté sur le diamètre mésio-distal du protocône, très allongé sur ces deux dents.

Vingt et une D3-4 supérieures dans l'abri **Suard** : dix dans la couche 52, et huit dans la couche 51, trois dans la couche 53. Comme pour les DP2 supérieures, les observations morphologiques sont assez homogènes entre les couches.

- Face interstylière du paracône et du métacône concave.
- Protocône très souvent bilobé pour 90,5 % des dents.
- Parastyle et mésostyle larges, dédoublés pour 71,4% des parastyles et 76,1% des mésostyles.
- Métastyle étroit et simple.
- Pli caballin très marqué (95,2% des cas).

D'un point de vue métrique, les D3-4 supérieures des chevaux de Suard se caractérisent par des protocônes assez allongés comme aux Rameaux-Aval ou à Peyre par exemple.

Cinq D3-4 supérieures dans les **couches 9 à 6 de Pech de l'Azé II**.

- Face interstylière du paracône plutôt concave pour trois dents sur cinq.



- Face interstylière du métacône plate pour trois dents sur cinq.
- Protocône plutôt bilobé pour trois dents sur cinq.
- Parastyle large pour quatre dents, dédoublé pour trois dents sur cinq.
- Mésostyle large et dédoublé.
- Métastyle étroit et simple.
- Pli caballin très marqué sur une dent, à peine dessiné sur une autre, non observable pour le reste.

D'un point de vue métrique, la longueur du protocône est assez importante et dépasse les dimensions de Camp-de-peyre par exemple pour se rapprocher d'avantage des chevaux de Suard.

Cinq D3-4 supérieures dans le site de **Peyre**.

- Face interstylière du paracône concave pour quatre dents sur cinq.
- Face interstylière du métacône concave.
- Protocône bilobé pour trois dents sur cinq.
- Parastyle et mésostyle larges et dédoublés.
- Métastyle étroit et simple.
- Pli caballin bien marqué sur quatre dents.

D'un point de vue métrique, la longueur du protocône est assez importante comme à Pech de l'Azé II ou à Suard par exemple.

b) Prémolaires et molaires définitives : morphologie.

- **Deuxième prémolaire supérieure.**

Sept P2 supérieures à **Camp-de-peyre**.

- Face interstylière du paracône concave pour 42,8% des dents.
- Face interstylière du métacône concave.
- Parastyle large et simple.
- Mésostyle large et dédoublé.
- Métastyle étroit et simple.
- Pli caballin bien marqué pour les quatre dents observables.

Quatorze P2 supérieures pour **La Micoque** (cinq dans la couche E, une dans la couche H et huit



dans la couche J).

- Face interstylaire du paracône convexe dans la couche H, plus souvent plate dans la couche E (40% des dents) et convexe dans la couche J (50% des dents).
- Face interstylaire du métacône concave (plate pour une dent, couche J).
- Protocône très souvent plat dans la couche E et H, plus souvent bilobé dans la couche J.
- Parastyle large et simple.
- Mésostyle large, souvent dédoublé (une dent de la couche E et une autre de la J présentent un mésostyle simple).
- Métastyle simple et étroit.
- Pli caballin très marqué (excepté sur une dent, couche J).

Vingt-six P2 supérieures dans les **Rameaux-Amont** (25 mesurables), quatre dans les **Rameaux-Aval** (une seule mesurable).

- Face interstylaire du paracône plate (100% Aval, 96,2% Amont).
- Face interstylaire du métacône concave partie Aval, plate (73%) partie Amont.
- Parastyle étroit et simple.
- Mésostyle large et dédoublé.
- Métastyle étroit et simple.
- Pli caballin marqué.

Plissement des fossettes : plutôt lisses coté Aval (66,6% de l'effectif) et plissées côté Amont (83,3%). L'importance du plissement des fossettes pourrait indiquer une alimentation abrasive (Gromova, 1949 ; Brugal et al., 2001) bien que cette interprétation ne soit pas évidente (Eisenmann et David, 1990).

Onze P2 supérieures dans la **première grotte de Lunel-Viel** (six dans l'ensemble supérieur, cinq dans l'ensemble inférieur).

- Face interstylaire du paracône également plate ou convexe dans l'ensemble inférieur, concave à 50% dans l'ensemble supérieur.
- Face interstylaire du métacône également concave ou plate dans l'ensemble supérieur. Concave pour deux des trois seules dents observables dans l'ensemble inférieur.
- Parastyle simple, plutôt étroit dans l'ensemble supérieur (66,6%), plutôt large dans l'ensemble inférieur (66,6%).



- Mésostyle large et dédoublé.
- Métastyle étroit et simple.
- Pli caballin peu marqué dans l'ensemble supérieur (66,6%), plus présent dans l'ensemble inférieur (60%).

Quatre P2 supérieures dans la **grotte IV de Lunel-Viel**.

- Face interstylière du paracône majoritairement convexe (75%).
- Face interstylière du métacône surtout plate (75%).
- Parastyle large et simple.
- Mésostyle large, plus souvent simple (75%).
- Métastyle étroit et simple.
- Pli caballin très bien marqué.

Dans l'ensemble, les observations morphologiques sur les P2 supérieures permettent de rapprocher davantage les chevaux de la grotte IV de Lunel-Viel des chevaux de l'ensemble inférieur de Lunel-Viel I.

La P2 supérieure retrouvée dans la **grotte V de Lunel-Viel** correspond au crâne décrit plus haut.

- Face interstylière du paracône plate.
- Face interstylière du métacône concave.
- Parastyle large et simple.
- Mésostyle et métastyle étroits et simples.
- Pli caballin assez peu marqué.

Treize P2 supérieures de l'abri **Suard** : une (très abimée), dans la couche 53, cinq dans la couche 52 et sept dans la couche 51.

- Face interstylière du paracône convexe dans la couche 53, plus souvent concave dans les couches 52 (60%) et 53 (71,4%).
- Face interstylière du métacône concave couche 53, couche 52 (80%) et couche 51 (85,7%).
- Parastyle large dans les couches 52 et 51, simple dans la couche 52 et dédoublé dans la couche 51 (à 71,4%).
- Mésostyle large et dédoublé (couches 52 et 51).
- Métastyle étroit et simple couches 52 et 51.



- Pli caballin très bien marqué couches 52 et 51.

Deux P2 supérieures dans les couches 63 à 56 de **Combe-Grenal**, mais une seule observable.

- Faces interstylières du paracône et du métacône concaves.
- Parastyle large et simple.
- Mésostyle et métastyle étroits et simples.
- Pli caballin bien marqué.

Treize P2 supérieures à **Pech de l'Azé II** : neuf des couches 9 à 6 et quatre de la couche 4.

- Face interstylière du paracône concave dans la couche 4, également plate ou concave dans les couches 9 à 6.
- Face interstylière du métacône concave dans les couches 9 à 6, également plate ou concave dans la couche 4.
- Parastyle large. Plus souvent simple dans la couche 4 (75%), également simple ou dédoublé dans les couches 9 à 6.
- Mésostyle large et dédoublé.
- Métastyle étroit et simple.
- Pli caballin bien exprimé.

Cinq P2 supérieures dans la couche 9 de **Coudoulous II**.

- Face interstylière du paracône plate pour trois dents sur cinq.
- Face interstylière du métacône plate pour quatre dents sur cinq.
- Parastyle plutôt étroit pour trois dents, toujours simple.
- Mésostyle large, dédoublé pour quatre dents sur cinq.
- Métastyle étroit et simple.
- Pli caballin bien marqué.

Huit P2 supérieures à **Peyre**.

- Face interstylière du paracône convexe (87,5%).
- Face interstylière du métacône souvent concave (62,5%).
- Parastyle large, simple.
- Mésostyle large, souvent simple (75%).



- Métastyle étroit, simple.
- Pli caballin aussi souvent bien marqué que peu exprimé.

- **Troisième-quatrième prémolaire supérieure.**

Quinze P3-4 supérieures à **Camp-de-peyre**, mais onze observables.

- Face interstylière du paracône et du métacône concave.
- Protocône bilobé.
- Parastyle et mésostyle larges et dédoublés.
- Métastyle étroit et simple.
- Pli caballin bien marqué excepté sur deux dents où il est assez discret.

Vingt P3-4 supérieures du site de **La Micoque** : trois de la couche E, une de la couche H et seize de la couche J.

- Face interstylière du paracône et du métacône concaves, sauf une dent de la couche J qui présente une face interstylière du métacône plate.
- Protocône bilobé sauf un protocône plat dans la couche J.
- Parastyle large, majoritairement dédoublé (couche E : 66,6% ; couche H : 100% ; couche J : 55,5%).
- Mésostyle large, plutôt simple dans la couche E (66,6%), dédoublé dans la couche H (100%) et dans la couche J (75%).
- Métastyle étroit et simple.
- Pli caballin bien marqué, discret une dent de la couche J.

Quarante-sept P3-4 supérieures aux **Rameaux-Amont**, sept aux **Rameaux-Aval** (quatre mesurables).

- Faces interstylières du paracône et du métacône concaves (paracône : 85,7% Aval, 76,6% Amont ; métacône : 71,4% Aval, 65,9% Amont).
- Protocône bilobé (71,4% Aval, 78,7% Amont).
- Parastyle et métastyle larges et dédoublés.
- Mésostyle large et dédoublé dans la partie Amont, en revanche dans la partie Aval l'une des dents est dotée d'un mésostyle large, mais simple (les autres ont un mésostyle large et dédoublé).



- Pli caballin bien marqué partie Amont (87%), très discret partie Aval (80%).
- Plissement des fossettes assez bien marqué (60% Aval, 72,7% Amont).

Vingt-quatre P3-4 supérieures dans la **grotte I de Lunel-Viel** : treize de l'ensemble supérieur et onze de l'ensemble inférieur.

- Face interstylière du paracône et du métacône concave, convexe pour un cas de l'ensemble supérieur.
- Protocône bilobé dans l'ensemble inférieur et majoritairement (61,5%) dans l'ensemble supérieur.
- Parastyle large, dédoublé dans l'ensemble inférieur, majoritairement dédoublé dans l'ensemble supérieur (76,9%).
- Mésostyle large et dédoublé dans l'ensemble inférieur, majoritairement large (76,9%) et dédoublé (76,9%) dans l'ensemble supérieur.
- Métastyle étroit, simple.
- Pli caballin beaucoup plus souvent marqué dans l'ensemble inférieur (72,7%) que dans l'ensemble supérieur (7,6%).

Une seule P3-4 supérieure pour la **grotte IV de Lunel-Viel**.

- Face interstylière du paracône et du métacône concave.
- Protocône bilobé.
- Parastyle et mésostyle larges et dédoublés.
- Mésostyle étroit et simple.
- Pli caballin bien marqué, comme dans les niveaux inférieurs de Lunel-Viel I.

Comme pour les P2 supérieures, la proximité morphologique serait plus importante entre la grotte IV et les niveaux inférieurs de la grotte I.

Deux P3-4 supérieures de la **grotte V de Lunel-Viel**.

- Face interstylière du paracône et du métacône concave.
- Protocône bilobé.
- Parastyle et mésostyle larges, simples.
- Métastyle étroit, simple.
- Pli caballin très peu exprimé, comme dans les niveaux supérieurs de Lunel-Viel I.



L'effectif récolté dans la grotte V de Lunel-Viel est néanmoins trop restreint pour permettre des comparaisons poussées avec les autres grottes/ensembles.

Six P3-4 supérieures à **Rigabe**, dont cinq permettent des observations morphologiques.

- Face interstylière du paracône et du métacône concave pour trois dents sur cinq.
- Protocône bilobé.
- Parastyle large, majoritairement dédoublé (80%).
- Mésostyle large, dédoublé.
- Métastyle étroit, simple.
- Pli caballin bien marqué pour trois dents sur cinq.

Quarante-quatre P3-4 supérieures de l'abri **Suard** : cinq de la couche 53, dix de la couche 52, vingt-cinq de la couche 51 et quatre de la couche 50. Ces dents présentent une morphologie très homogène à travers ces quatre différentes couches.

- Face interstylière du paracône concave, sauf sur une dent de la couche 52, convexe.
- Face interstylière du métacône toujours concave, sauf sur une dent de la couche 51, plate.
- Protocône bilobé sauf sur une dent de la couche 52 et une autre de la couche 51, plats.
- Parastyle large, souvent dédoublé (60% c. 53 ; 80% c. 52 ; 100% c. 51 ; 100% c. 50).
- Mésostyle large, dédoublé.
- Métastyle étroit, simple.
- Pli caballin très marqué sauf sur une dent de la couche 53 et trois dents de la couche 51 où il l'est moins.

Quarante-cinq P3-4 supérieures à **Pech de l'Azé II** : trente des couches 9 à 6, une de la couche 5 et quatorze de la couche 4. La dent provenant de la couche 5 est extrêmement altérée et ne permet pas d'effectuer d'observations.

- Face interstylière du paracône est majoritairement concave dans les couches 9 à 6 (66,6%) et dans la couche 4 (71,4%) tout comme la face interstylière du métacône (couches 9 à 6 : 83,3% ; couche 4 : 92,8%).
- Protocône est majoritairement bilobé (couches 9 à 6 : 76,6% ; couche 4 : 85,7%).
- Parastyle large, dédoublé (couches 9 à 6 : 100% ; couche 4 : 71,4%).
- Mésostyle est large et dédoublé (couches 9 à 6 : 100% ; couche 4 : 91,6%).
- Métastyle étroit, simple.



- Pli caballin bien marqué (couches 9 à 6 : 96% ; couche 4 : 85,7%).

Treize P3-4 **Coudoulous II** couche 9.

- Face interstylière du paracône concave (76,9% des dents).
- Face interstylière du métacône concave (69,2% des dents).
- Protocône plus souvent bilobé (53,8% des dents).
- Parastyle plutôt large (76,9% des dents) et dédoublé (61,5% des dents).
- Mésostyle large, dédoublé (pour 92,3% des dents).
- Métastyle simple, étroit.
- Pli caballin bien marqué.

Treize P3-4 supérieures à **Peyre**.

- Face interstylière du paracône plutôt concave (53,8% des dents).
- Face interstylière du métacône plutôt concave (54,5% des dents).
- Protocône souvent bilobé (76,9% des dents).
- Parastyle et mésostyle larges, dédoublés.
- Métastyle étroit, simple.
- Pli caballin bien marqué.

- **Première-deuxième molaire supérieure.**

Dix-sept M1-2 supérieures de **Camp-de-peyre**.

- Face interstylière du paracône concave (94,1% des dents).
- Face interstylière du métacône concave.
- Protocône bilobé.
- Parastyle large, souvent simple (76,4% des dents) tout comme le mésostyle (simple pour 70,5% des dents).
- Métastyle étroit, simple.
- Pli caballin peu marqué, et même absent sur une dent.



Onze M1-2 supérieures de **La Micoque** : une de la couche E, deux de la couche H et huit de la couche J. Elles présentent une morphologie assez homogène entre les couches.

- Face interstylière du paracône et du métacône concave.
- Protocône bilobé sauf sur une dent de la couche J, plat.
- Parastyle large, dédoublé sur la dent de la couche E, dédoublé ou simple sur les deux dents de la couche H, simple pour 75 % des dents de la couche J.
- Mésostyle large, simple sur la dent de la couche E, simple ou dédoublé sur les deux dents de la couche H, simple sur 75 % des dents de la couche J.
- Métastyle étroit, simple.
- Pli caballin marqué ou discret sur les deux dents de la couche H, discret pour 66,6% des dents de la couche J.

Cinquante-sept M1-2 supérieures aux **Rameaux-Amont** et dix aux **Rameaux-Aval** (dont 5 mesurables).

- Face interstylière du paracône concave (92,5% Amont, 90% Aval).
- Face interstylière du métacône légèrement plus souvent concave que plate (51,8% Amont, 60% Aval).
- Protocône un peu plus souvent bilobé (52,8% Amont, 60% Aval) que plat.
- Parastyle large (98% Amont, 100% Aval), plutôt simple (59% Amont, 60% Aval).
- Mésostyle large, un peu plus simple (50% Amont, 60% Aval).
- Métastyle étroit, simple.
- Pli caballin moins souvent bien marqué dans la partie Amont (47,8% des dents) que dans la partie Aval (66% des dents)
- Plissement des fossettes bien marqué (82% Amont, 88,8% Aval).

La dent provenant du secteur 30 a la face interstylière du paracône et du métacône concave. Le protocône est plat. Le parastyle et le mésostyle sont simples et larges, tandis que le métastyle est simple et étroit. Le pli caballin et le plissement des fossettes sont bien marqués.

Quatorze M1-2 supérieures de la **grotte I de Lunel-Viel** : quatre de l'ensemble supérieur et dix de l'ensemble inférieur.

- Face interstylière du paracône et du métacône concave dans l'ensemble supérieur et majori-



tairement dans l'ensemble inférieur (80% des paracônes, 90% des métacônes).

- Protocône également bilobé ou plat dans l'ensemble supérieur et majoritairement bilobé dans l'ensemble inférieur (70% des dents).

- Parastyle large et simple dans l'ensemble supérieur et majoritairement large (60% des dents) et également simple ou dédoublé dans l'ensemble inférieur.

- Mésostyle large dans les deux ensembles, simple pour 70% des dents de l'ensemble inférieur 50% des dents de l'ensemble supérieur.

- Métastyle étroit, simple.

- Pli caballin peu marqué l'ensemble inférieur et 75% des dents de l'ensemble supérieur.

Deux M1-2 supérieures de la **grotte V de Lunel-Viel**.

- Face interstylière du paracône et du métacône concave.

- Protocône bilobé ou plat.

- Parastyle large, simple.

- Mésostyle large. Un simple, dédoublé.

- Métastyle étroit simple.

- Pli caballin peu marqué.

Cinq M1-2 supérieures de **Rigabe**.

- Face interstylière du paracône plutôt convexe (trois dents sur cinq).

- Face interstylière du métacône plutôt concave (trois dents sur cinq).

- Protocône bilobé.

- Parastyle large, simple pour quatre dents sur cinq.

- Mésostyle large, simple.

- Métastyle étroit, simple.

- Pli caballin observable pour trois dents seulement : très marqué pour une, peu marqué sur une autre et absent sur la dernière.

Cinquante-quatre M1-2 supérieures de l'abri **Suard** : deux de la couche 53, dix de la couche 52, trente-six de la couche 51 et six de la couche 50). Les observations morphologiques mettent en évidence une grande homogénéité à travers les couches.

- Face interstylière du paracône et du métacône concave excepté sur deux dents de la couche



51 dont la face interstylière du métacône est plate.

- Protocône bilobé (100% c. 53 ; 90% c. 52 ; 77,7% c. 51 ; 50% c. 50).
- Parastyle large, dédoublé (50% c. 53 ; 90% c. 52 ; 91,6% c. 51 ; 100% c. 50).
- Mésostyle large, simple (100% c. 53 ; 100% c. 52 ; 94,4% c. 51, 50% c. 50)
- Métastyle étroit, simple.
- Pli caballin peu marqué (60 % c. 52 ; 54,1% c. 51 ; 83,3% c. 50 ; non observable c. 53).

Une seule M1-2 supérieure très altérée provient des couches 63 à 56 de **Combe-Grenal**. La face interstylière du paracône et du métacône est concave, le protocône bilobé. Le pli caballin est très peu marqué.

Trente-six M1-2 supérieures du site de **Pech de l'Azé II** : vingt des couches 9 à 6, une de la couche 5 et quinze de la couche 4.

- Face interstylière du paracône concave (unique dent couche 5, 70% des dents couches 9 à 6, 60 % des dents couche 4).
- Face interstylière du métacône concave (unique dent couche 5, 85% des dents couches 9 à 6, 60% des dents couche 4).
- Protocône bilobé (unique dent couche 5, 80% des dents couches 9 à 6, 50% des dents couche 4).
- Parastyle large, simple (unique dent couche 5, 80% des dents couches 9 à 6, 73,3% des dents couche 4).
- Mésostyle large, simple (unique dent couche 5, 85% des dents couches 9 à 6, 73,3% des dents couche 4).
- Métastyle étroit, simple.
- Pli caballin peu marqué (unique dent couche 5, 60% des dents couches 9 à 6, 80% des dents couche 4).

Dix M1-2 supérieures de la couche 9 de l'aven de **Coudoulous II**.

- Face interstylière du paracône concave (90% des dents).
- Face interstylière du métacône plus souvent plate (60% des dents).
- Protocône plutôt plat (70% des dents).
- Parastyle plutôt large (70% des dents) et simple (80% des dents).



- Mésostyle large (90% des dents), dédoublé pour la moitié des dents.
- Métastyle étroit, simple.
- Pli caballin absent pour 70% des dents.

Douze M1-2 supérieures à **Peyre**.

- Face interstylière du paracône et du métacône concave.
- Protocône bilobé.
- Parastyle et mésostyle larges, simples.
- Métastyle étroit, simple.
- Pli caballin peu marqué (66,6% des dents).

- **Troisième molaire supérieure.**

Cinq M3 supérieures de **Camp-de-peyre**.

- Face interstylière du paracône et du métacône concave.
- Protocône bilobé.
- Parastyle large, dédoublé pour quatre dents sur cinq.
- Mésostyle et métastyle étroits, simples.
- Pli caballin peu marqué.

Vingt et une M3 supérieures de **La Micoque** : huit de la couche E, quatre de la couche H et neuf de la couche J. Comme pour les autres dents supérieures, il existe une grande homogénéité morphologique entre les dents des différentes couches.

- Face interstylière du paracône toujours concave dans les couches H et J, et pour 75% des dents dans la couche E.

- Face interstylière du métacône concave pour 62,5% des dents niveau E, 75% des dents niveau H, 88,8% des dents niveau J.

- Protocône bilobé pour 87,5% des dents de la couche E, 88,8% des dents de la couche J et toutes les dents de la couche H.

- Parastyle large, simple.

- Mésostyle large, simple pour 62,5% des dents niveau E, 75% des dents niveau H et toutes les dents niveau J.



- Métastyle étroit, simple.
- Pli caballin marqué ou discret dans le niveau E, majoritairement discret dans le niveau H (75% des dents) et toujours marqué dans le niveau J.

Vingt-six M3 supérieures aux **Rameaux-Amont**, deux aux **Rameaux-Aval**.

- Face interstylière du paracône concave pour 86% des dents Amont et les deux dents Aval.
- Face interstylière du métacône plate pour 86,9% des dents Amont et les deux dents Aval.
- Protocône bilobé pour 52,2% des dents de la partie Amont et les deux dents Aval.
- Parastyle large, simple pour 95,6% des dents de la partie Amont et les deux dents Aval.
- Mésostyle large, dédoublé pour 60,8% des dents Amont et une seule dent Aval.
- Pli caballin peu marqué pour 69,5% des dents de la partie Amont et les deux dents Aval.
- Plissement des fossettes très marqué pour 60,8% des dents de la partie Amont comme pour les deux dents Aval.

Sept M3 supérieures de la **grotte I de Lunel-Viel** : trois de l'ensemble supérieur et quatre de l'ensemble inférieur.

- Face interstylière du paracône concave dans l'ensemble supérieur comme pour trois dents sur quatre dans l'ensemble inférieur.
- Face interstylière du métacône concave dans l'ensemble supérieur et la moitié des dents de l'ensemble inférieur (plate pour l'autre moitié).
- Protocône plat dans l'ensemble inférieur comme pour deux dents sur trois dans l'ensemble supérieur.
- Parastyle large, simple pour trois dents sur quatre de l'ensemble inférieur et pour toutes les dents de l'ensemble supérieur.
- Mésostyle large, dédoublé pour deux dents sur trois dans l'ensemble supérieur, simple pour trois dents sur quatre dans l'ensemble inférieur.
- Métastyle étroit, simple.
- Pli caballin très discret.

Une seule M3 supérieure provient de la **grotte IV de Lunel-Viel**. La face interstylière du paracône est concave, celle du métacône plate, le protocône bilobé. Le parastyle et le mésostyle sont larges et simples et le mésostyle étroit et simple. Le pli caballin est très peu marqué.



L'observation morphologique des M3 rapproche davantage le cheval de la grotte IV de ceux des chevaux des niveaux inférieurs de Lunel-Viel I comme pour les P2 et P3-4 supérieures.

La M3 supérieure retrouvée dans la grotte V de Lunel-Viel correspond au crâne décrit en 1. La face interstylière du paracône est concave et celle du métacône plate. Le protocône est bilobé. Le parastyle est large et double tandis que le mésostyle est large et simple et le métastyle étroit et simple. Le pli caballin est très peu marqué. La morphologie de cette dent est plus proche de celle des M3 supérieures de l'ensemble supérieur de Lunel-Viel I sans que l'effectif ne permette de confirmer cette ressemblance.

Une seule M3 supérieure provient du site de **Rigabe**. La face interstylière du paracône est concave, celle du métacône est plate. Le protocône est bilobé. Le parastyle et le mésostyle sont larges et simples et le métastyle étroit et simple. Le pli caballin est peu marqué.

Vingt-deux M3 supérieures de l'Abri **Suard** : quatre de la couche 52, seize de la couche 51 et deux de la couche 50.

- Face interstylière du paracône concave pour 75% des dents de la couche 52 et 81,25% des dents de la couche 51, convexe pour les deux dents couche 50.
- Face interstylière du métacône concave pour 75% des dents de la couche 52 et 87,5% des dents de la couche 51. Plate pour la seule dent observable couche 50.
- Protocône bilobé pour les dents couches 52 et 50 et la moitié des dents de la couche 51.
- Parastyle large, simple. Mésostyle large, simple pour la moitié des dents de la couche 52 comme pour 93,75% des dents couche 51, dédoublé pour les deux dents couche 50.
- Métastyle est étroit, simple.
- Pli caballin marqué couche 52 et pour 53,25% des dents de la couche 51. Très discret sur les dents de la couche 50.

Dix-sept M3 supérieures de **Pech de l'Azé II** : huit des couches 9 à 6 et neuf de la couche 4.

- Face interstylière du paracône concave pour les dents couches 9 à 6 et pour 66,6% des dents couche 4.
- Face interstylière du métacône plate pour 50% des dents couches 9 à 6 (plate pour les autres) et 60% des dents couche 4.
- Protocône bilobé pour 87,5% des dents couches 9 à 6 et 62,5% des dents couche 4.



- Parastyle et mésostyle larges, simples pour 75% des dents couches 9 à 6 et 77,7% des dents couche 4.

- Métastyle étroit, simple.

- Pli caballin marqué dans les couches 9 à 6 (57,1% des dents) alors qu'il est plus souvent discret dans la couche 4 (57,1% des dents).

Cinq M3 supérieures dans la couche 9 de la grotte de **Coudoulous II**.

- Face interstylière du paracône plate pour trois dents sur cinq.

- Face interstylière du métacône plate.

- Protocône plat pour trois dents sur cinq.

- Parastyle étroit et simple pour quatre dents sur cinq.

- Mésostyle large pour quatre dent et dédoublé sur trois.

- Métastyle étroit et simple.

- Pli caballin absent sur quatre dents.

Dix M3 supérieures de **Peyre**.

- Face interstylière du paracône concave pour 70% des dents.

- Face interstylière du métacône concave pour 60% des dents.

- Protocône bilobé pour la moitié des dents.

- Parastyle et mésostyle larges et simples.

- Métastyle étroit et simple.

- Pli caballin peu marqué sur six dents sur dix.



c) *Prémolaires et molaires définitives : analyses métriques et statistiques.*

Les mesures des dents supérieures des chevaux des séries étudiées ont été comparées entre elles et avec d'autres séries couvrant la période Pléistocène moyen au Pléistocène supérieur représentant différents taxons, spécifiques et sous-spécifiques, de chevaux (cf. annexe p. 127 à 130).

Afin de préciser les observations métriques, nous avons réalisé des tests statistiques sur les P3-4, M1-2 et M3. Auparavant, afin d'augmenter l'effectif de certains des échantillons et limiter le bruit dans les futurs calculs, nous avons testé l'homogénéité des mesures dentaires par couches et/ou ensembles pour certains gisements qui le permettaient. Nous avons utilisé le test de Wilcoxon bivarié pour comparer une unique couche à une autre et le test de Kruskal-Wallis lorsque le nombre de couches/ensembles était de trois ou plus. Aucun résultat significatif n'a pu être observé sur les M3 : les mesures prises sur cette dent semblent plus homogènes que pour les P3-4 et M1-2. Ainsi, pour les futures analyses statistiques, les dents des couches/ensembles des gisements de La Micoque, Suard, Pech de l'Azé II c.9 à 5, Payre c. G, F, D et E et Lunel-Viel I, IV et V seront considérés comme métriquement homogènes, au contraire des Rameaux-Amont et Aval et de la couche 4 de Pech de l'Azé II (**Tabl. 49**).



Description anatomique et analyse paléontologique des bovinés, équidés et rhinocéros du Sud de la France.

P3-4				M1-2				M3			
Site	Test	Mesure	P-value	Site	Test	Mesure	P-value	Site	Test	Mesure	P-value
Micoque H - Micoque E	Kruskal-Wallis	DMD	0,39	Micoque H - Micoque E	Kruskal-Wallis	DMD	0,94	Micoque H - Micoque E	Kruskal-Wallis	DMD	0,75
Micoque J - Micoque E	Kruskal-Wallis	DMD	1,00	Micoque J - Micoque E	Kruskal-Wallis	DMD	0,66	Micoque J - Micoque E	Kruskal-Wallis	DMD	0,39
Micoque J - Micoque H	Kruskal-Wallis	DMD	0,61	Micoque J - Micoque H	Kruskal-Wallis	DMD	0,85	Micoque J - Micoque H	Kruskal-Wallis	DMD	0,55
Micoque H - Micoque E	Kruskal-Wallis	DVL	0,79	Micoque H - Micoque E	Kruskal-Wallis	DVL	0,60	Micoque H - Micoque E	Kruskal-Wallis	DVL	0,81
Micoque J - Micoque E	Kruskal-Wallis	DVL	0,83	Micoque J - Micoque E	Kruskal-Wallis	DVL	0,94	Micoque J - Micoque E	Kruskal-Wallis	DVL	0,23
Micoque J - Micoque H	Kruskal-Wallis	DVL	0,97	Micoque J - Micoque H	Kruskal-Wallis	DVL	0,97	Micoque J - Micoque H	Kruskal-Wallis	DVL	0,24
Micoque H - Micoque E	Kruskal-Wallis	P	0,78	Micoque H - Micoque E	Kruskal-Wallis	P	0,94	Micoque H - Micoque E	Kruskal-Wallis	P	0,99
Micoque J - Micoque E	Kruskal-Wallis	P	0,89	Micoque J - Micoque E	Kruskal-Wallis	P	0,13	Micoque J - Micoque E	Kruskal-Wallis	P	0,92
Micoque J - Micoque H	Kruskal-Wallis	P	0,54	Micoque J - Micoque H	Kruskal-Wallis	P	0,42	Micoque J - Micoque H	Kruskal-Wallis	P	0,62
Suard_51 - Suard_50	Kruskal-Wallis	DMD	0,68	Suard_51 - Suard_50	Kruskal-Wallis	DMD	1,00	Suard_51 - Suard_50	Kruskal-Wallis	DMD	0,91
Suard_52 - Suard_50	Kruskal-Wallis	DMD	0,30	Suard_52 - Suard_50	Kruskal-Wallis	DMD	0,95	Suard_52 - Suard_50	Kruskal-Wallis	DMD	0,35
Suard_53 - Suard_50	Kruskal-Wallis	DMD	0,30	Suard_53 - Suard_50	Kruskal-Wallis	DMD	0,75	Suard_52 - Suard_51	Kruskal-Wallis	DMD	0,24
Suard_52 - Suard_51	Kruskal-Wallis	DMD	0,99	Suard_52 - Suard_51	Kruskal-Wallis	DMD	0,99	Suard_51 - Suard_50	Kruskal-Wallis	DVL	0,76
Suard_53 - Suard_51	Kruskal-Wallis	DMD	1,00	Suard_53 - Suard_51	Kruskal-Wallis	DMD	0,96	Suard_52 - Suard_50	Kruskal-Wallis	DVL	0,35
Suard_53 - Suard_52	Kruskal-Wallis	DMD	0,99	Suard_53 - Suard_52	Kruskal-Wallis	DMD	1,00	Suard_52 - Suard_51	Kruskal-Wallis	DVL	0,67
Suard_51 - Suard_50	Kruskal-Wallis	DVL	1,00	Suard_51 - Suard_50	Kruskal-Wallis	DVL	0,88	Suard_51 - Suard_50	Kruskal-Wallis	P	0,42
Suard_52 - Suard_50	Kruskal-Wallis	DVL	0,04	Suard_52 - Suard_50	Kruskal-Wallis	DVL	0,10	Suard_52 - Suard_50	Kruskal-Wallis	P	0,62
Suard_53 - Suard_50	Kruskal-Wallis	DVL	0,47	Suard_53 - Suard_50	Kruskal-Wallis	DVL	0,73	Suard_52 - Suard_51	Kruskal-Wallis	P	0,79
Suard_52 - Suard_51	Kruskal-Wallis	DVL	0,33	Suard_52 - Suard_51	Kruskal-Wallis	DVL	0,80	Azé II c.946 - Azé II c.4	Wilcoxon bivarié	DMD	0,19
Suard_53 - Suard_51	Kruskal-Wallis	DVL	0,79	Suard_53 - Suard_51	Kruskal-Wallis	DVL	1,00	Azé II c.946 - Azé II c.4	Wilcoxon bivarié	DVL	0,06
Suard_53 - Suard_52	Kruskal-Wallis	DVL	0,58	Suard_53 - Suard_52	Kruskal-Wallis	DVL	0,24	Azé II c.946 - Azé II c.4	Wilcoxon bivarié	P	0,09
Suard_51 - Suard_50	Kruskal-Wallis	P	1,00	Suard_51 - Suard_50	Kruskal-Wallis	P	0,27	Lunel-Viel I Ens. Sup. - Lunel-Viel I Ens. Inf.	Kruskal-Wallis	DMD	0,71
Suard_52 - Suard_50	Kruskal-Wallis	P	0,96	Suard_52 - Suard_50	Kruskal-Wallis	P	0,82	Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Inf.	Kruskal-Wallis	DMD	1,00
Suard_53 - Suard_50	Kruskal-Wallis	P	0,94	Suard_53 - Suard_50	Kruskal-Wallis	P	0,40	Lunel-Viel V - Lunel-Viel I Ens. Inf.	Kruskal-Wallis	DMD	1,00
Suard_52 - Suard_51	Kruskal-Wallis	P	0,98	Suard_52 - Suard_51	Kruskal-Wallis	P	0,78	Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Sup.	Kruskal-Wallis	DMD	0,54
Suard_53 - Suard_51	Kruskal-Wallis	P	0,97	Suard_53 - Suard_51	Kruskal-Wallis	P	0,66	Lunel-Viel V - Lunel-Viel I Ens. Sup.	Kruskal-Wallis	DMD	0,54
Suard_53 - Suard_52	Kruskal-Wallis	P	1,00	Suard_53 - Suard_52	Kruskal-Wallis	P	0,99	Lunel-Viel V - Lunel-Viel IV	Kruskal-Wallis	DMD	0,75
Azé II c.946 - Azé II c.4	Wilcoxon bivarié	DMD	0,00	Pech Azé II c.5 - Pech Azé II c.4	Kruskal-Wallis	DMD	0,01	Lunel-Viel I Ens. Sup. - Lunel-Viel I Ens. Inf.	Kruskal-Wallis	DVL	0,98
Azé II c.946 - Azé II c.4	Wilcoxon bivarié	DVL	0,00	Pech Azé II c.9.6 - Pech Azé II c.4	Kruskal-Wallis	DMD	0,00	Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Inf.	Kruskal-Wallis	DVL	1,00
Azé II c.946 - Azé II c.4	Wilcoxon bivarié	P	0,02	Pech Azé II c.5.6 - Pech Azé II c.5	Kruskal-Wallis	DMD	0,02	Lunel-Viel V - Lunel-Viel I Ens. Inf.	Kruskal-Wallis	DVL	1,00
Lunel-Viel I Ens. Sup. - Lunel-Viel I Ens. Inf.	Kruskal-Wallis	DMD	0,05	Pech Azé II c.5 - Pech Azé II c.4	Kruskal-Wallis	DVL	0,00	Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Sup.	Kruskal-Wallis	DVL	0,97
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Inf.	Kruskal-Wallis	DMD	0,27	Pech Azé II c.9.6 - Pech Azé II c.4	Kruskal-Wallis	DVL	0,00	Lunel-Viel V - Lunel-Viel I Ens. Sup.	Kruskal-Wallis	DVL	0,54
Lunel-Viel V - Lunel-Viel I Ens. Inf.	Kruskal-Wallis	DMD	0,02	Pech Azé II c.9.6 - Pech Azé II c.5	Kruskal-Wallis	DVL	0,08	Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Sup.	Kruskal-Wallis	DVL	0,75
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Sup.	Kruskal-Wallis	DMD	0,11	Pech Azé II c.5 - Pech Azé II c.4	Kruskal-Wallis	P	0,96	Lunel-Viel I Ens. Sup. - Lunel-Viel I Ens. Inf.	Kruskal-Wallis	P	0,98
Lunel-Viel V - Lunel-Viel I Ens. Sup.	Kruskal-Wallis	DMD	0,86	Pech Azé II c.9.6 - Pech Azé II c.4	Kruskal-Wallis	P	0,89	Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Inf.	Kruskal-Wallis	P	0,49
Lunel-Viel V - Lunel-Viel IV	Kruskal-Wallis	DMD	0,20	Pech Azé II c.9.6 - Pech Azé II c.5	Kruskal-Wallis	P	0,51	Lunel-Viel V - Lunel-Viel I Ens. Inf.	Kruskal-Wallis	P	0,89
Lunel-Viel I Ens. Sup. - Lunel-Viel I Ens. Inf.	Kruskal-Wallis	DVL	0,95	Lunel-Viel I Ens. Sup. - Lunel-Viel I Ens. Inf.	Kruskal-Wallis	DMD	0,39	Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Sup.	Kruskal-Wallis	P	0,54
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Inf.	Kruskal-Wallis	DVL	0,76	Lunel-Viel V - Lunel-Viel I Ens. Inf.	Kruskal-Wallis	DMD	0,91	Lunel-Viel V - Lunel-Viel I Ens. Sup.	Kruskal-Wallis	P	0,54
Lunel-Viel V - Lunel-Viel I Ens. Inf.	Kruskal-Wallis	DVL	1,00	Lunel-Viel V - Lunel-Viel I Ens. Sup.	Kruskal-Wallis	DMD	0,03	Lunel-Viel V - Lunel-Viel IV	Kruskal-Wallis	P	0,75
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Sup.	Kruskal-Wallis	DVL	1,00	Lunel-Viel I Ens. Sup. - Lunel-Viel I Ens. Inf.	Kruskal-Wallis	DVL	0,51	Rx amont - Rx aval	Wilcoxon bivarié	DMD	0,40
Lunel-Viel V - Lunel-Viel I Ens. Sup.	Kruskal-Wallis	DVL	0,90	Lunel-Viel V - Lunel-Viel I Ens. Inf.	Kruskal-Wallis	DVL	0,71	Rx amont - Rx aval	Wilcoxon bivarié	DVL	0,97
Lunel-Viel V - Lunel-Viel IV	Kruskal-Wallis	DVL	0,52	Lunel-Viel V - Lunel-Viel I Ens. Sup.	Kruskal-Wallis	DVL	0,80	Rx amont - Rx aval	Wilcoxon bivarié	P	0,89
Lunel-Viel I Ens. Sup. - Lunel-Viel I Ens. Inf.	Kruskal-Wallis	P	0,99	Lunel-Viel I Ens. Sup. - Lunel-Viel I Ens. Inf.	Kruskal-Wallis	P	0,13				
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Inf.	Kruskal-Wallis	P	0,85	Lunel-Viel V - Lunel-Viel I Ens. Inf.	Kruskal-Wallis	P	0,71				
Lunel-Viel V - Lunel-Viel I Ens. Inf.	Kruskal-Wallis	P	1,00	Lunel-Viel V - Lunel-Viel I Ens. Sup.	Kruskal-Wallis	P	0,17				
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Sup.	Kruskal-Wallis	P	0,99	Rameaux_aval - Rameaux_amont	Kruskal-Wallis	DMD	0,99				
Lunel-Viel V - Lunel-Viel I Ens. Sup.	Kruskal-Wallis	P	0,99	Rameaux_c30 - Rameaux_aval	Kruskal-Wallis	DMD	0,99				
Lunel-Viel V - Lunel-Viel IV	Kruskal-Wallis	P	0,80	Rameaux_c30 - Rameaux_aval	Kruskal-Wallis	DMD	0,92				
Payre E - Payre D	Kruskal-Wallis	DMD	0,24	Rameaux_aval - Rameaux_amont	Kruskal-Wallis	DVL	0,00				
Payre F - Payre D	Kruskal-Wallis	DMD	1,00	Rameaux_c30 - Rameaux_aval	Kruskal-Wallis	DVL	0,03				
Payre F - Payre E	Kruskal-Wallis	DMD	0,76	Rameaux_c30 - Rameaux_aval	Kruskal-Wallis	DVL	0,02				
Payre E - Payre D	Kruskal-Wallis	DVL	1,00	Rameaux_aval - Rameaux_amont	Kruskal-Wallis	P	0,96				
Payre F - Payre D	Kruskal-Wallis	DVL	0,14	Rameaux_c30 - Rameaux_aval	Kruskal-Wallis	P	0,77				
Payre F - Payre E	Kruskal-Wallis	DVL	0,05	Rameaux_c30 - Rameaux_aval	Kruskal-Wallis	P	0,96				
Payre E - Payre D	Kruskal-Wallis	P	0,67								
Payre F - Payre D	Kruskal-Wallis	P	0,33								
Payre F - Payre E	Kruskal-Wallis	P	0,86								
Rx amont - Rx aval	Wilcoxon bivarié	DMD	0,04								
Rx amont - Rx aval	Wilcoxon bivarié	DVL	0,00								
Rx amont - Rx aval	Wilcoxon bivarié	P	0,03								

Tableau 49 : Tableau récapitulatif des résultats des tests de Kruskal-Wallis et de Wilcoxon réalisés sur les dents jugales supérieures des chevaux de l'étude. DMD : longueur ; DVL : largeur ; P : longueur du protocône. Les résultats significatifs sont signalés en rouge et gras.

Les dimensions des molaires et prémolaires des chevaux varient au cours du Pléistocène. Les dents des chevaux du Pléistocène moyen et du tout début du Pléistocène supérieur (Mosbach, Caune de l'Arago, Steinheim, Taubach, Châtillon-Saint-Jean) ont globalement des dimensions plus importantes que celles des chevaux du Pléistocène supérieur (comme Jaurens, Portel-Ouest).



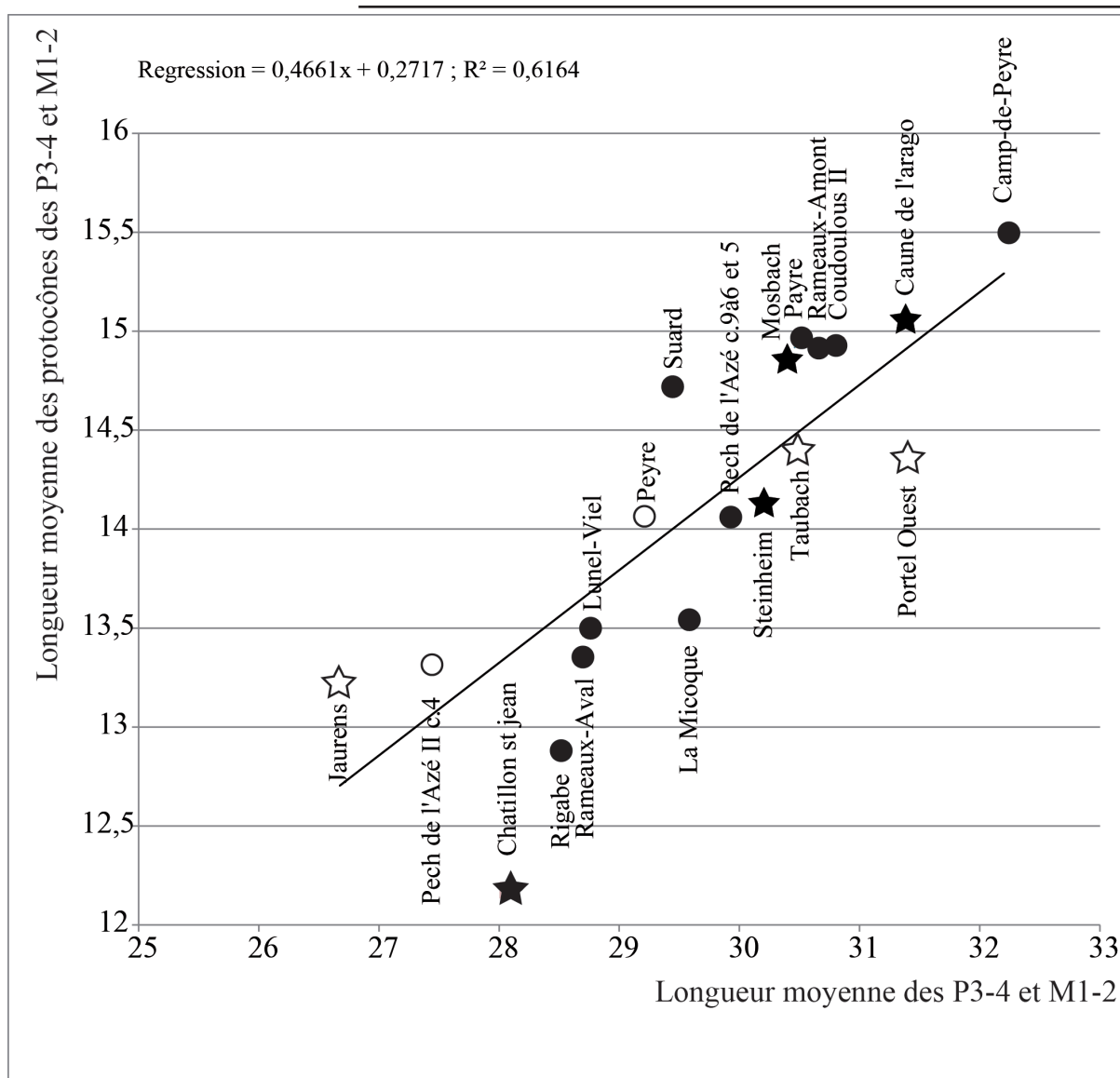


Figure 132 : Longueur moyenne des P3-4 et M1-2 (mélangées) par rapport à la longueur moyenne des protocônes des P3-4 et M1-2 supérieures. En noir, les sites du Pléistocène moyen, en blanc, les sites du Pléistocène supérieur.

La distribution métrique des dents jugales des chevaux du Pléistocène moyen se fait selon une longue diagonale allant des dents les plus allongées (avec Camp-de-peyre) à de petites dents (avec Châtillon-saint-Jean) (Fig. 132). Les collections présentant un effectif trop faible ($n < 3$) ont été exclues de cette analyse. On peut noter une distribution chronologique des sites autour de la droite de régression : en effet, les sites les plus anciens tendent à se placer à droite de la ligne, c'est-à-dire à avoir un protocône proportionnellement plus court à dent de taille égale par rapport aux chevaux plus récents. Ainsi, certains chevaux du corpus d'étude présentent des dents



de grandes dimensions. C'est le cas à Camp-de-peyre, Coudoulous II c.9, les Rameaux-Amont, Payre c. G et F, Suard, Pech de l'Azé II c.9 à 5, Peyre ainsi qu'à Mosbach, Steinheim, l'Arago et Taubach du corpus de comparaison. D'autres présentent des dimensions plus modestes, à La Micoque, Lunel-Viel, Rameaux-Aval, Pech de l'Azé II c.4 et Rigabe ainsi qu'à Châtillon-saint-Jean et Jaurens. Parmi eux, le protocône des chevaux les plus récents (Pech de l'Azé II c.4, Jaurens, Suard, Peyre) est souvent proportionnellement plus long à diamètre médio-distal égal. D'après ces observations, la taille globale des dents jugales varie selon les populations indépendamment de leur âge.

Il est intéressant de commenter par ailleurs la position du cheval de Steinheim, l'holotype d'*E. steinheimensis*. Les dimensions des dents de ce cheval, et notamment, la longueur de son protocône, sont comparables à *E. mosbachensis* ou *E. taubachensis*. En 1915, von Reichenau avait décrit un cheval très archaïque au protocône particulièrement court. Pourtant, les données récoltées récemment sur la totalité de la collection (données van Asperen) contredisent ces observations. Une révision complète de cette collection semble nécessaire pour comprendre la position phylétique du cheval de Steinheim parmi les chevaux du Pléistocène moyen.

Un test de VSI* (**Fig. 133**) a été effectué sur les dents jugales supérieures à l'exception des P2 dont les caractéristiques morphométriques ont été jugées trop variables à l'intérieur d'une même population et pauvres en informations. L'axe 1 représente 40,01% de la variabilité totale des échantillons, il est bâti essentiellement sur l'opposition entre les valeurs des indices protocôniques et la largeur (DVL) des P3-4 et des M1-2. L'axe 2 illustre 27,48% de la variabilité des échantillons et est construit sur l'opposition entre la largeur (DVL) et la longueur (DMD) des M3 d'une part et la longueur (DMD) des M1-2 et des P3-4. Les dents des sites de références et de notre étude se séparent en trois groupes autour du matériel du site de La Micoque, en position centrale. Les sites de Peyre, Portel-Ouest, Jaurens, Pech de l'Azé II c. 4, Lunel-Viel, Rigabe et Suard se regroupent en raison de leurs indices protocôniques importants. Ces sites sont très bien connectés via le réseau traversant bootstrap, excepté le gisement de Rigabe qui s'isole beaucoup plus et ne se rapproche que de celui de Lunel-Viel. Un second groupe, composé des sites des Rameaux-Amont, Mosbach, Caune de l'Arago et Châtillon est surtout caractérisé par la longueur des M3 et la largeur des M1-2. Le réseau traversant bootstrap montre une grande proximité entre les sites de Châtillon et Mosbach, puis entre Mosbach et Caune de l'Arago et enfin entre ce dernier et Rameaux-Amont qui s'approche de Suard et de la Micoque. La Micoque est reliée



par un moindre pourcentage au troisième groupe caractérisé par une longueur importante de la M1-2 et de la P3-4 et une largeur développée des P3-4. Dans ce groupe, le site de Taubach occupe une place centrale au milieu de Camp-de-peyre, Pech de l'Azé II c.9 à 5 et Coudoulous II. Ce dernier occupe une place excentrée par rapport aux autres en raison de l'importance de l'indice protocônique de ses M3.

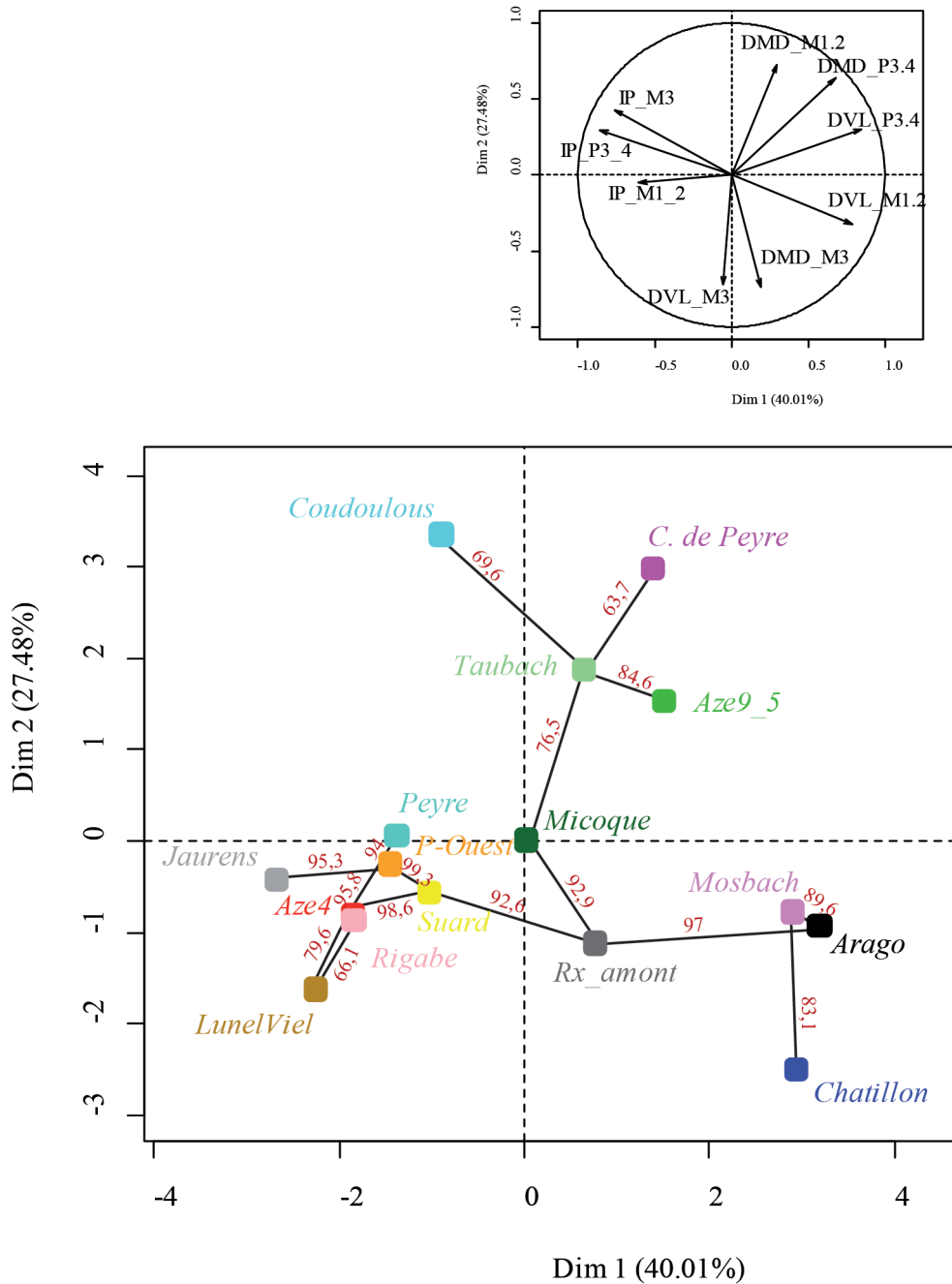


Figure 133 : VSI* sur les P3-4, M1-2 et M3 supérieures des gisements de l'étude et du corpus de référence



Le test du VSI* sur les dents jugales supérieures des chevaux permet des regroupements qui ne semblent pas suivre de logique chronologique ou taxinomique. Il détaille les différentes particularités morphologiques, d'ordre adaptatif, des chevaux pléistocènes. Les rapports de proportions entre caractères métriques des dents jugales supérieures (de P2, P3-4, M1-2 et M3 ; **Fig. 134 et 135**) permettent de compléter ces premières observations.

L'évolution de l'indice protocônique en fonction du rang dentaire apporte des informations intéressantes, pouvant être interprétées en terme systématique (Guadelli, 1987). A Camp-de-peyre (**Fig. 134 A**) et Coudoulous II (**Fig. 134 B**), cet indice augmente de la P2 à la M3, brutalement pour le premier et régulièrement pour le second. La stabilisation ou l'augmentation de l'indice protocônique entre les M1-2 et la M3 est surtout observée chez les chevaux du Pléistocène moyen (« Mindel, Mindel-Riss à Riss ») et peut être considéré comme un archaïsme (Guadelli, 1987). A Lunel-Viel (**Fig. 134 C**), les indices protocôniques suivent également ce schéma (excepté sur l'individu de la grotte V chez qui l'indice baisse brusquement au niveau de la M3 comme chez les chevaux plus récents). A la Micoque (**Fig. 134 D**), les indices protocôniques suivent la même tendance que les chevaux du Pléistocène moyen observés par J.-L. Guadelli, excepté dans la couche E où l'indice protocônique diminue sur la M3. Les deux schémas sont visibles à Pech de l'Azé II (**Fig. 135 E**) : dans les niveaux anciens de la couche 9 à la couche 6, l'indice augmente sur la M3 alors qu'il diminue sur les M3 de la couche 4. L'existence de deux schémas différents va dans le sens de l'observation précédente en suggérant la présence de deux types de chevaux à Pech de l'Azé II en fonction des niveaux archéologiques. A Peyre (**Fig. 135 F**), l'indice protocônique de la M3 diminue fortement par rapport à la M1-2 comme on le retrouve souvent chez les chevaux « évolués » du Würm II ou du Riss III (Guadelli, 1987). Aux Rameaux (**Fig. 135 G**), la forme des courbes varie entre les deux ensembles du gisement : pour la partie Amont, l'indice augmente rapidement entre la P2 et les P3-4 puis graduellement mais de façon continue entre les P3-4 et la M3. Cette conformation est partagée par des sites du Pléistocène moyen (Mosbach, Arago) et du Pléistocène supérieur (Portel-Ouest). Pour la partie Aval en revanche, la transition entre la P2 et la P3-4 est moins abrupte alors que la cassure entre P3-4 et M1-2 est plus marquée puis l'indice diminue jusqu'à la M3. Les gisements de Suard, Châtillon saint Jean, Taubach, et Jaurens présentent ce même type de courbe. L'indice protocônique des M3 des chevaux de Rigabe (**Fig. 135 H**) augmente énormément par rapport à celui des M1-2 comme cela est observé à Camp-de-peyre, et de manière générale sur les che-



vaux « archaïques ». Dans le gisement de Suard (Fig. 135 I), l'indice protocônique de la M3 est souvent égal ou légèrement inférieur à celui de la M1-2, excepté dans la couche 52 où il est franchement plus petit. J.-L. Guadelli (1987) signale que cette conformation peut-être observable sur les chevaux à partir du Riss III, comme c'est le cas de l'abri Suard. Elle témoigne néanmoins d'un stade évolutif avancé par rapport aux chevaux de Coudoulous II par exemple, datés de la même période mais morphologiquement beaucoup plus archaïques.

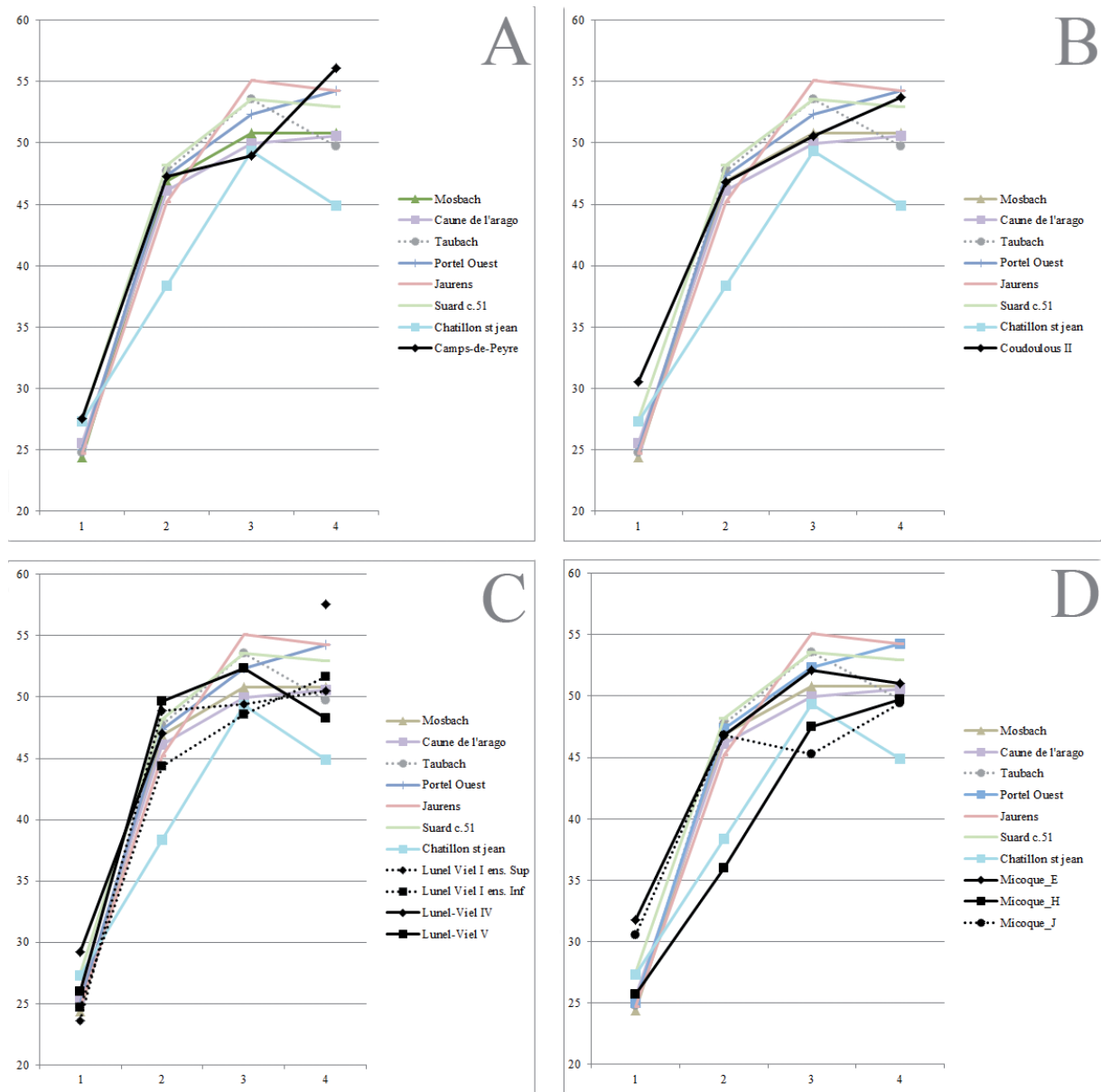


Figure 134 : Comparaison des indices protocôniques des P2, P3-4, M1-2 et M3 A : Camp-de-Peyre ; B : Coudoulous II, couche 9 ; C : Lunel-Viel ; D : La Micoque.



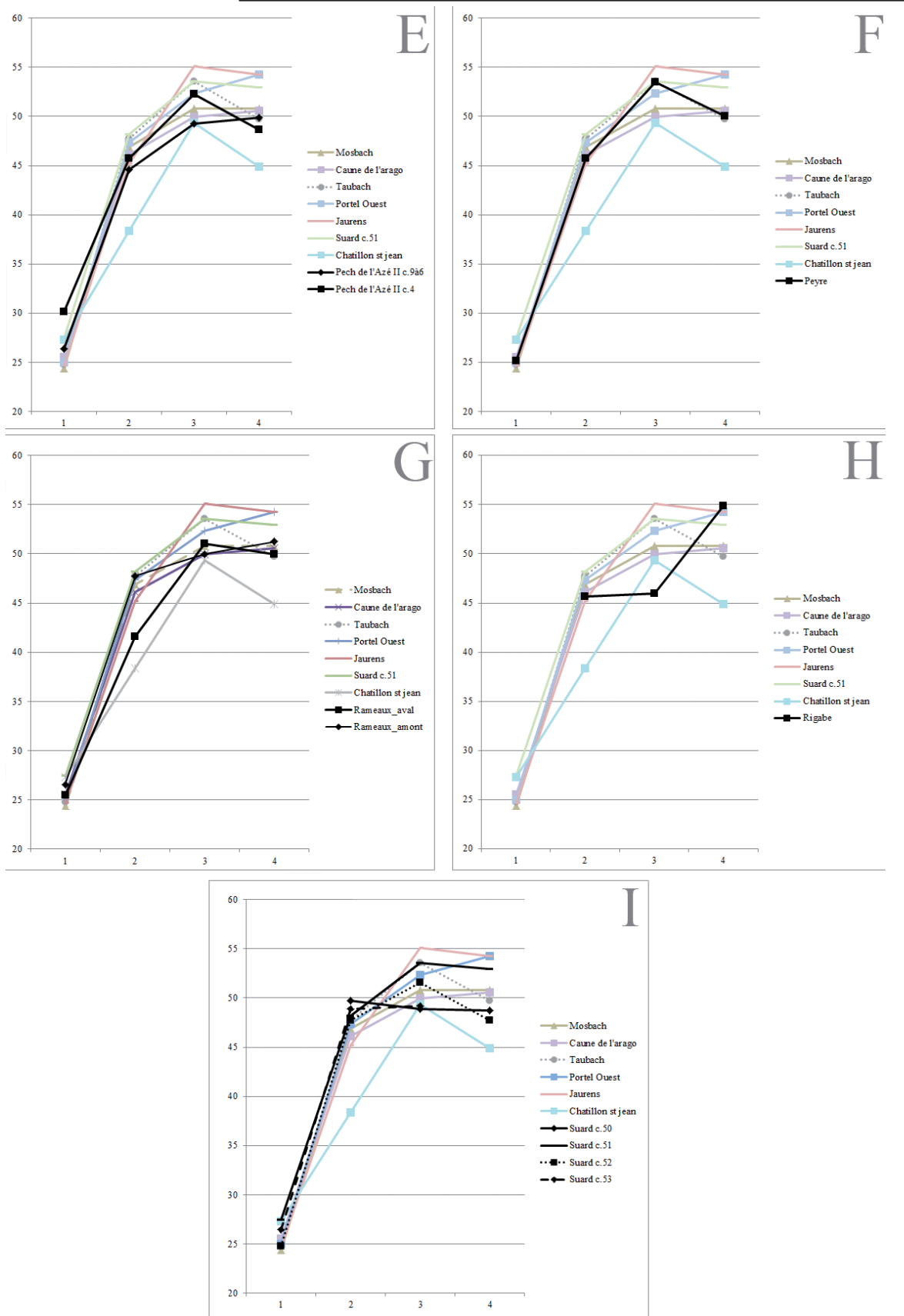


Figure 135 : Comparaison des indices protocôniques des P2, P3-4, M1-2 et M3 E : Pech de l'Azé II ; F : Peyre ; G : Les Rameaux ; H : Rigabe ; I : Suard



L'indice proposé par V. Eisenmann (1980) confirme l'existence d'au moins deux groupes morphométriques de chevaux dans le corpus (**Tabl. 50**) correspondant au Pléistocène moyen et au Pléistocène supérieur. L'indice protocônique des P3/4 et des M1/2 des premiers est plus ou moins égal, tandis que l'indice des M1/2 augmente par rapport aux P3/4 chez les seconds. Les gisements de la Micoque, Rigabe, Camp-de-peyre, Rameaux-Amont, Lunel-Viel (tous ensembles), Coudoulous II c.9, Suard et Pech de l'Azé II c.9 à 5 se placent dans le premier groupe. Les sites de Pech de l'Azé II c.4, Payre, Peyre et les Rameaux-Aval se situent dans le second. Le rapport entre l'indice de M3 et l'indice de la M1/2 permet de séparer les chevaux les plus archaïques. L'importance de l'indice protocônique de la M3 par rapport à celui de la M1/2 (indice supérieur à 100) correspond à une morphologie moins évoluée que l'on retrouve chez les chevaux de la Micoque, Rigabe, Camp-de-peyre, Rameaux-Amont, Lunel-Viel (tous ensembles), Pech de l'Azé II c. 9 à 5 et Coudoulous II c. 9 tandis que les chevaux de Suard, Pech de l'Azé II c. 4, Peyre, Payre et Rameaux-Aval présentent une morphologie plus moderne.

Gisements et/ou taxon	Indice protocônique des	
	M1-2 / Indice protoconique des P3-4 Data : Eisenmann, 1980 ; Fernandez, 2006 ; Auguste, 1995 ; Fourvel <i>et al.</i> , 2015	Indice protocônique des M3 / Indice protocônique des M1-2
Micoque	100,52	108,59
Rigabe	100,66	119,35
Montoussé (<i>Equus mosbachensis</i>)	103,40	
Camps-de-Peyre	103,57	114,53
Rameaux_ amont	104,66	102,55
Lunel-Viel	105,51	104,61
Caune de l'arago	107,83	101,32
Coudoulous II	108,01	106,21
<i>Equus mosbachensis</i>	108,40	
Steinheim	108,77	
Suard	108,54	98,35
Tilloux	109,00	
Mosbach	109,55	99,07
<i>Equus missi</i>	109,50	
<i>Equus taubachensis</i>	109,60	
Ehringsdorf	109,70	
<i>Equus achenheimensis</i>	109,80	
Pech de l'Azé c.9à6 et 5	110,14	101,55
Bau de l'Aubesier (IJ)	110,60	
Portel Ouest	110,65	103,66
Taubach	110,80	99,92
<i>Equus piveteaui</i>	111,60	
Biache-Saint-Vaast	112,50	
Bau de l'Aubesier (H)	113,80	
<i>Equus chosaricus</i>	114,10	
Kniegrotte	114,00	
Pech de l'Azé II c.4	114,36	93,04
<i>Equus gallicus</i>	114,90	
Payre	115,30	77,22
Achenheim LAM (<i>E. taubachensis</i>)	116,10	99,61
Bourgeois-Delaunay (niveau 4)	116,70	
La Chaise (Aurignacien 1)	116,90	
Peyre	116,94	93,61
St-Germain-la-Rivière	117,30	
Grotte des fées	117,50	
Bourgeois-Delaunay (niveau 9)	118,20	
Combe-Grenal (<i>E. germanicus</i>)	118,40	
Fouvent	119,60	
Jaurens	121,82	98,44
Gavaudin	121,50	

Tableau 50 : Rapport des indices protocôniques de chevaux européens du Pléistocène moyen et supérieur. Les sites du corpus sont indiqués en gras.



d) *Synthèse des caractéristiques morphométriques des dents supérieures.*

La morphologie des dents varie en fonction des gisements, quelques tendances générales se dégagent pourtant. La face interstylière du paracône et celle du métacône des dents jugales sont concaves dans tous les gisements bien que la face interstylière du métacône est plutôt plate (cf. *supra*), notamment aux Rameaux-Amont et Aval, Coudoulous II, Lunel-Viel, la Micoque, Pech de l'Azé II c.9 à 6 et Peyre. Le protocône est très souvent bilobé comme chez les chevaux caballins. Le parastyle est toujours assez large et pratiquement toujours simple sur les molaires. Sur les prémolaires, il est plus souvent dédoublé sauf sur certaines dents de la Micoque, de Lunel-Viel et de Coudoulous II. Le mésostyle est également toujours large et pratiquement toujours dédoublé sur les prémolaires sauf à la Micoque, aux Rameaux-Aval ou à Lunel-Viel où il est souvent simple. Sur les molaires, il est plus souvent simple mais peut être dédoublé sur les dents des Rameaux-Amont ou Coudoulous II. Ainsi, les dents jugales supérieures des chevaux de l'ensemble des gisements étudiés ont une morphologie de type caballin. Des caractères archaïques persistent en proportion variable dans certains sites. A Lunel-Viel, les Rameaux-Amont ou la Micoque ils sont encore très présents alors qu'à Suard ou Pech de l'Azé II c.4, ils ont pratiquement disparu.

En conclusion, les analyses métriques et morphologiques sur les dents supérieures permettent de séparer notre corpus en deux groupes majeurs. Tout d'abord, les chevaux les plus « archaïques » (Camp-de-peyre, Coudoulous II, Lunel-Viel (tous ensembles), la Micoque (toutes couches), Pech de l'Azé II c.9 à 6, Rameaux-Amont et Rigabe). Sur ces gisements, l'indice protocônique de la P3-4 est plus ou moins égal à celui de la M1-2, et l'indice protocônique de la M3 est supérieur à celui des molaires précédentes dans le maxillaire. Leur morphologie évoque celle des sténoniens. Ensuite, les chevaux plus modernes (Pech de l'Azé II c.4, Peyre, Rameaux-Aval et Suard (toutes couches)) sont caractérisés par un indice protocônique plus important sur les M1-2 que sur les P3-4 et plus grand ou égal sur les M3, avec une morphologie dentaire similaire à celle des chevaux actuels.



3. Dents inférieures : morphométrie.

Notre corpus représente un total de huit cent soixante seize dents inférieures (Tableau 51). Comme pour les dents supérieures, le nombre de restes varie beaucoup d'une série à l'autre. Ces différences d'effectifs ne donnent pas la même pertinence aux observations selon les sites.

Site	Rang	Gauche	Droite	TOTAL	Site	Rang	Gauche	Droite	Indet	TOTAL		
Camps-de-Peyre	D2 sup	1	2	3	Pech de l'Azé c.9 à 6	D2 sup	1			1		
	D3-4 sup	5	7	12		D3-4 sup	2	4			6	
	P2 sup	4	3	7		P2 sup	5	4			9	
	P3-4 sup	6	9	15		P3-4 sup	16	14			30	
	M1-2 sup	9	8	17		M1-2 sup	10	10			20	
	M3 sup	2	3	5		M3 sup	3	5			8	
TOTAL C. DE PEYRE		27	32	59	TOTAL	37	37			74		
Combe-Grenal c. 63 à 56	P2 sup	2		2	Pech de l'Azé c.5	P3-4 sup	1			1		
	M1-2 sup		1	1		M1-2 sup	1				1	
TOTAL C. GRENAL		2	1	3	TOTAL	2				2		
Coudoulois II c.9	P2 sup	3	2	5	Pech de l'Azé II c.4	D2 sup		1		1		
	P3-4 sup	5	8	13		P2 sup	2	2			4	
	M1-2 sup	5	5	10		P3-4 sup	10	4			14	
	M3 sup	2	3	5		M1-2 sup	10	5			15	
TOTAL COUDOULOIS		15	18	33	TOTAL	6	3			9		
Lunel Viel I Ens. Sup	D3-4 sup	1		1	TOTAL	28	15			43		
	P2 sup	2	4	6	TOTAL P. DE L'AZE II	67	52			119		
	P3-4 sup	7	6	13	Peyre	D2 sup	1			1		
	M1-2 sup	2	2	4		D3-4 sup	4	1			5	
	M3 sup	2	1	3		P2 sup	3	5			8	
TOTAL	14	13	27	P3-4 sup		8	5			13		
Lunel Viel I Ens. Inf.				M1-2 sup		5	7			12		
D2 sup	3	2	5	M3 sup	6	4			10			
D3-4 sup	4	5	9	TOTAL PEYRE	27	22			49			
P2 sup	2	3	5	Rameaux aval	D2 sup	2	1	1		4		
P3-4 sup	7	4	11		D3-4 sup	2	2	3		7		
M1-2 sup	5	5	10		P2 sup		1	3		4		
M3 sup	3	1	4		P3-4 sup	2	2	3		7		
TOTAL	24	20	44		M1-2 sup	5		5		10		
Lunel-Viel IV	D2 sup	1		1	M3 sup		2			2		
	D3-4 sup		2	2	TOTAL	11	8	15		34		
	P2 sup	3	1	4	Rameaux amont	D2 sup	4	3		7		
	P3-4 sup	1	1	2	D3-4 sup	6	6			12		
	M3 sup	1	1	2	P2 sup	13	12	1		26		
TOTAL	5	4	9	P3-4 sup	19	27	1		47			
Lunel Viel V	P2 sup	1		1	M1-2 sup	27	30			57		
	P3-4 sup	2		2	M3 sup	14	12			26		
	M1-2 sup	2		2	TOTAL	83	90	2		175		
	M3 sup	1		1	Rameaux c.30	M1-2 sup	1			1		
	TOTAL	6	6	12	TOTAL RAMEAUX	95	98	17		210		
TOTAL LUNEL-VIEL		49	37	86	Rigabe	P3-4 sup	1	5		6		
	Micoque c. E	D3-4 sup	1	1		2	M1-2 sup	2	3		5	
		P2 sup	2	3		5	M3 sup	1			1	
		P3-4 sup		3		3	TOTAL RIGABE	4	8			12
		M1-2 sup		1		1	Suard c. 53	D2 sup	1			1
		M3 sup	3	5		8		D3-4 sup	1			
TOTAL		5	13	18	P2 sup	1					1	
Micoque c.H	D3-4 sup	1	1	2	P3-4 sup	4		1			5	
	P2 sup	1		1	M1-2 sup	2					2	
	P3-4 sup	2		2	TOTAL	9		1			10	
	M1-2 sup		2	2	Suard c. 52	D2 sup	1			1		
M3 sup	1	3	4	D3-4 sup		4	6			10		
TOTAL	5	6	11	P2 sup		2	3			5		
Micoque c. J	D3-4 sup	2	2	4		P3-4 sup	8	2			10	
	P2 sup	4	4	8		M1-2 sup	9	1			10	
	P3-4 sup	3	10	13		M3 sup	2	2			4	
	M1-2 sup		8	8	TOTAL	25	15			40		
	M3 sup	2	7	9	Suard c. 51	D2 sup	4	1		5		
TOTAL	11	31	42	D3-4 sup		7	3			10		
TOTAL MICOQUE	21	50	71	P2 sup		4	4			8		
Payre c. G	P2 sup	1		1		P3-4 sup	12	13			25	
	M1-2 sup	1		1		M1-2 sup	17	19			36	
	M3 sup	1		1		M3 sup	11	5			16	
	TOTAL	3	3	6	TOTAL	55	45			100		
Payre c. F	D3-4 sup	1	1	2	Suard c. 50	D3-4 sup		2		2		
	P3-4 sup	2	3	5		P3-4 sup	2	2			4	
	M1-2 sup	4	2	6		M1-2 sup	4	2			6	
	M3 sup	1		1		M3 sup	1	1			2	
TOTAL	8	6	14	TOTAL		7	7			14		
Payre c. D	P3-4 sup		1	1		TOTAL SUARD	96	68			164	
	M1-2 sup		1	1	TOTAL DENT SUP					825		
TOTAL		2	2	4								
TOTAL PAYRE		11	8	19								

Tableau 51 : Inventaire des dents inférieures de chevaux des sites étudiés par rang dentaire et latéralisation.



Les dents inférieures, à l'inverse des dents supérieures, ne varient pas en taille au cours du temps de façon significative et ne connaissent pas de variations comparables à celles traduites par l'indice protocônique (Guadelli, 1987 ; Fernandez, 2006). Ainsi, nous ne comparerons pas métriquement les dents de l'échantillon étudié (les dimensions sont, néanmoins, indiquées en cf. annexe p. 131 à 138). En revanche, des variations morphologiques corrélées au stade évolutif des chevaux ont été décrites auparavant (Crégut-Bonnoure, 1980 ; Bonifay, 1980 ; Guadelli, 1987) et seront détaillées ici.

Comme pour les dents supérieures, nous n'avons pas séparé les P3-4 et les M1-2 pour les mêmes raisons (cf. *supra*).

a) *Les dents déciduales : morphologie.*

• **Deuxième dent déciduale inférieure.**

Deux D2 inférieures de **Camp-de-peyre**.

- Sillon lingual très ouvert.
- Pli ptychostylide très allongé.
- Sillon vestibulaire peu étendu.

Trois D2 inférieures des **Rameaux-Aval**.

- Sillon lingual très ouvert.
- Pli ptychostylide bien marqué.
- Sillon vestibulaire qui pénètre le pédoncule dans deux cas sur trois.

Cinq D2 inférieures des **Rameaux-Amont**.

- Sillon lingual très ouvert.
- Pli ptychostylide très allongé.
- Sillon vestibulaire allongé dans trois cas sur cinq, c'est-à-dire, dans des proportions assez proches que les dents des Rameaux-Aval.

Une D2 de l'ensemble inférieur de **Lunel-Viel I**. Elle est très altérée et n'a pas pu faire l'objet d'observations complètes. Une autre a été retrouvée dans l'ensemble supérieur. Le sillon lingual



des deux dents est toujours très ouvert. Le pli ptychostylide de la dent de l'ensemble supérieur est bien marqué et le sillon vestibulaire est court et n'entre pas en contact avec le sillon lingual.

Cinq D2 inférieures de **Suard** : deux de la couche 53, une de la couche 52, une de la couche 51 et une de la couche 50. Elles présentent les mêmes caractéristiques.

- Sillon lingual très ouvert.
- Pli ptychostylide très allongé.
- Sillon vestibulaire court sur les dents des couches 52, 51 et 50, très allongé sur les dents de la couche 53.

Trois D2 inférieures du site de **Pech de l'Azé II c.4**

- Sillon lingual très ouvert.
- Pli ptychostylide assez court pour deux dents sur trois.
- Sillon vestibulaire assez allongé, qui touche le sillon lingual dans deux cas sur trois.

La D2 inférieure retrouvée à **Peyre** possède un sillon lingual très ouvert et un pli ptychostylide très allongé. Le sillon vestibulaire est quant à lui assez court et ne pénètre pas le pédoncule.

- **Troisième-quatrième dent déciduale inférieure.**

Huit D3-4 inférieures de **Camp-de-peyre**.

- Sillon lingual très ouvert.
- Pli ptychostylide allongé.
- Sillon vestibulaire court n'atteignant pas le sillon lingual.

Quatre D3-4 inférieures de la couche E du site de **La Micoque**.

- Sillon lingual très ouvert.
- Pli ptychostylide très allongé.
- Sillon vestibulaire assez court ne parvenant pas jusqu'au sillon lingual.



Trois D3-4 inférieures dans l'ensemble supérieur de **Lunel Viel I** et trois autres dans l'ensemble inférieur.

- Sillon lingual très ouvert.
- Pli ptychostylide très allongé.
- Sillon vestibulaire court, qui ne pénètre pas le pédoncule.

Cinq D3-4 inférieures de la couche 52 de **Suard**.

- Sillon lingual très ouvert.
- Pli ptychostylide bien marqué.
- Sillon vestibulaire allongé pour trois dents sur cinq.

Trois D3-4 inférieures des couches 9 à 6 de **Pech de l'Azé II** et une de la couche 4.

- Sillon lingual très ouvert.
- Pli ptychostylide très allongé.
- Sillon vestibulaire allongé qui pénètre le pédoncule sur les dents des couches 9 à 6 tandis que celui de la dent de la couche 4 est assez court.

Une unique D3-4 inférieure a été retrouvée à **Peyre**. Elle a un sillon lingual très ouvert, le pli ptychostylide très allongé et un sillon vestibulaire court.

b) Prémolaires et molaires définitives : morphologie.

- **Deuxième prémolaire inférieure.**

Six P2 inférieures de **Camp-de-peyre**.

- Sillon lingual ouvert.
- Flanc de l'hypoconide concave.
- Flanc du protoconide concave pour une moitié, convexe pour l'autre.
- Métastylide très triangulaire.
- Pli ptychostylide très allongé.
- Sillon vestibulaire court qui n'atteint jamais le sillon lingual.



Sept P2 inférieures de **La Micoque** : trois de la couche E, une de la couche H et trois de la couche J.

- Sillon lingual très ouvert.
- Flanc de l'hypoconide très variable : Un concave, un convexe couche E (le troisième n'est pas observable), un concave couche H, et un concave, un convexe et un plat couche J.
- Flanc du protoconide convexe.
- Métastylide triangulaire couche E et J, arrondi couche H.
- Pli ptychostylide très allongé.
- Sillon vestibulaire court.

Vingt-cinq P2 inférieures des **Rameaux** : cinq de la partie Aval et vingt de la partie Amont.

- Sillon lingual ouvert partie Aval comme pour 89,5% de la partie Amont.
- Flanc de l'hypoconide concave pour 80% des dents Aval et 55% des dents Amont.
- Flanc du protoconide convexe sauf sur une dent de l'Aval.
- Métastylide triangulaire pour 80% des dents Aval et 57,9% des dents Amont.
- Pli ptychostylide très allongé.
- Sillon vestibulaire très court.

Huit P2 inférieures de **Lunel-Viel**, une de l'ensemble supérieur de la grotte I, six dans l'ensemble inférieur et une dans la grotte IV.

- Sillon lingual très ouvert.
- Flanc de l'hypoconide convexe sur la dent de l'ensemble supérieur comme pour 60% des dents de l'ensemble inférieur. Concave pour la dent de la grotte IV.
- Flanc du protoconide convexe pour les dents de l'ensemble supérieur et de la grotte IV, concave pour 60% des dents de l'ensemble inférieur de la grotte I.
- Métastylide triangulaire pour la dent de l'ensemble supérieur de la grotte I et celle de la grotte IV, plutôt arrondi sur les P2 de l'ensemble inférieur de la grotte I.
- Pli ptychostylide bien marqué sur les dents de l'ensemble inférieur de la grotte I et celle de la grotte IV, discret sur la dent de l'ensemble supérieur de la grotte I.
- Sillon vestibulaire court.



La P2 inférieure retrouvée à **Rigabe** possède un sillon lingual ouvert, des flancs de l'hypoconide et du protoconide convexes. Le métastylide est arrondi et le sillon vestibulaire court. Le pli ptychostylide n'a pas pu être observé.

Vingt P2 inférieures de l'abri **Suard** : deux de la couche 53, trois de la couche 52 et quinze de la couche 51.

- Sillon lingual ouvert.
- Flanc de l'hypoconide concave pour deux des trois dents de la couche 52, comme pour 7 dents sur 14 de la couche 51 (une non observable). Plat pour la seule dent observable de la couche 53.
- Flanc du protoconide convexe dans les couches 53 et 52, comme pour 92,85% de la couche 51 (92,85%).
- Métastylide triangulaire.
- Pli ptychostylide bien marqué pour les dents de la couche 53, deux dents sur les trois de la couche 52 et 84,6% de celles de la couche 51.
- Sillon vestibulaire court sauf une dent de la couche 53.

Deux P2 inférieures des couches 63 à 56 de **Combe-Grenal**.

- Sillon lingual ouvert.
- Flanc de l'hypoconide concave.
- Flanc du protoconide, convexe.
- Métastylide triangulaire sur une dent, arrondi sur l'autre.
- Pli ptychostylide très allongé.
- Sillon vestibulaire court.

Vingt-huit P2 inférieures de **Pech de l'Azé II** : dix-huit des couches 9 à 6, une de la couche 5 et neuf de la couche 4.

- Sillon lingual ouvert.
- Flanc de l'hypoconide convexe pour 50% des dents couches 9 à 6, concave pour 43,75% et plat pour une seule dent. Convexe pour la dent couche 5, comme pour 66,6% des dents de la couche 4.
- Flanc du protoconide convexe pour 87,5% des dents des couches 9 à 6 et 88,8% des dents de



la couche 4. Celui de la dent de la couche 5 était trop abîmé pour être observable.

- Métastylide triangulaire sur les dents des couches 9 à 5, comme pour 55,5% des dents de la couche 4.

- Pli ptychostylide très allongé pour 66,7% des dents des couches 9 à 6 comme de la couche 4. Inobservable sur la dent de la couche 5.

- Sillon vestibulaire court.

Trois P2 inférieures dans la couche 9 de **Coudoulous II**.

- Sillon lingual fermé.

- Flanc de l'hypoconide convexe.

- Flanc du protoconide convexe.

- Métastylide très triangulaire.

- Pli ptychostylide allongé sur deux dents, complètement absent sur la troisième.

- Sillon vestibulaire très court, qui n'atteint pas le sillon lingual.

Deux P2 inférieures de **Peyre**.

- Sillon vestibulaire ouvert.

- Flanc de l'hypoconide convexe sur une, concave sur l'autre.

- Flanc du protoconide convexe sur une, concave sur l'autre.

- Métastylide triangulaire.

- Pli ptychostylide très peu exprimé sur l'une, absent sur l'autre.

- Sillon vestibulaire court.

- **Troisième-quatrième prémolaire inférieure**

Treize P3-4 inférieures de **Camp-de-peyre**.

- Sillon lingual ouvert pour 90,9 % des dents.

- Flanc de l'hypoconide concave.

- Flanc du protoconide concave pour 87,5 % des dents.

- Métastylide triangulaire.

- Pli ptychostylide très allongé pour 87,5 % des dents.

- Sillon vestibulaire très court, qui n'atteint pas le pédoncule.



Trente-sept P3-4 inférieures de **La Micoque** : neuf de la couche E, quatre de la couche H et vingt-quatre de la couche J.

- Sillon lingual ouvert pour 87,5% des dents couche E, 75% des dents couche H, 90% des dents couche J.

- Flanc de l'hypoconide convexe pour 57% des dents couche E, et 50% des dents couche H. Concave pour l'autre moitié de la couche H et pour 91,66% des dents de la couche J.

- Flanc du protoconide convexe sur les dents de la couche E comme pour 66,6% des dents couche H et 41,7% des dents couche J. Concave pour 41,7% des dents couche J, plat pour 16,7% des dents couche J.

- Métastylide triangulaire pour 85,7% des dents couche E, 75% des dents couche H, 86,9% des dents couche J.

- Pli ptychostylide allongé sauf sur une dent de la couche E.

- Sillon vestibulaire court pour 87,5% des dents couche E, toutes les dents de la couche H et 95,65% des dents de la couche J.

Cinquante-neuf P3-4 inférieures dans l'**Igue des Rameaux** : dix dans la partie Aval et quarante-neuf dans la partie Amont.

- Sillon lingual ouvert pour toutes les dents Aval et 80,85% des dents Amont.

- Flanc de l'hypoconide concave pour 70% des dents Aval et 69,89% des dents Amont.

- Flanc du protoconide convexe pour 80% des dents Aval et 67,39% des dents Amont.

- Métastylide arrondi pour 60% des dents Aval et 72,34% des dents Amont.

- Pli ptychostylide à peine esquissé pour 57,14% des dents Aval, bien marqué sur 86,84% des dents Amont.

- Sillon vestibulaire court pour toutes les dents Aval et 71,79% des dents Amont.

Seize P3-4 inférieures de **Lunel-Viel** : six de l'ensemble supérieur, neuf de l'ensemble inférieur de la grotte I et une de la grotte IV.

- Sillon lingual fermé pour 83,3% des dents de l'ensemble supérieur, 71,4% des dents de l'ensemble inférieur comme pour celle de la grotte IV.

- Flanc de l'hypoconide concave sur la dent de la grotte IV comme pour 60% des dents de l'ensemble supérieur de la grotte I. Convexe dans l'ensemble inférieur de la grotte I.

- Flanc du protoconide convexe pour 80% des dents de l'ensemble supérieur et 83,3% de l'en-



semble inférieur de la grotte I, comme pour celle de la grotte IV.

- Métastylide arrondi pour 66,6% des dents de l'ensemble supérieur et 85,7% de l'ensemble inférieur de la grotte I, triangulaire pour la dent de la grotte IV.
- Pli ptychostylide allongé pour toutes les dents de l'ensemble inférieur et 83,3% des dents de l'ensemble supérieur de la grotte I, comme pour celle de la grotte IV.
- Sillon vestibulaire très court.

Six P3-4 inférieures de **Rigabe**.

- Sillon lingual ouvert pour cinq dents sur six.
- Flanc de l'hypoconide convexe pour 75% des dents observables.
- Flanc du protoconide convexe.
- Métastylide triangulaire pour 75% des dents observables.
- Pli ptychostylide absent.
- Sillon vestibulaire très court.

Trente-cinq P3-4 inférieures de l'**Abri Suard** : cinq de la couche 53, treize de la couche 52, seize de la couche 51 et une de la couche 50.

- Sillon lingual ouvert pour 84,6% des dents couche 52 et 85,7% des dents couche 51. Fermé pour 60% des dents couche 53 et celle de la couche 50.
- Flanc de l'hypoconide concave pour 80% des dents couche 53, 100% des dents couche 52, 73,33% des dents couche 51 et celle de la couche 50.
- Flanc du protoconide convexe pour 60% des dents couche 53, 69,23% des dents couche 52, et 60% des dents couche 51. Inobservable sur celle couche 50.
- Métastylide triangulaire pour 100% des dents couche 53, 76,92% des dents couche 52, 92,85% des dents couche 51 comme pour celle de la couche 50.
- Pli ptychostylide bien marqué pour 60% des dents couche 53, 69,23% des dents couche 52, 92,85% des dents couche 51 comme pour celle de la couche 50.
- Sillon vestibulaire court sauf sur deux dents de la couche 51.

Cinq P3-4 des couches 63 à 56 de **Combe-Grenal**.

- Sillon vestibulaire très ouvert.
- Flanc de l'hypoconide plat pour deux dents, concave pour deux autres, convexe pour la



dernière.

- Flanc du protoconide convexe.
- Métastylide triangulaire pour trois dents sur cinq.
- Pli ptychostylide bien marqué sur quatre dents, absent sur la cinquième.
- Sillon vestibulaire court.

Soixante-trois P3-4 inférieures de **Pech de l'Azé II**, trente-six de l'ensemble des couches 9 à 6, une de la couche 5 (très altérée) et vingt-six de la couche 4.

- Sillon lingual ouvert pour 81,8% des dents couches 9 à 6, 91,6% des dents c. 4.
- Flanc de l'hypoconide concave pour 60,6% des dents couches 9 à 6, la dent de la couche 5 et 62,5% des dents couche 4.
- Flanc du protoconide convexe pour 58,8% des dents couches 9 à 6, la dent de la couche 5 et 66,6% des dents couche 4.
- Métastylide triangulaire pour 93,3% des dents couches 9 à 6 et 70,83% des dents couche 4.
- Pli ptychostylide très allongé pour 90,9% des dents couches 9 à 6 ; la dent de la couche 5 et 88% des dents couche 4.
- Sillon vestibulaire court pour 97% des dents couches 9 à 6, la dent de la couche 5 et 88% des dents couche 4.

Trois P3-4 inférieures dans la couche 9 de **Coudoulous II**.

- Sillon lingual ouvert.
- Flanc de l'hypoconide et du protoconide concaves pour deux dents sur trois.
- Métastylide arrondi pour deux dents sur trois.
- Pli ptychostylide allongé.
- Sillon vestibulaire très court.

Cinq P3-4 inférieures à **Peyre**.

- Sillon lingual ouvert pour quatre dents.
- Flanc de l'hypoconide concave pour quatre dents.
- Flanc du protoconide concave pour deux dents, convexe pour deux autres et plat pour la dernière.
- Métastylide triangulaire.



- Pli ptychostylide allongé sur trois dents.
- Sillon vestibulaire court sur trois dents

- **Première-deuxième molaire inférieure**

Quatorze M1-2 inférieures de **Camp-de-peyre**.

- Sillon lingual ouvert pour 78,57% des dents.
- Flanc de l'hypoconide concave (sauf une dent).
- Flanc du protoconide concave pour 50% des dents, convexe pour 35,71% et plat pour 14,28%.
- Métastylide triangulaire.
- Pli ptychostylide bien marqué sur 64,28% des dents.
- Sillon vestibulaire qui touche le sillon lingual dans 57,14% des cas.

Quarante-six M1-2 inférieures de **La Micoque** : dix-sept de la couche E, six de la couche H et vingt-trois de la couche J.

- Sillon lingual ouvert sur 76,92% des dents couche E, 80,95% des dents couche J et 50% des dents couche H.
- Flanc de l'hypoconide concave pour 66,66% des dents couche E, 66,66% des dents couche H et 77,77% des dents couche J.
- Flanc du protoconide convexe pour 80% des dents couche E, 100% des dents couche H et 86,66% des dents couche J.
- Métastylide triangulaire pour 92,85% des dents couche E, 100% des dents couche H et 76,19% des dents couche J.
- Pli ptychostylide bien marqué sur 85,71% des dents couche E, 100% des dents couche H et 85,71% des dents couche J.
- Sillon vestibulaire très allongé sur 71,42% des dents couche E, 66,66% des dents couche H, mais court sur 57,14% des dents couche J.

Soixante-neuf M1-2 inférieures de **l'Igüe des Rameaux** : neuf de la partie Aval et soixante de la partie Amont.

- Sillon lingual ouvert pour 77,78% des dents Aval et 75,86% des dents Amont.



- Flanc de l'hypoconide concave pour 77,78% des dents Aval et 57,86% des dents Amont.
- Flanc du protoconide convexe pour 88,89% des dents Aval et 72,41% des dents Amont.
- Métastylide arrondi pour la moitié des dents Aval et 77,59% des dents Amont.
- Pli ptychostylide bien marqué sur la moitié des dents Aval et sur 64,29% des dents Amont.
- Sillon vestibulaire très allongé sur 87,5% des dents Aval et 65,45% des dents Amont.

Vingt-deux M1-2 inférieures de **Lunel-Viel** : sept dans l'ensemble supérieur de la grotte I, douze dans l'ensemble inférieur de la grotte I et trois dans la grotte IV.

- Sillon lingual fermé pour 71,4% des dents de l'ensemble supérieur et 83,3% des dents de l'ensemble inférieur de la grotte I comme pour deux des trois dents de la grotte IV.

- Flanc de l'hypoconide convexe pour 85,7% des dents de l'ensemble supérieur et 41,66% des dents de l'ensemble inférieur de la grotte I. Concave pour 50% des dents de l'ensemble inférieur de la grotte I et les dents de la grotte IV. Plat pour 8,33% des dents de l'ensemble inférieur de la grotte I.

- Flanc du protoconide convexe.

- Métastylide arrondi pour 83,33% des dents de l'ensemble supérieur et 58,33% de dents de l'ensemble inférieur de la grotte I, comme pour deux dents sur trois de la grotte IV.

- Pli ptychostylide bien marqué sur 91,66% des dents de l'ensemble inférieur de la grotte I comme sur les trois de la grotte IV. Assez discret sur 66,6% des dents de l'ensemble supérieur de la grotte I.

- Sillon vestibulaire qui touche le sillon lingual sur 83,33% des dents de l'ensemble supérieur et 66,66% des dents de l'ensemble inférieur de la grotte I. Court sur deux des trois dents de la grotte IV.

Quatre M1-2 inférieures de la grotte de **Rigabe**.

- Sillon lingual ouvert.
- Flanc de l'hypoconide et du protoconide convexes.
- Métastylide triangulaire sur trois des quatre dents.
- Pli ptychostylide absent.
- Sillon vestibulaire très court.



Trente-huit M1-2 inférieures de l'abri **Suard** : cinq de la couche 53, onze de la couche 52, vingt de la couche 51 et deux, assez altérées et peu observables, de la couche 50.

- Sillon lingual ouvert pour 72,72% des dents couche 52, 80% des dents couche 51 mais seulement deux dents sur cinq couche 53.
- Flanc de l'hypoconide concave pour 60% des dents couche 53, 72,72% des dents couche 52, 56,25% des dents couche 51 comme pour les deux de la couche 50.
- Flanc du protoconide convexe sauf sur une dent de la couche 51.
- Métastylide triangulaire sauf sur une dent de la couche 51.
- Pli ptychostylide bien marqué sur toutes les dents de la couche 53, 72,72% des dents couche 52, 85,71% des dents couche 51 et une seule dent couche 50. Il n'est jamais absent.
- Sillon vestibulaire très allongé, qui pénètre le pédoncule sur 80% des dents couche 53, 72,72% des dents couche 52 et 66,66% des dents couche 51. Au contraire, très court sur les dents de la couche 50.

Quatre M1-2 inférieures des couches 63 à 56 de **Combe-Grenal**.

- Sillon lingual ouvert.
- Flanc de l'hypoconide et du protoconide convexes.
- Métastylide arrondi pour trois des quatre dents.
- Pli ptychostylide bien marqué sur trois des quatre dents.
- Sillon vestibulaire qui touche le sillon lingual.

Cinquante-six M1-2 inférieures de **Pech de l'Azé II** : vingt-deux des couches 9 à 6, deux de la couche 5 et trente-deux de la couche 4.

- Sillon lingual ouvert pour 70% des dents couches 9 à 6, les deux dents couche 5 et 92,85% des dents couche 4.
- Flanc de l'hypoconide convexe pour 57,14% des dents couches 9 à 6 et 59,37% des dents couche 4, concave pour les deux dents couche 5.
- Flanc du protoconide convexe pour 94,73% des dents couches 9 à 6, une dent couche 5 et 85,71% des dents couche 4.
- Métastylide triangulaire pour toutes les dents sauf 28,58% des dents couche 4.
- Pli ptychostylide bien marqué sur 60% des dents couches 9 à 6, les deux dents couche 5 et 74,19% des dents couche 4.



- Sillon vestibulaire très allongé sur 85,71% des dents couches 9 à 6, les deux dents de la couche 5 et 93,54% des dents couche 4.

Sept M1-2 inférieures de la couche 9 de **Coudoulous II**.

- Sillon lingual ouvert.
- Flanc de l'hypoconide convexe.
- Flanc du protoconide convexe pour quatre des sept dents.
- Métastylide arrondi pour quatre des sept dents.
- Pli ptychostylide absent sur trois des cinq dents observables.
- Sillon vestibulaire très allongé pour quatre des six dents observables.

Huit M1-2 inférieures du site de **Peyre**.

- Sillon lingual fermé sur 62,5% des dents.
- Flanc de l'hypoconide convexe pour 62,5% des dents.
- Flanc du protoconide convexe.
- Métastylide triangulaire pour 71,42% des dents.
- Pli ptychostylide très peu marqué sur 87,5% des dents.
- Sillon vestibulaire très allongé.

- **Troisième molaire inférieure.**

Sept M3 inférieures de **Camp-de-peyre**.

- Sillon lingual fermé pour 71,42% des dents.
- Flanc de l'hypoconide et du protoconide convexe pour 66,66% des dents.
- Métastylide triangulaire.
- Pli ptychostylide présent pour la moitié des dents observables, à peine esquissé pour le reste.
- Sillon vestibulaire très allongé, qui touche le sillon lingual dans la moitié des cas.

Vingt-trois M3 inférieures de **La Micoque** : onze de la couche E, six de la couche H et six de la couche J.

- Sillon lingual ouvert sur 81,8% des dents de la couche E quatre des six dents de la couche J



mais seulement deux des six dents de la couche H.

- Flanc de l'hypoconide convexe pour 70% des dents couche E, 66,6% des dents couche H, 66,6% des dents couche J.
- Flanc du protoconide convexe pour 80% des dents couche E, 100% des dents couche H et 66,6% des dents couche J.
- Métastylide arrondi pour 63,63% des dents couche E, 83,33% des dents couche H, 75% des dents couche J.
- Pli ptychostylide bien marqué sur 90% des dents couche E, 100% des dents couche H, 83,33% des dents couche J.
- Sillon vestibulaire assez court qui ne pénètre pas le pédoncule, pour 90,9% des dents couche E, 100% des dents couche H et 66,66% des dents couche J.

Trente-neuf M3 inférieures de l'**Igue des Rameaux** : six de la partie Aval et trente-trois de la partie Amont.

- Sillon lingual ouvert pour les dents Aval et 84,85% des dents Amont.
- Flanc de l'hypoconide convexe pour 83,33% des dents Aval et 51,61% des dents Amont.
- Flanc du protoconide convexe pour 66,67% des dents Aval et 72,73% des dents Amont.
- Métastylide arrondi pour 66,67% des dents Aval et 84,85% des dents Amont.
- Pli ptychostylide très marqué pour 66,67% des dents Aval et 73,33% des dents Amont.
- Sillon vestibulaire court sur les dents Aval et sur 68,97% des dents Amont.

Neuf M3 inférieures de **Lunel-Viel** : trois de l'ensemble supérieur de la grotte I, quatre de l'ensemble inférieur de la grotte I, deux de la grotte IV.

- Sillon lingual fermé pour 100% des dents de l'ensemble supérieur, 75% des dents de l'ensemble inférieur de la grotte I et une seule dent de la grotte IV.
- Flanc de l'hypoconide convexe pour 66,6% des dents de l'ensemble supérieur de la grotte I, plat pour 50% des dents de l'ensemble inférieur de la grotte I et concave sur la dent observable de la grotte IV.
- Flanc du protoconide convexe sauf sur une dent de l'ensemble inférieur de la grotte I.
- Métastylide arrondi sauf sur une dent de l'ensemble inférieur de la grotte I.
- Pli ptychostylide bien exprimé sur 66,6% des dents de l'ensemble supérieur, 75% des dents de l'ensemble inférieur de la grotte I comme pour les deux dents de la grotte IV.



- Sillon vestibulaire court sauf sur une des deux dents de la grotte IV qui a un long sillon pénétrant le pédoncule.

Deux M3 inférieures de **Rigabe**.

- Sillon lingual ouvert.
- Flanc de l'hypoconide et du protoconide convexes.
- Métastylide triangulaire.
- Pli ptychostylide absent.
- Sillon vestibulaire court.

Vingt M3 inférieures dans l'abri **Suard** : une dans la couche 53, cinq dans la couche 52, douze dans la couche 51 et deux dans la couche 50.

- Sillon lingual ouvert sur 60% des dents couche 52, 54,54% des dents couche 51. Fermé sur les dents des couches 53 et 50.

- Flanc de l'hypoconide convexe sur les dents des couches 53 et 52 comme pour 45,45% des dents couche 51. Couche 50, le flanc est concave sur une dent et plat sur l'autre.

- Flanc du protoconide convexe.

- Métastylide triangulaire sur les dents des couches 53 et 51 comme pour 60% des dents de la couche 52. Arrondi sur les dents de la couche 50.

- Pli ptychostylide discret sur les dents de la couche 53 et sur 60% des dents de la couche 52.

Bien marqué sur 81,81% des dents couche 51 et les deux dents de la couche 50.

Sillon vestibulaire qui touche le sillon lingual sur les dents de la couche 53 comme pour 72,72% des dents de la couche 51. Très court sur 60% des dents de la couche 52 et sur les deux dents de la couche 50.

Quatre M3 inférieures dans les couches 63 à 56 de **Combe-Grenal**.

- Sillon lingual ouvert.
- Flanc de l'hypoconide et du protoconide convexes.
- Métastylide triangulaire pour deux dents, arrondi pour les deux autres.
- Pli ptychostylide bien marqué sur deux des trois dents observables.
- Sillon vestibulaire très court sur deux des trois dents observables.



Vingt-deux M3 inférieures de **Pech de l'Azé II** : sept des couches 9 à 6, deux de la couche 5, treize de la couche 4.

- Sillon lingual ouvert pour 71,42% des dents couches 9 à 6, les deux dents couche 5, 70% des dents couche 4.

- Flanc de l'hypoconide convexe pour les dents couches 9 à 6 et 76,92% des dents couche 4.

- Flanc du protoconide convexe pour les dents des couches 9 à 6 et 81,81% des dents de la couche 4. Couche 5 : convexe pour une dent, plat pour l'autre.

- Métastylide triangulaire pour 85,71% des dents couches 9 à 6 et 60% des dents couche 4. Arrondi pour les deux dents couche 5.

- Pli ptychostylide bien marqué pour 85,71% des dents couches 9 à 6 ; les deux dents couche 5 et 81,81% des dents couche 4.

- Sillon vestibulaire court pour 71,42% des dents couches 9 à 6, les deux dents couche 5 : et 81,81% des dents couche 4.

Quatre M3 inférieures dans la couche 9 de **Coudoulous II**.

- Sillon lingual fermé pour trois dents.

- Flanc de l'hypoconide et du protoconide concaves.

- Métastylide triangulaire pour deux dents, arrondi sur les deux autres.

- Pli ptychostylide peu marqué sur trois des quatre dents.

- Sillon vestibulaire allongé qui touche le sillon lingual pour sur deux dents.

Deux M3 inférieures de **Peyre**.

- Sillon lingual fermé pour une dent, ouvert pour l'autre.

- Flanc de l'hypoconide convexe pour une dent, plat pour l'autre.

- Flanc du protoconide convexe pour une dent, plat pour l'autre.

- Métastyle arrondi.

- Pli ptychostylide bien marqué.

- Sillon vestibulaire très court.



c) *Synthèse des caractéristiques morphologiques des dents inférieures.*

Toutes les dents définitives inférieures étudiées présentent une double boucle dissymétrique que l'on rencontre en particulier chez les chevaux caballins. Ce caractère n'a donc pas été détaillé plus haut. Plusieurs tendances et particularismes peuvent être dégagés de l'observation morphologique des dents inférieures.

A Camp-de-peyre, les flancs de l'hypoconide et du protoconide de la M3 inférieure sont majoritairement convexes, le sillon lingual est étroit sur les M3 inférieures et le sillon vestibulaire allongé sur les M1-2 inférieures. Par ailleurs, des caractères fortement caballins peuvent également être observés comme l'aspect très dissymétrique de la double-boucle.

L'effectif des dents issues de La Micoque est inégal en fonction de la couche étudiée, mais la morphologie des dents inférieures est assez homogène. Les flancs de l'hypoconide et du protoconide de ces dents sont assez souvent convexes et le sillon vestibulaire est généralement assez allongé sur les M1-2. Comme à Camp-de-peyre, des caractères caballins apparaissent comme l'ouverture importante du sillon lingual et la dissymétrie de la double-boucle.

Les dents inférieures de l'Igue des Rameaux présentent en termes de proportion des morphologies différentes entre les parties Amont et Aval. Dans les deux ensembles, les flancs de l'hypoconide sur les M3 et des protoconides des dents jugales convexes, le sillon lingual assez ouvert, le sillon vestibulaire des M1-2 très allongé. Le pourcentage élevé (environ 30% des dents) de sillons vestibulaires touchant le sillon lingual sur les P3-4 et des M3 de la partie Amont évoque des caractères sténoniens et marque une différence avec la partie Aval.

La morphologie des dents inférieures des différents ensembles/grottes de Lunel-Viel est assez homogène. De nombreux et abondants caractères rappellent les chevaux sténoniens, tels que l'étroitesse quasiment systématique du sillon lingual, la convexité des flancs du protoconide ou l'allongement du sillon vestibulaire jusqu'au sillon lingual. La double-boucle reste, néanmoins dissymétrique dans cette population.

La morphologie des dents inférieures de Rigabe est très proche de celle que l'on rencontre à Lunel-Viel et présente également de nombreux caractères « archaïques ». En effet, le flanc de l'hypoconide et celui du protoconide sont surtout convexes. Il n'y a jamais de pli ptychostylide. On peut noter néanmoins que l'évasement du sillon lingual est souvent important et que la taille des sillons vestibulaires est réduite.

Comme dans le cas de Lunel-Viel ou de la Micoque, la morphologie des dents inférieures



des chevaux de l'abri Suard sont assez homogènes entre les couches. Les flancs de l'hypocoude sont majoritairement concaves (excepté sur la M3), le sillon lingual, très souvent ouvert, la double boucle, dissymétrique, le pli ptychostyloïde est très court et le sillon vestibulaire est généralement court (excepté sur les M1-2). Le flanc du protoconide est quasi toujours convexe.

Dans les couches 63 à 56 de Combe-Grenal, les dents inférieures ont le flanc de l'hypocoude et celui du protoconide convexes sur les M1-2 et les M3 en particulier et un sillon vestibulaire long sur toutes les M1-2 comme chez les chevaux archaïques. Néanmoins, le sillon lingual souvent très ouvert avec le fond aplati et la double boucle est dissymétrique.

Comme à l'Igüe des Rameaux, la variabilité morphologique des dents inférieures de Pech de l'Azé II est importante : celles des couches 9 à 6 sont assez distinctes de celles de la couche 4, tandis que les dents de la couche 5 se rapprochent surtout de celles des niveaux 9 à 6. Le sillon lingual est presque toujours très ouvert et le flanc du protoconide, très souvent assez convexe dans tous les ensembles et sur tous les types de dents. Le flanc de l'hypocoude est néanmoins plus souvent convexe sur les molaires des couches 9 à 6 que sur celles de la couche 4 et le sillon vestibulaire est plus souvent allongé sur ces dents que sur celles de la couche 4. Ainsi, les dents de la couche 4 présentent, en proportion, plus de caractères modernes que celles des couches 9 à 5.

Les flancs de l'hypocoude et du protoconide sont convexes sur les M1-2 inférieures, et le sillon vestibulaire pénètre le pédoncule sur les M1-2 des dents inférieures de chevaux de la couche 9 du site de Coudoulous II. Néanmoins, l'évasement du sillon lingual est important, les flancs de l'hypocoude et du protoconide sont concaves et le sillon vestibulaire est souvent assez court sur les P3-4 et les M3.

Les dents de Peyre présentent très peu des caractères anciens que l'on retrouve au Pléistocène moyen. Sur la M3, le flanc de l'hypocoude et celui du protoconide sont encore convexes mais le sillon lingual est régulièrement ouvert, le flanc de l'hypocoude et celui du protoconide sont concaves, la double-boucle est très dissymétrique et le sillon vestibulaire est assez court (sauf sur les M1-2).

En conclusion, les dents inférieures de notre corpus présentent un mélange de caractères dits archaïques (ex : l'étroitesse du sillon lingual, les flancs de l'hypocoude et du protoconide plus régulièrement convexes et le sillon vestibulaire long, ...) et de traits plus modernes (ex : double boucle dissymétrique, sillon vestibulaire court, ...). La proportion de ces caractères varie



fortement d'une population à l'autre et traduit en partie le stade évolutif de celle-ci. Ainsi, les chevaux de Camp-de-peyre présentent de très nombreux traits archaïques à l'inverse des chevaux de Peyre. Les équidés de Lunel-Viel et de Rigabe, morphologiquement très proches, sont par ailleurs, assez distincts des autres populations.

4. Comportements et alimentation des équidés.

a) Analyses de micro- et de méso-usure dentaire.

L'étude des traces présentes sur l'émail des dents des ongulés permet de retrouver à la fois leurs modes d'alimentation, mais aussi d'appréhender l'environnement dans lequel ils évoluaient. Trois cent dix neuf dents de chevaux ont fait l'objet d'une étude de micro-usure dentaire et cinq cent quatre vingt huit d'une étude de méso-usure dentaire (**Tabl. 52**).



Description anatomique et analyse paléontologique des bovinés, équidés et rhinocéros du Sud de la France.

Taxon	Site		Nb de ponctuations moyens	Nb de rayures moyen	Indice de méso-usure	Taxon	Site		Nb de ponctuations moyens	Nb de rayures moyen	Indice de méso-usure
<i>E. mosbachensis campdepeyri</i>	Camps-de-Peyre	n	7	7	3,8	<i>E. mosbachensis palustris</i> var. 1	Lunel-Viel	n	36	36	65
		m	28,57	22,00	4,18			m	15,85	19,61	4,88
		s	4,17	2,47	0,51			s	4,17	2,65	0,93
		min	24,00	20,00	3			min	6,50	15,50	3
		max	37,00	26,50	5			max	26,00	25,50	6
<i>E. mosbachensis</i>	La Micoque c. E	n	22	22	5	<i>E. mosbachensis palustris</i> var. 2	Rigabe	n	12	12	18
		m	18,34	24,55	5,00			m	15,21	15,71	4,94
		s	5,41	4,27	0,00			s	3,44	3,95	0,73
		min	12,00	17,00	5			min	10,00	9,00	4
		max	34,00	34,00	5			max	23,00	22,50	6
	La Micoque c. H	n	15	15	8	<i>E. caballus piveteaui</i>	Suard c.53	n	9	9	4
		m	22,40	23,33	3,88			m	23,72	19,89	5,25
		s	3,52	3,19	0,99			s	3,91	1,34	0,96
		min	16,50	19,00	3			min	18,00	18,00	4
		max	26,50	31,00	5			max	30,50	21,50	6
	La Micoque c. J	n	19	19	2,1	Suard c.52	n	26	26	30	
		m	21,89	21,13	4,48		m	29,83	22,35	4,80	
		s	4,82	2,99	0,93		s	4,66	1,62	0,92	
		min	14,00	14,00	3		min	23,50	18,00	3	
	Igue des Rameaux_Amont	n	24	24	15,1	Suard c.51	n	28	28	70	
		m	18,88	13,77	4,37		m	32,04	26,05	5,01	
		s	7,19	2,79	0,97		s	5,66	3,42	0,84	
		min	6,50	10,00	3		min	20,00	19,50	3	
	Igue des Rameaux_Aval	n	3	3	8	Suard c.50	n	7	7	12	
		m	16,83	13,67	3,50		m	19,57	17,93	5,17	
		s	2,84	2,02	1,07		s	4,14	2,17	0,83	
		min	14,50	12,50	3		min	15,50	14,50	4	
	Payre c. G et F	n	10	10	8	<i>E. caballus</i>	Peyre	n	14	14	27
		m	20,80	19,65	3,13			m	25,71	15,21	3,33
s		2,84	3,64	1,13	s			5,89	1,40	0,73	
min		16,50	14,50	2	min			19,00	13,50	2	
Combe-Grenal c. 63 à 56	n	9	9	3	Pech de l'Azé II c.4	n	18	18	31		
	m	19,39	20,06	5,67		m	24,50	20,86	4,87		
	s	3,90	3,14	0,58		s	5,94	3,67	0,72		
	min	15,50	17,00	5		min	16,00	16,00	3		
Pech de l'Azé II c.9 à 6	n	42	42	63	max	max	35,00	30,00	6		
	m	18,13	20,21	4,65							
	s	4,25	2,63	0,90							
	min	11,00	14,00	2							
Coudoulous II c.9	n	11	11	25							
	m	24,05	21,86	5,36							
	s	5,07	3,17	0,76							
	min	17,50	18,00	4							
Payre c. D et E	n	7	7	1							
	m	19,71	20,64	3							
	s	3,99	3,29								
	min	15,50	17,00								
max	27,50	25,50									
EFFECTIF								Micro-usure	Méso-usure		
								319	588		

Tableau 52 : Effectif des dents de chevaux étudiées dans le cadre des analyses de micro- et de méso-usure dentaire. Les chevaux ont été classés en fonction de leur attribution spécifique (cf. chapitre IV-partie II-5-a).

L'utilisation des deux méthodes de méso- et de micro-usure dentaire permet d'accéder à deux échelles de temps : un temps assez long d'environ une année avec la méso-usure dentaire et un temps relativement bref de quelques semaines avec la micro-usure dentaire (Fortelius et Solounias, 2000 ; Grine, 1986). Leur combinaison permet de connaître la variabilité du comportement des ongulés à la fois à l'échelle du site, mais aussi sur un temps plus long.

Parmi les sites étudiés, certains d'entre eux comptent plusieurs couches stratigraphiques



correspondant à un même stade isotopique. Dans ce cas de figure, des tests de Kruskal-Wallis ont été réalisés entre les couches pour déterminer s'il était possible de les réunir en une seule entité statistique (Tabl. 53).

Site	Variable	Test	P-value
Lunel-Viel I Ens. Sup. - Lunel-Viel I Ens. Inf.			0,90
Lunel-Viel I Ens. Sup. - Lunel-Viel IV	Nombre		1,00
Lunel-Viel I Ens. Sup. - Lunel-Viel V	de	Kruskal-	0,82
Lunel-Viel I Ens. Inf - Lunel-Viel IV	ponctu-	Wallis	0,93
Lunel-Viel I Ens. Inf - Lunel-Viel V	ations		0,50
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel V			0,65
Lunel-Viel I Ens. Sup. - Lunel-Viel I Ens. Inf.			0,90
Lunel-Viel I Ens. Sup. - Lunel-Viel IV			1,00
Lunel-Viel I Ens. Sup. - Lunel-Viel V	Nombre	Kruskal-	0,67
Lunel-Viel I Ens. Inf - Lunel-Viel IV	de rayures	Wallis	0,86
Lunel-Viel I Ens. Inf - Lunel-Viel V			0,58
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel V			0,40
Micoque c.E - Micoque c.H	Nombre de	Kruskal-	0,01
Micoque c.E - Micoque c.J	ponctu-	Wallis	0,03
Micoque c.H - Micoque c.J	ations		0,87
Micoque c.E - Micoque c.H			0,78
Micoque c.E - Micoque c.J	Nombre	Kruskal-	0,02
Micoque c.H - Micoque c.J	de rayures	Wallis	0,19
Suard c.50 - Suard c.51			0,00
Suard c.50 - Suard c.52	Nombre		0,00
Suard c.50 - Suard c.53	de	Kruskal-	0,27
Suard c.51 - Suard c.52	ponctu-	Wallis	0,35
Suard c.51 - Suard c.53	ations		0,00
Suard c.52 - Suard c.53			0,01
Suard c.50 - Suard c.51			0,00
Suard c.50 - Suard c.52			0,00
Suard c.50 - Suard c.53	Nombre	Kruskal-	0,29
Suard c.51 - Suard c.52	de rayures	Wallis	0,00
Suard c.51 - Suard c.53			0,00
Suard c.52 - Suard c.53			0,01
Pech de l'Azé II c.9 - Pech de l'Azé II c.8			0,59
Pech de l'Azé II c.9 - Pech de l'Azé II c.7	Nombre		0,37
Pech de l'Azé II c.9 - Pech de l'Azé II c.6	de	Kruskal-	0,72
Pech de l'Azé II c.8 - Pech de l'Azé II c.7	ponctu-	Wallis	0,96
Pech de l'Azé II c.8 - Pech de l'Azé II c.6	ations		1,00
Pech de l'Azé II c.7 - Pech de l'Azé II c.6			1,00
Pech de l'Azé II c.9 - Pech de l'Azé II c.8			0,39
Pech de l'Azé II c.9 - Pech de l'Azé II c.7			0,13
Pech de l'Azé II c.9 - Pech de l'Azé II c.6	Nombre	Kruskal-	0,81
Pech de l'Azé II c.8 - Pech de l'Azé II c.7	de rayures	Wallis	0,99
Pech de l'Azé II c.8 - Pech de l'Azé II c.6			1,00
Pech de l'Azé II c.7 - Pech de l'Azé II c.6			0,99

Tableau 53 : Résultats des tests de Kruskal-Wallis comparant le nombre de ponctuations et de rayures observés sur les dents de chevaux provenant de différentes couches du même gisement et datée du même stade isotopique. Les résultats significatifs sont signalés en gras et en rouge.



L'usure observée sur les dents des chevaux des ensembles de Lunel-Viel et des couches de l'unité inférieure de Pech de l'Azé II n'est jamais significativement différente d'un niveau à l'autre. En revanche, de grosses variations peuvent être observées entre les couches de Suard et de La Micoque. Ainsi, les données de ces deux premiers gisements seront synthétisées en une seule entité dans le reste de l'analyse. Les données des différentes couches de Suard resteront distinctes comme ce sera le cas pour La Micoque où la couche E est différente des couches H et J.

Du point de vue de la micro-usure dentaire, le comportement alimentaire des chevaux pléistocènes est très varié allant d'une consommation de plantes tendres à une alimentation plus abrasive (Fig. 136).

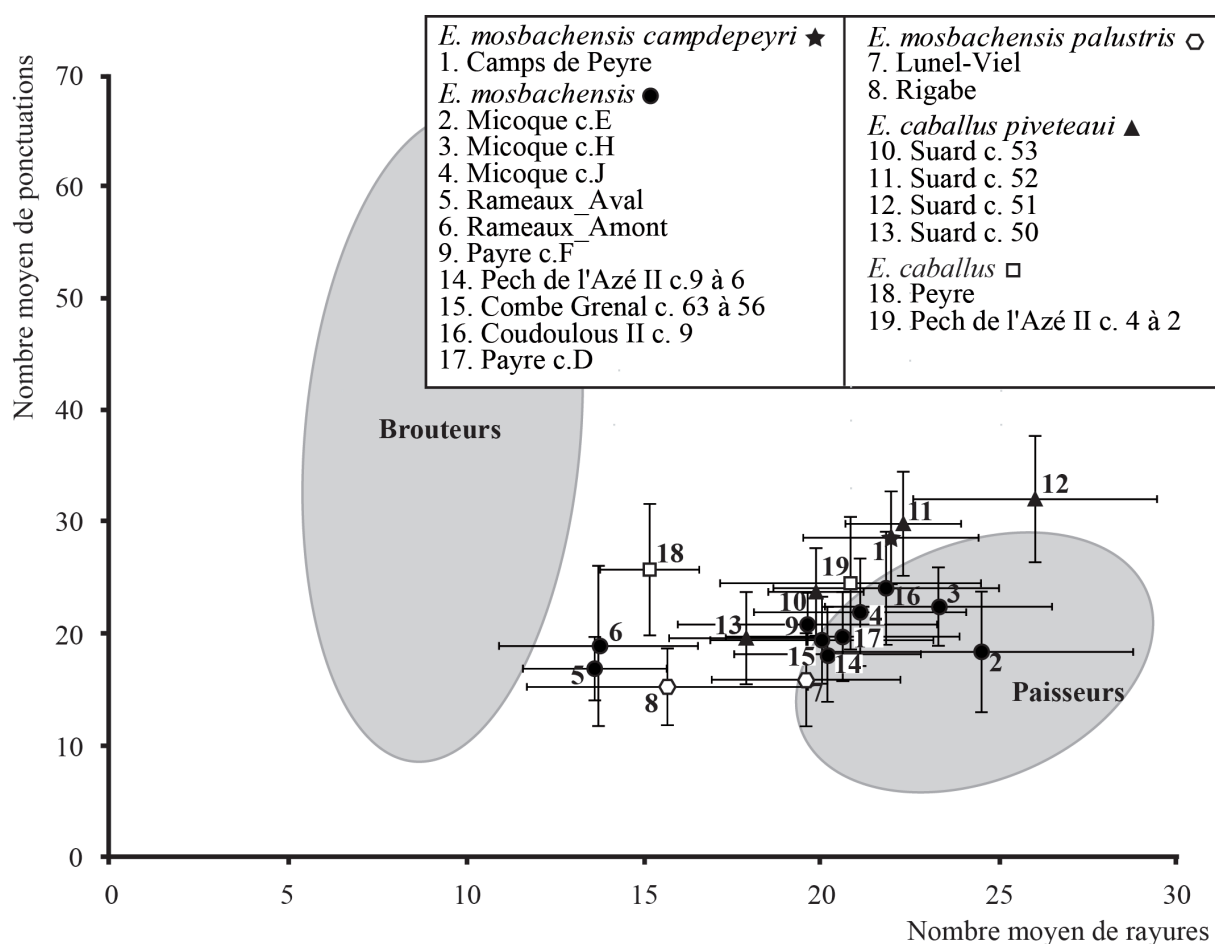


Figure 136 : Graphique bivarié du nombre moyen de ponctuations et de rayures observés sur l'émail des dents des chevaux. Les aires grises correspondent aux ellipses gaussiennes de confiance ($p = 0,95$) des barycentres de brouteurs et paisseurs actuels, d'après Rivals et Lister, 2016.



La grande majorité des chevaux étudiés se placent parmi le groupe des paiseurs, à droite du graphique. Certains d'entre eux ont des valeurs particulièrement élevées en abscisse comme par exemple les chevaux de Suard c.51, ceux de la couche E de La Micoque ou encore ceux de la couche H de ce site. A l'inverse, les chevaux de certains sites ont des valeurs particulièrement faibles qui les placent à proximité du groupe des brouteurs comme les Rameaux-Amont et Aval ou à Peyre (**Fig. 137**). Le comportement alimentaire des chevaux semble également varier entre les différentes couches stratigraphiques d'un même gisement. A Suard par exemple, les chevaux des couches 52 à 50 sont franchement paiseurs, tendance moins exprimée dans la couche 53. A La Micoque, les chevaux des trois couches étudiées sont paiseurs bien que cette caractéristique semble de moins en moins marquée avec le temps (de la couche E à la couche J). A Pech de l'Azé II, les unités inférieures et supérieures se différencient surtout sur l'axe des ordonnées suggérant que les chevaux de la couche 4 ont consommé davantage de poussière que ceux des couches 9 à 6 en raison du nombre plus important de petites ponctuations (Semprebon et Rivals, 2007). En revanche, les dents des deux ensembles stratigraphiques du site de Payre ont des valeurs assez proches.

Ces analyses donnent également des indications d'ordre environnemental. Le nombre de ponctuations est en effet lié à l'ingestion de poussière que l'on observe surtout sous des conditions sèches (Semprebon et Rivals, 2007). Certaines populations comme Suard c.51 et 52, Camp-de-peyre et Peyre en particulier se distinguent des autres par un nombre très important de ponctuations présentes sur l'émail des dents.

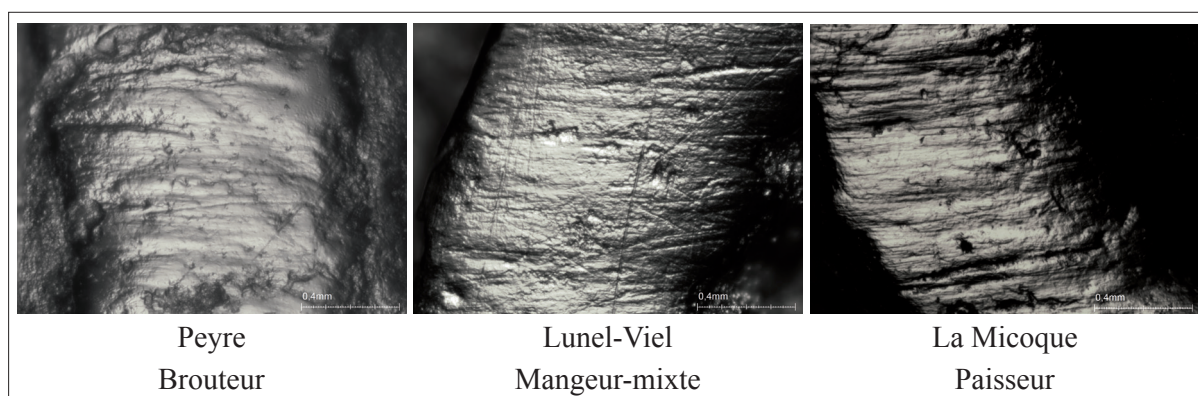


Figure 137 : Rayures et ponctuations observées à la binoculaire (grossissement : x 35) sur les M2 supérieures d'équidés associées à leur catégorie alimentaire.



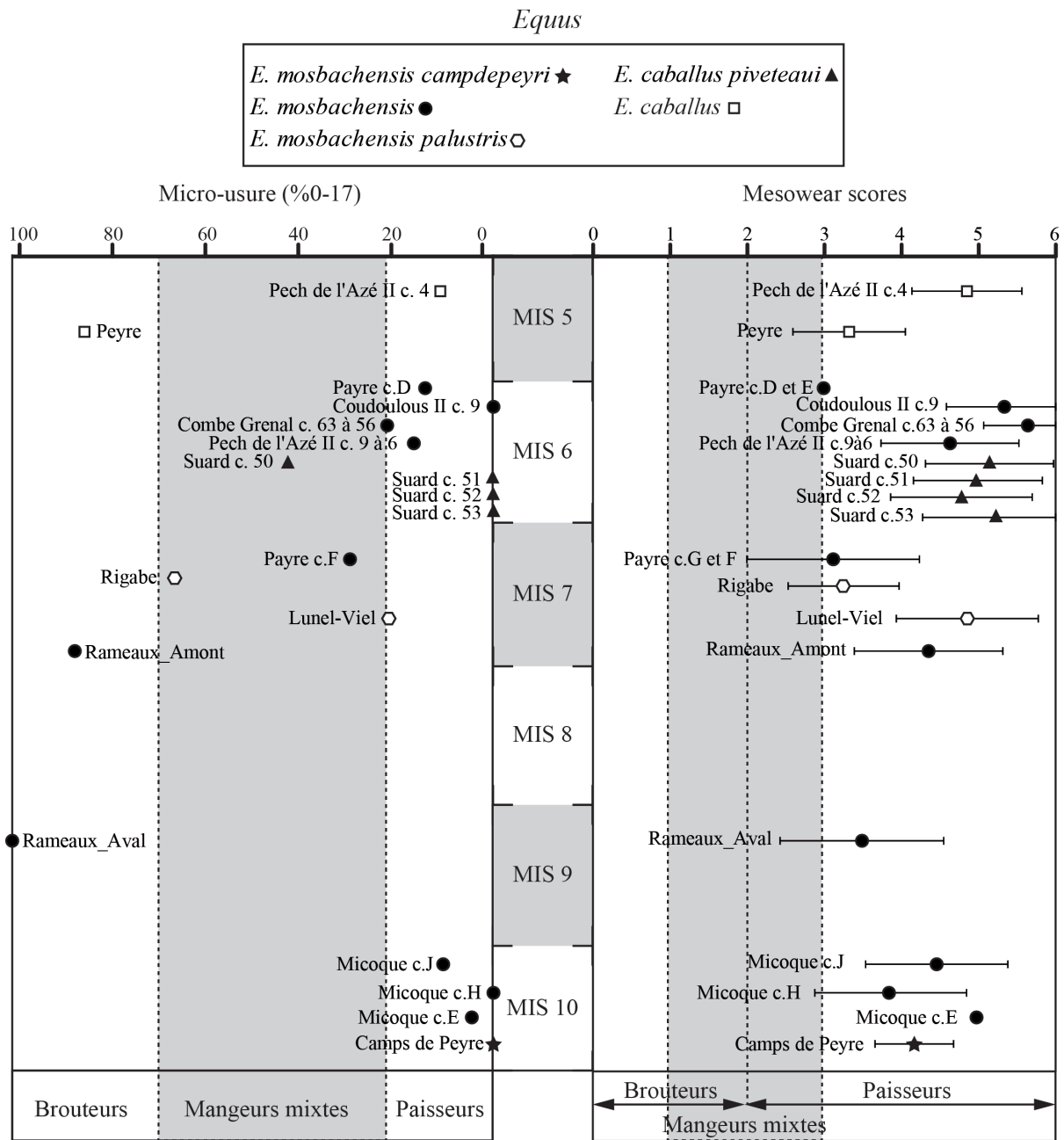


Figure 138 : Pourcentage des dents dotées de peu de rayures (0-17) présentes dans une collection, mesowear score (MWS) et changement de modes d'alimentation des chevaux à travers le temps. Pour la méso-usure, la ligne en pointillée représente la limite entre les paisseurs et brouteurs actuels (MWS = 2). La zone grise indique l'étendue des valeurs des mangeurs mixtes actuels qui se superpose en partie avec la variabilité des paisseurs et des brouteurs actuels. D'après Rivals et Lister, 2016.



L'ajout de la méso-usure dentaire permet de nuancer les données de la micro-usure dentaire, valables pour un temps court à l'échelle du site et de considérer une échelle temporelle plus longue (Fig. 138). Une grande majorité des chevaux étudiés ont un comportement de paisseur tout au long de l'année, c'est-à-dire une préférence pour les graminées et un accès régulier à ce type de ressource. C'est notamment le cas à Camp-de-peyre, La Micoque (toutes couches), Suard (couches 53, 52 et 51), Coudoulous II c.9 et à Pech de l'Azé II c.9 à 6 et 4.

Dans certains autres gisements comme à l'Igüe des Rameaux (Amont et Aval) et à Peyre, les chevaux mangent majoritairement des plantes peu abrasives sur une courte échelle de temps alors qu'ils ont un comportement plus paisseur le reste de l'année. Dans la couche 50 de Suard et à Rigabe, les chevaux étaient très peu spécialisés peu de temps avant leur mort et correspondent au groupe des mangeurs mixtes. En revanche, sur un temps plus long, leur alimentation est tournée vers des aliments très abrasifs. Cette différence peut être expliquée par des variations saisonnières importantes ou des déplacements étendus au cours de l'année.

Enfin, les chevaux de certains gisements ont un comportement alimentaire très variable au cours du temps. C'est le cas par exemple à Lunel-Viel et Combe-Grenal c.63 à 56 où les chevaux sont clairement paisseurs sur un temps long mais où, sur un temps court, ils oscillent entre les catégories de mangeurs mixtes et de paisseurs. Dans le niveau F de Payre, les chevaux ont une alimentation très peu spécialisée au moment de leur mort. En revanche à plus long terme, elle tend vers une sélection d'aliments abrasifs tout en restant assez variée. A l'inverse, dans le niveau D de Payre, la tendance des chevaux à court terme est de consommer surtout des aliments abrasifs comme des graminées et sur un temps plus long, d'avoir une alimentation variée à tendance paisseur. Il est possible que ces chevaux aient dû s'adapter à des environnements instables ou ont été soumis à une compétition avec d'autres herbivores et n'ont eu qu'un accès limité à leurs ressources habituelles.



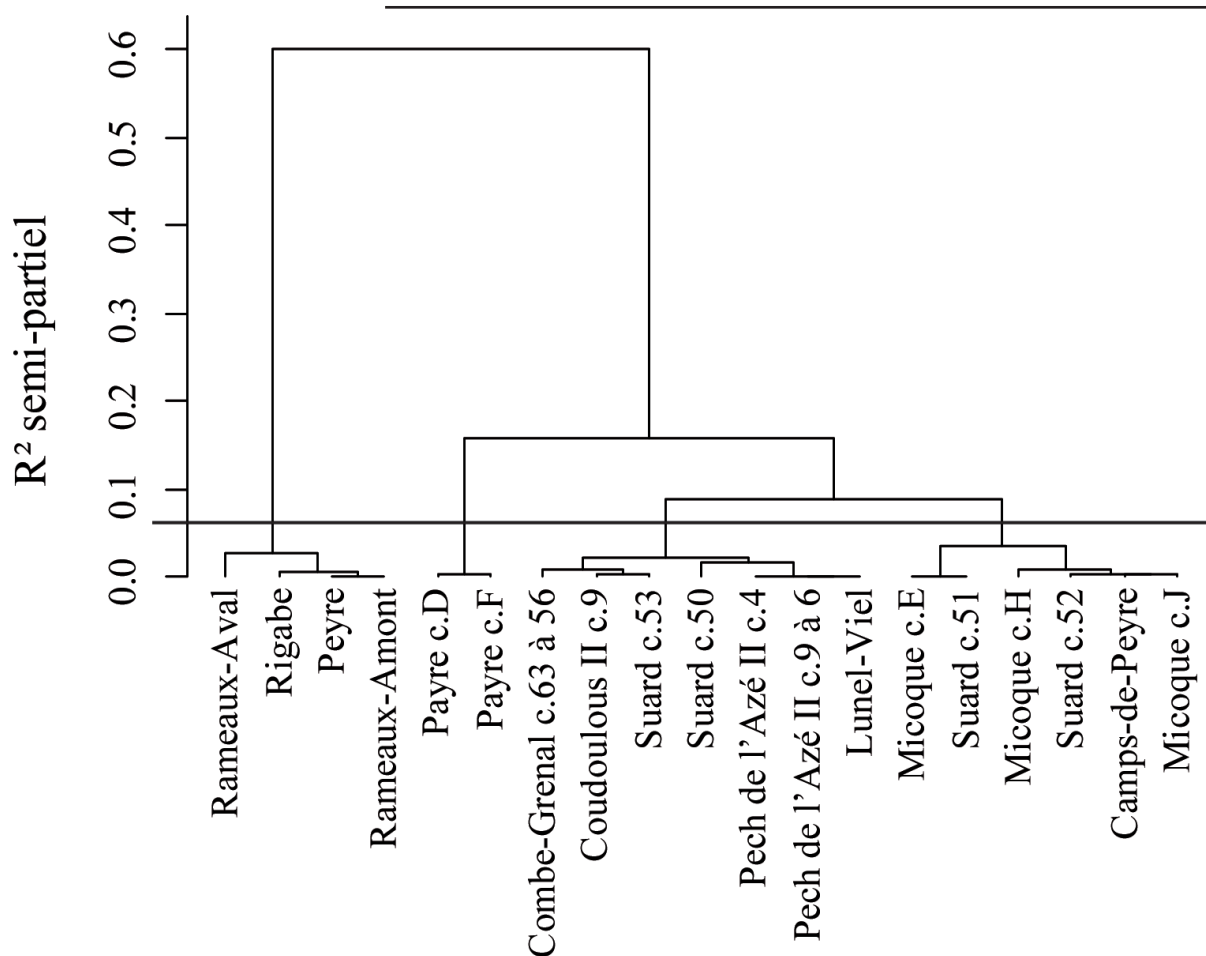


Figure 139 : Classification ascendante hiérarchique des données de micro- et de méso-usure dentaire des chevaux étudiés.

La classification ascendante hiérarchique (**Fig. 139**) combinant le *mesowear score*, le nombre moyen de rayures et le pourcentage de dents dotées de peu de rayures (0-17) présentes dans une collection, permet de séparer les chevaux étudiés selon quatre groupes de modes alimentaires de façon assez satisfaisante ($R^2 = 79,5\%$ de la variabilité). Le premier groupe (Rigabe et Suard c.50) regroupe les chevaux brouteurs à mangeurs mixtes au moment de leur mort et paiseurs à l'échelle de plusieurs mois. Le second groupe (Rameaux-Aval, Peyre et Rameaux-Amont) correspond à des chevaux brouteurs au moment de leur mort et paiseurs le reste de l'année. Le troisième groupe (Payre c.D et F) est caractérisé par un *mesowear score* particulièrement faible traduisant une alimentation générale à tendance mixte et mixte à tendance paisseur au moment de leur mort. Enfin, le quatrième groupe (Combe-Grenal c.63 à 56, Coudoulous II c.9, Suard c.53, Suard c.50, Pech de l'Azé II c.4, Pech de l'Azé II c.9 à 6, Lunel-Viel, Micoque c.E, Suard c.51, Micoque c.H, Suard c.52, Camps-de-peyre et Micoque c.J.)



correspond aux chevaux pousseurs spécialisés dans la consommation de graminées tout au long de l'année. Ce test rapproche statistiquement les chevaux de Lunel-Viel et de Combe-Grenal c.63 à 56 au groupe 4, mais les données brutes indiquent qu'ils étaient bien moins spécialisés au moment de leur mort que les autres membres du groupe.

Les modes d'alimentation sont très liés aux contextes climatiques et environnementaux. L'évaluation des moments de fréquentation de l'environnement des sites par les chevaux permet de mettre leur alimentation en perspective et de proposer des hypothèses sur les questions de saisonnalité et de migrations.

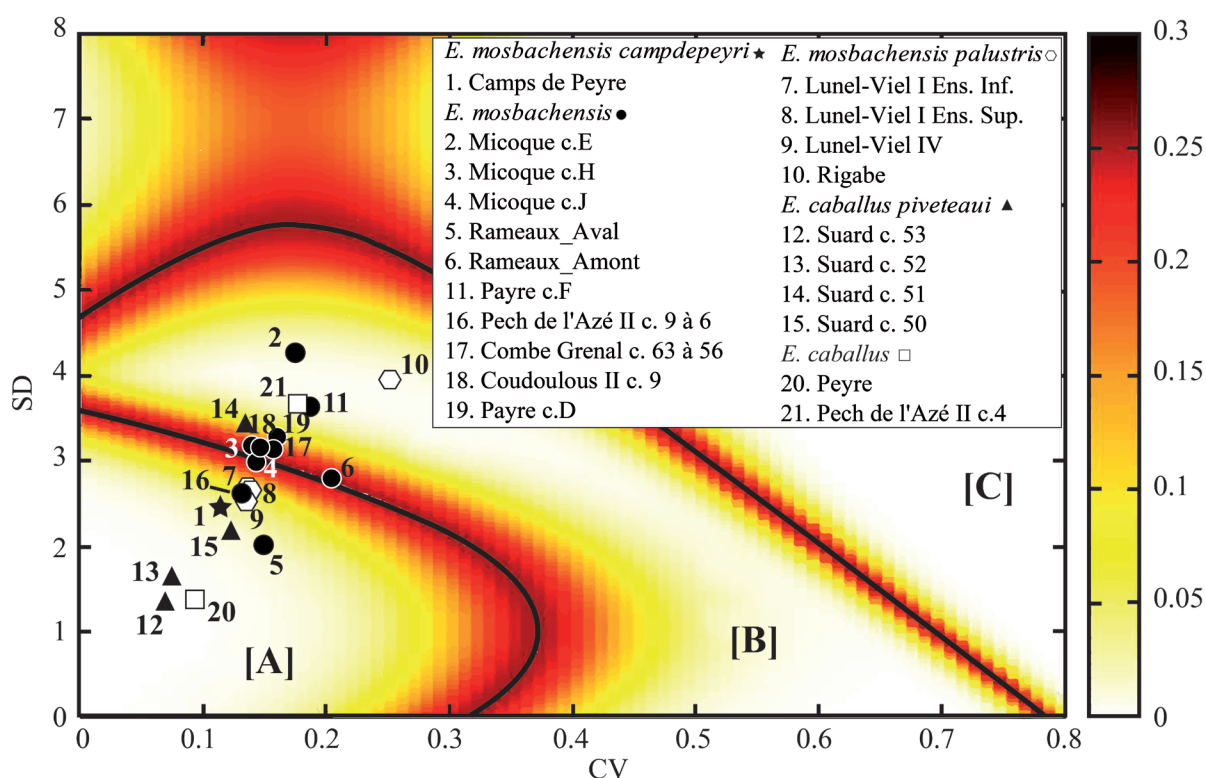


Figure 140 : Graphique bivarié comparant les écarts-types et les coefficients de variation du nombre moyen de rayures par gisement et taxons représenté une carte thermique (probabilité d'erreur) délimitant trois zones. Zone A : occupation courte (une saison ou moins), zone B : occupation longue (quelques mois à une année), zone C : occupation entrecoupée (petits événements non-contigus à l'échelle d'une année). D'après Rivals et al., 2015b.



Les chevaux des sites étudiés se répartissent majoritairement dans les zones A et B, c'est-à-dire entre les moments de fréquentation sur la durée d'une saison ou de plusieurs saisons contiguës (**Fig. 140**). Parmi les gisements dont les chevaux se sont accumulés durant une unique saison, on retrouve : Peyre, Suard (c.53, 52 et 50), l'Igue des Rameaux-Aval, Lunel-Viel (I et IV), Pech de l'Azé II c.9 à 6 et Camp-de-peyre. D'autres gisements se placent dans la zone B et correspondent donc à une accumulation plus longue, c'est le cas de : La Micoque c.E, Pech de l'Azé II c.4, Payre c.F, Rigabe et Suard c. 51. Enfin, un certain nombre de sites se placent sur la zone d'incertitude du graphique ce qui rend leur position impossible à interpréter, c'est le cas de : La Micoque c. H et J, les Rameaux-Amont, Coudoulous II c.9, Combe-Grenal c.63 à 56 et Payre c.D.

b) Synthèse des données de micro- et de méso-usure dentaire.

Certains chevaux comme ceux de Camp-de-peyre, Pech de l'Azé II c.9 à 6 et Suard c.53 et 52, ont une alimentation spécialisée tout au long de l'année et une accumulation saisonnière des sites. Plusieurs hypothèses sont envisageables : une présence épisodique aux alentours des sites, des sites périodiquement inaccessibles, la présence ou l'absence de leurs prédateurs principaux. La stabilité de leur alimentation souligne par contre, l'accès facilité de ces chevaux à des ressources alimentaires précises (dans leur cas, essentiellement des graminées), que ce soit à travers des déplacements ou bien des alternances saisonnières peu marquées.

D'autres chevaux comme ceux de La Micoque c.E, Pech de l'Azé II c.4 et Suard c.51, ont également une alimentation spécialisée tout au long de l'année, mais semblent avoir fréquenté ces gisements sur des périodes plus longues, de plusieurs saisons contiguës. Le biotope devait être riche en graminées et ces plantes devaient pouvoir persister pratiquement tout au long de l'année autour des sites. Ces conditions ont dû permettre une occupation relativement pérenne des chevaux autour des gisements.

A l'inverse, d'autres chevaux comme ceux de Lunel-Viel, l'Igue des Rameaux-Aval, Suard c.50 et Peyre, ont à la fois une fréquentation des sites, mais aussi une alimentation saisonnière. En effet, les observations de micro- et de méso-usure dentaire traduisent un régime alimentaire différent. Ainsi, les plantes abrasives consommées de façon régulière les mois précédents ne devaient pas être présentes autour du gisement à la saison de mort des individus.

Enfin, certains chevaux (comme ceux de Payre c.F et de Rigabe) peuvent fréquenter lon-



gument les alentours d'un site et adapter leur alimentation au cours de l'année. Comme pour les sites de La Micoque c.E, Pech de l'Azé II c.4 et Suard c.51, les conditions environnementales devaient être suffisamment clémentes pour permettre une occupation continue des alentours des sites par les chevaux. Néanmoins, à l'inverse du groupe précédent, l'alimentation de ces équidés est très diversifiée. Les paysages, en mosaïque, étaient probablement variés et les alternances saisonnières marquées. Les chevaux devaient alors s'adapter et consommer différents types de ressources alimentaires allant des feuilles tendres à des graminées plus abrasives.

Les chevaux sont donc des animaux au comportement très plastique, capables d'adapter à la fois leurs habitudes alimentaires et leurs modes de déplacement à des conditions environnementales et climatiques variées. Des transformations morphologiques ont pu accompagner ces adaptations comportementales à des biotopes très distincts les uns des autres.

5. Le squelette post-cranien.

a) Humérus.

Les différents sites étudiés ont livré des humérus (Tabl. 54). Les effectifs sont très variables et l'état de conservation très mauvais, ce qui ne permet pas d'envisager une étude métrique satisfaisante. Les os sont néanmoins dans certains cas suffisamment bien préservés pour autoriser des observations morphologiques.

Les données métriques sont en cf. annexe p. 139 à 140.

Site	Humérus			TOTAL
	Gauche	Droit	Indet.	
Camps-de-Peyre	7	9		16
Coudoulous II	2	2		4
Lunel Viel I ens. Sup.	3	1		4
Lunel Viel I ens. Inf.	6	9		15
Lunel Viel IV	2	3		5
Lunel-Viel	11	13		24
Micoque H	1	1		2
Micoque J		3		3
Micoque	1	4		5
Payre			1	1
Pech de l'Azé II c.9 à 6	1			1
Peyre	1			1
Rameaux aval	5	3		8
Rameaux amont	4	6		10
Rigabe	1	1		2
Suard c.52	10	7		17
Suard c.51	23	36	1	60
Suard	33	43	1	77
TOTAL	66	81	2	149

Tableau 54 : Inventaire des humérus de l'échantillon ayant permis des observations morphologiques et métriques par côté



Les extrémités proximales suffisamment complètes pour permettre des observations ont été retrouvées dans quatre des sites étudiés : Camp-de-peyre, l'ensemble inférieur de Lunel-Viel I, Rigabe et Suard (c.51). La tubérosité deltoïdienne est recourbée sur l'avant sur les humérus où elle est encore observable (Camp-de-peyre, n=1 et Lunel-Viel, n=2). Les tubercules *majus* et *intermedius* sont séparés par un sillon profond sur les humérus provenant de Lunel-Viel (n=3), Rigabe (n=1) et Suard (n=1) comme on le retrouve chez les chevaux caballins (Bonifay, 1980). Ce caractère est très peu exprimé sur les humérus de Camp-de-peyre (n=6) qui présentent ici une morphologie un peu plus archaïque que les autres chevaux étudiés.

Les extrémités distales observables sont plus nombreuses et proviennent des gisements de Camp-de-peyre, Coudoulous II, les ensembles supérieurs et inférieurs de Lunel-Viel I, Lunel-Viel IV, La Micoque (c. H et J), Peyre, l'Igüe des Rameaux (Aval et Amont), Rigabe, Suard (c. 52 et 51). La poulie qui longe la fossette coronoïdienne est presque toujours irrégulière sur les humérus de l'ensemble inférieur de Lunel-Viel I (n=14, 78,57%), de Lunel-Viel IV (n=4, 75%), de la couche H de La Micoque (n=1), de la couche J de La Micoque (n=3, 66,6%), Peyre (n=1), Rameaux-Amont (n=7, 100%), Rigabe (n=1) et de Suard (c.52 : n=14, 100% ; c.51 : n=37, 100%). Sur les humérus de Camp-de-peyre, cette poulie est plus souvent rectiligne (n=8, 62,5%) et sur ceux des Rameaux-Aval, la poulie de l'un est rectiligne et l'autre, irrégulière. Les chevaux sténoniens présentent souvent une poulie rectiligne et l'irrégularité de celle-ci est interprétée comme une morphologie moderne (Bonifay, 1980 ; Bellai, 1998). Sur pratiquement tous les humérus de l'échantillon, la fossette coronoïdienne est surcreusée dans le sens longitudinal : Camp-de-peyre (n=7, 100%), Coudoulous II (n=1), ensemble supérieur de Lunel Viel I (n=3, 100%), ensemble inférieur de Lunel Viel I (n=14, 100%), Lunel Viel IV (n=4, 100%), La Micoque (c.H, n=1), Peyre (n=1), Rameaux-Amont (n=8, 87,5%), Rameaux-Aval (n=3, 66,6%), Rigabe (n=1), Suard (c.52 : n=12, 100% ; c.51 : n=37, 100%). Cette morphologie très caballine n'est jamais observée sur les chevaux sténoniens (Bonifay, 1980).

Tous les humérus du corpus d'étude présentent des caractères majoritairement caballins, mais avec un degré différent selon le gisement. En effet, si les chevaux de Suard, Rigabe, Coudoulous II et Peyre ont une morphologie très évoluée, ceux de Lunel-Viel, La Micoque, l'Igüe des Rameaux et surtout Camp-de-peyre possèdent également des caractères archaïques comme une fossette coronoïdienne très peu allongée longitudinalement et une poulie distale au bord rectiligne.



b) *Radius*.

Le nombre de radius permettant des observations métriques ou morphologiques est très proche de celui des humérus (Tabl. 55). Leur état de conservation plus satisfaisant dans un nombre plus important de sites autorise davantage les comparaisons métriques que les humérus.

Site	Radius		TOTAL
	Gauche	Droit	
Camps-de-Peyre	13	8	21
Coudoulous II	3	2	5
Lunel Viel I ens. Sup.	2	3	5
Lunel Viel I ens. Inf.	7	5	12
Lunel Viel IV	4	4	8
Lunel Viel V	1		1
Lunel-Viel	14	12	26
Micoque E	2	3	5
Micoque H	2	4	6
Micoque J	3	6	9
Micoque	7	13	20
Payre			2
Pech de l'Azé II c.9 à 6	2		1
Peyre	4	1	5
Rameaux aval	6	6	12
Rameaux amont	8	8	1
Suard c.52	7	6	13
Suard c.51	6	10	16
Suard	13	16	29
TOTAL	70	66	4

Tableau 55 : Inventaire des radius de l'échantillon ayant permis des observations morphologiques et métriques par latéralisation

La plupart des extrémités de radius étudiés présentent une cavité glénoïdale arrondie (Camp-de-peyre, 100%, n=9 ; Coudoulous II, 100%, n=3 ; Lunel Viel I ensemble supérieur, 100%, n=2 ; Lunel Viel I ensemble inférieur, 100%, n=9 ; Lunel-Viel IV, 100%, n=6 ; Lunel-Viel V, 100%, n=1 ; Micoque c.E, 100%, n=2 ; Micoque c.J, 100%, n=1 ; Pech de l'Azé II c.9 à 6, 100%, n=2 ; Peyre, 100%, n=1 ; Rameaux-Amont, 100%, n=6 ; Rameaux-Aval, 100%, n=2, Suard c.51, 75%, n=4), excepté les radius de la couche 52 de Suard (100%, n=2) sur lesquels elle est plutôt rectangulaire. A. Langlois (2004) note que cette morphologie est plus courante sur les chevaux récents. La plupart des chevaux de l'échantillon d'étude aurait donc une morphologie archaïque (Fig. 141), excepté ceux du site de Suard chez qui ce critère est plutôt moderne. Le bord antérieur de la face glénoïdale est toujours oblique sur toutes les extrémités proximales observées. Sur la face postérieure de cette extrémité, les facettes synoviales pour l'ulna ne sont jamais très



exprimées, hormis dans le site de Suard (c.52, 100%, n=2 ; c.51, 100%, n=3). Le bord médial de tous les radius de l'échantillon, excepté celui de Peyre, présente une coulisse tendineuse assez visible. Elle sert à laisser passer le muscle brachial antérieur et correspond à une morphologie quasiment inexistante sur les chevaux actuels (Guadelli et Prat, 1995). Un creusement médian sur la partie inférieure de la diaphyse existe sur les radius de Camp-de-peyre (n=11, 100%), de l'ensemble supérieur de Lunel-Viel I (n=4, 100%), de l'ensemble inférieur de Lunel-Viel I (n=11, 54,54%), de Lunel-Viel V (n=1, 100%), de La Micoque (c. E et H, n=2, 100%) et de Suard (c.52, n=3, 100%). Ce creusement n'existe pas du tout sur les radius de Peyre. Cette morphologie est connue sur les chevaux sténoniens et certains zèbres actuels et est considérée comme archaïque et en lien avec la tridactylie (Bonifay, 1980).

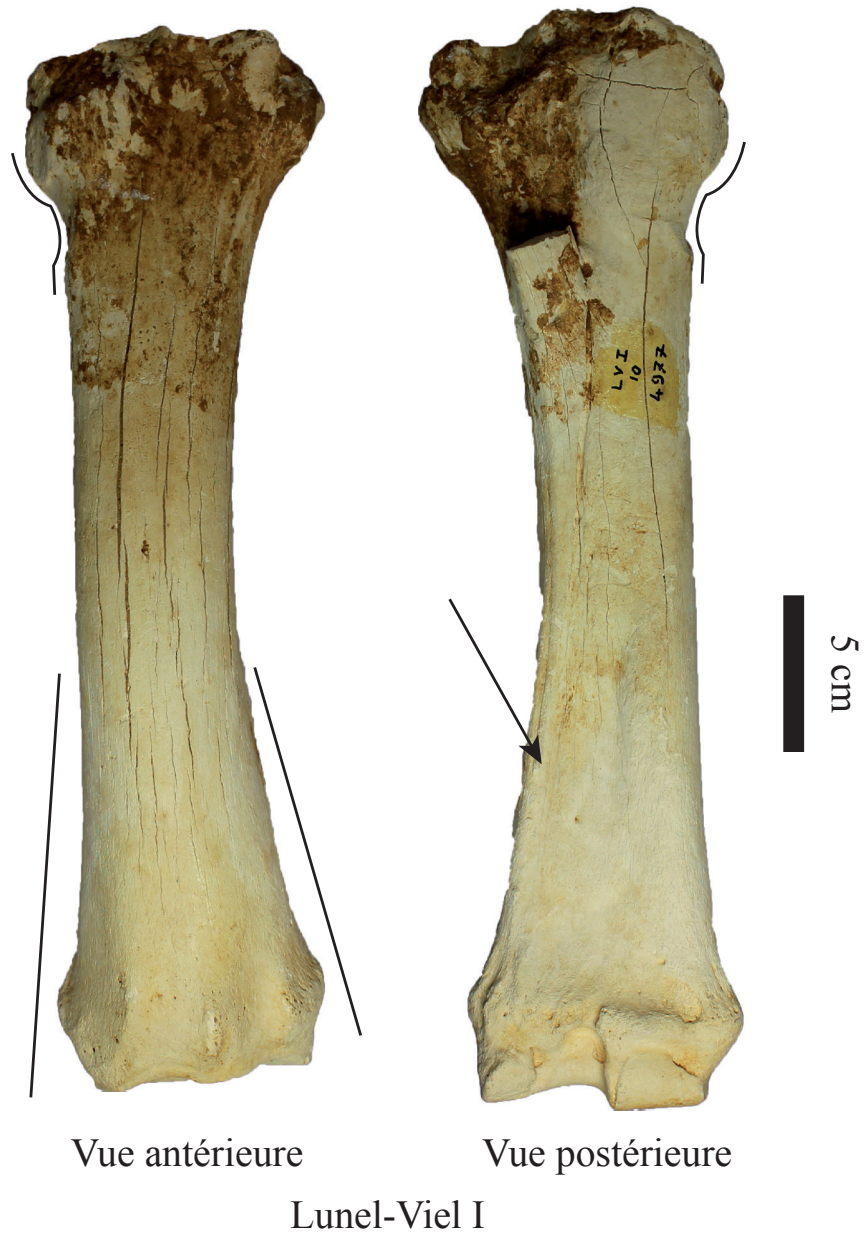


Figure 141 : Caractères morphologiques observés sur un radius gauche de cheval de Lunel-Viel (n°4977). Le sillon tendineux, le creusement médian sur la face postérieure et l'évasement de l'extrémité distale sont soulignés.



L'évaluation de l'évasement de l'extrémité distale de cet os par rapport à sa diaphyse (**Fig. 142**) informe également sur les stades évolutifs des chevaux. L'importance de ce rapport serait liée à un vestige de la tridactylie et correspondrait donc à un caractère assez archaïque (Bonifay, 1980).

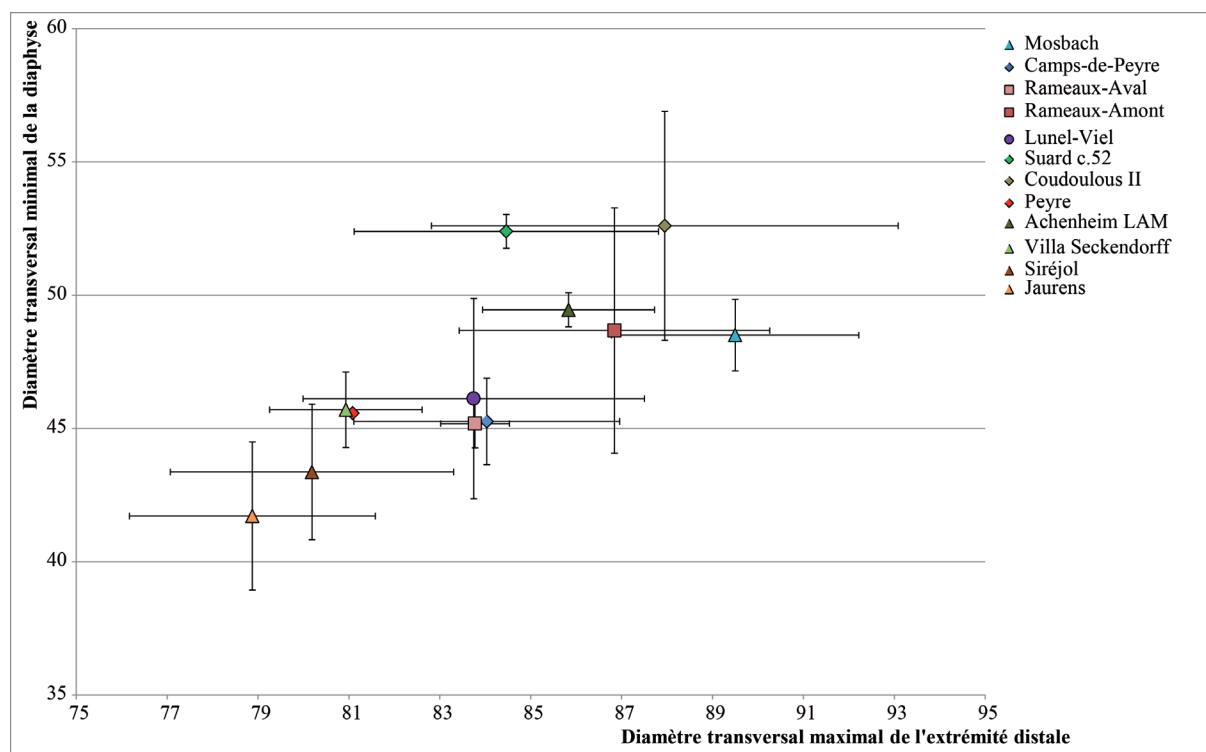


Figure 142 : Répartition des chevaux de l'étude et des chevaux du corpus de comparaison en fonction du diamètre transversal maximal de l'extrémité distale et du diamètre transversal de la diaphyse du radius.

La largeur de l'extrémité distale du radius est surtout marquée chez les chevaux de Lunel-Viel, de Coudoulous II, de l'Igue des Rameaux (Amont et Aval), de Suard et de Camp-de-peyre auxquels se rajoutent les chevaux du Pléistocène moyen de Mosbach et du début du Pléistocène supérieur d'Achenheim LAM. L'importance de cette mesure se réduit avec les chevaux de Peyre, et des individus du Pléistocène supérieur de Villa Seckendorff, Jaurens et Siréjol.

Ainsi, les radius de l'échantillon présentent différents types de morphologie. Ceux de Camp-de-peyre, l'ensemble supérieur de Lunel-Viel I, Lunel-Viel V, La Micoque, Pech de l'Azé II c.9 à 6 et les Rameaux possèdent de nombreux caractères mixtes rappelant les chevaux sténoniens et les premiers caballins. A l'inverse, les radius de Peyre ont de nombreux caractères déjà modernes et se détachent ainsi de ce premier groupe. Enfin, les radius de Coudoulous II,



l'ensemble inférieur de Lunel-Viel I et de Lunel-Viel IV présentent un mélange de caractères morphologiques archaïques et modernes, mais tendent à montrer la disparition progressive des derniers traits sténoniens.

Les différences importantes d'effectif des radius provenant de Lunel-Viel ne permettent pas de confirmer ou d'infirmer l'hypothèse d'un groupe homogène de chevaux tous ensemble confondus comme sur les dents supérieures. Les chevaux de la grotte IV par exemple, dont les traits sont moins archaïques que les autres, sont cependant compris dans la variabilité métrique des chevaux de la grotte I. L'unique radius provenant de la grotte V, en revanche sort de cette variabilité notamment à cause de l'importance de la largeur de l'extrémité distale de cet os.

D'un point de vue métrique (cf. annexe p. 141 à 144), les radius des chevaux de Coudoulous II sont très allongés et presque égaux en taille avec ceux de Mosbach. A l'inverse, ceux des chevaux de Lunel-Viel (excepté la grotte V) sont très courts : leur longueur est à la fois inférieure à celle d'*E. gallicus* de Siréjol, mais également plus forte qu'*E. gallicus* de Jaurens. De même, entre ces deux extrêmes, se placent les chevaux de l'Igue des Rameaux (Amont et Aval) puis ceux de Camp-de-peyre. L'indice de robustesse, calculé à partir de la largeur de la diaphyse divisée par la longueur de l'os, montre la grande disparité des gabarits représentés. En effet, les chevaux de Lunel-Viel se démarquent par un rapport très élevé (autour de 14 pour toutes les grottes et tous les ensembles), comme les chevaux d'Achenheim LAM. L'Igue des Rameaux (Amont et Aval), Camp-de-peyre, et Coudoulous II ont une morphologie assez gracile sur le radius, comparable à celle des sites de Mosbach ou de Jaurens.

c) *Carpiens*.

Deux cent quinze carpiens ont été retrouvés dans l'ensemble des sites du corpus d'étude : trente quatre scaphoïdes, trente quatre lunatum, seize triquetrum, vingt quatre pisiformes, dix huit trapézoïdes, cinquante quatre capitatum et trente cinq hamatum (**Tabl. 56**). Ces os sont très peu représentés excepté les capitatum qui sont un peu plus nombreux. Il est très probable que la sous-représentation de ces petits os, à l'exception des capitatum, plus volumineux, soit due à un biais de fouille. Le nombre limité de ces os par sites ne permet pas réellement d'études poussées et il faudra se contenter de comparaisons morphologiques sur le trapézoïde et le capitatum qui présentent un nombre de facettes variables en fonction du stade évolutif des chevaux (Bonifay,



1980).

Site	Scaphoïde		Lunatum		Triquetrum		Pisiforme		Trapézoïde		Capitatum		Hamatum		TOTAL
	gauche	droit	gauche	droit	gauche	droit	gauche	droit	gauche	droit	gauche	droit	gauche	droit	
Camps-de-Peyre	2	1					4		1						8
Coudoulous II	1	4	3	2	2	3	2	5	2	2	5	1	1	1	34
Lunel Viel I ens. Sup.	1	1		1					1		1				4
Lunel Viel I ens. Inf.	1	1	2		1		1				1	3	2		12
Lunel Viel IV	1	1	1								1				3
Lunel-Viel	2	2	3	1	1		1		1	1	2	4	2	2	19
Micoque E		1											3		4
Micoque H															
Micoque J									2		3	3	9		17
Micoque		1							2		3	3	12		21
Payre D							1								1
Payre F		2	1										1		4
Payre G					1			1							2
Payre		2			1		1	1					1		7
Pech de l'Azé II c.9 à 6	1	4	2	2	1	1	1	1			2	3	1		18
Pech de l'Azé II c.5									1						1
Peyre					1				1		1		1		4
Rameaux aval	1	1	1	1							2				5
Rameaux amont	2	2	3	2	1	1	3	3			5	6	2	3	28
Suard c.53	2	1	1	1	1	1	1	1			2				9
Suard c.52	3	3	2	2	2	2	2	1	2	2	5	4	3	3	36
Suard c.51	6	1	5	1			1	2	4		7	2	3		32
Suard	11	4	8	4	3	3	4	6	2	12	8	8	6	3	77
TOTAL	15	21	21	14	8	9	11	15	8	10	27	27	13	23	222
TOTAL	36	35	17	26	18	54	36	18	54	36	222	222	222	222	222

Tableau 56 : Inventaire des scaphoïdes, lunatum, triquetrum, pisiformes, trapézoïdes, capitatum et hamatum retrouvés dans les gisements du corpus d'étude.



Tous les trapézoïdes étudiés des sites de Camp-de-peyre, Coudoulous, Peyre, l'Igüe des Rameaux (Amont et Aval) et Suard (c.52 et 51) présentent des facettes supplémentaires pour le métacarpien III et le capitatum, à l'inverse des trapézoïdes de l'ensemble supérieur de Lunel-Viel I et de la couche J de La Micoque qui n'en ont aucune.

A Coudoulous II et dans la couche J de La Micoque, 66,66% des capitatum retrouvés ont une facette supplémentaire pour le trapézoïdes, tandis qu'à Suard (c.53, 52 et 51) et à Peyre, cette facette est toujours présente. Dans l'ensemble supérieur de Lunel-Viel I et à l'Igüe des Rameaux (Aval et Amont) la facette supplémentaire pour le trapézoïde n'est jamais présente.

L'existence de facette supplémentaire se retrouve surtout sur les chevaux actuels chez qui le poids s'est complètement déplacé sur le troisième métacarpien devenu porteur (Bonifay, 1980). La présence régulière de ces facettes à la fois sur le trapézoïde et sur le capitatum sur les carpiens de Coudoulous, Peyre et Suard montre une morphologie clairement caballine, quant à l'agencement de la jambe antérieure. Au contraire, à l'Igüe des Rameaux (Amont et Aval) et à La Micoque, cette modification n'est pas encore aboutie et les carpiens présentent à la fois des caractères archaïques et des caractères modernes. A Lunel-Viel, l'organisation anatomique de la jambe antérieure au niveau de l'ensemble carpien est encore très archaïque et plus proche de la morphologie sténonienne que caballine. A Camp-de-peyre, les observations montrent un cheval caballin. Mais un unique os était observable, et il est délicat d'aller beaucoup plus loin dans l'analyse.

d) Métacarpiens III.

Cent vingt deux métacarpiens III permettant des observations métriques et morphologiques ont été observés (**Tabl. 57**). Comme pour les autres éléments squelettiques, les effectifs et les états de conservation varient énormément d'un gisement à l'autre, ce qui limite l'étude dans certains cas.



Tableau 57 : Inventaire des métacarpiens III de l'échantillon ayant permis des observations morphologiques et métriques par côté.

Site	Métacarpes			TOTAL
	Gauche	Droit	Indet.	
Camps-de-Peyre	4	2	1	7
Coudoulous II	1	1		2
Lunel Viel I ens. Sup.	6	9	1	16
Lunel Viel I ens. Inf.	13	9		22
Lunel Viel IV	4	3		7
Lunel-Viel	23	21	1	45
Micoque E	2	2		4
Micoque H	3	5		8
Micoque J	3	3		6
Micoque	8	10		18
Payre			4	4
Pech de l'Azé II c.9 à 6	2			2
Peyre	3	2		5
Rameaux aval	4	4		8
Rameaux amont	2	7	2	11
Rigabe		1		1
Suard c.53		1		1
Suard c.52	2	2		4
Suard c.51	5	8		13
Suard c.50	1			1
Suard	8	11		19
TOTAL	55	59	8	122

Les métacarpiens III des sites étudiés ont une morphologie variée. La dépression palmaire de la région distale de la diaphyse est majoritairement voire toujours présente dans les sites de Camp-de-peyre (n=6, 83,3%), les grottes I et IV de Lunel-Viel (n=34, 100%), les couches H et J de La Micoque (n=2, 100%), les Rameaux-Amont (n=8, 75%), Peyre (n=4, 100%) et Rigabe (n=1, 100%). En revanche, elle n'apparaît pas ou quasi pas sur les métacarpiens des sites de Coudoulous II (n=2, 100%), les Rameaux-Aval (n=8, 100%), la couche 51 de l'Abri Suard (n=2, 100%). Cette dépression est très généralement absente chez les vrais caballins (Gromova, 1949 ; Prat, 1980 ; Boulbes, 2010) et sa présence comme c'est le cas dans le premier groupe décrit est un signe d'archaïsme. La facette pour le trapézoïde, généralement présente chez les chevaux modernes, est absente à Camp-de-peyre (n=6), à Lunel-Viel IV (n=4), aux Rameaux-Amont (n=7) et à Rigabe (n=1), comme souvent aux Rameaux-Aval (n=7, 85,71%). Dans la grotte I de Lunel-Viel, cette facette est plutôt présente (ensemble supérieur : n=7, 57,14% ; ensemble inférieur : n=13, 53,84%). Dans les sites de Coudoulous II (n=2), La Micoque (c. E, n=3 ; c. H, n=3, c. J, n=3), Pech de l'Azé II c.9 à 6 (n=2), Peyre (n=2) et de Suard (c. 52, n=1 ; c.51, n=9, c. 50, n=1), elle est toujours présente. La facette pour l'hamatum est toujours bien inclinée sur tous



les métacarpiens observés. La facette antérieure correspondant à l'hamatum est toujours plus vaste que la facette postérieure des métacarpiens observés excepté sur un seul os provenant de l'ensemble inférieur de Lunel Viel I. Ces deux facettes sont souvent égales chez l'*E. mosbachensis* de Mosbach et l'*E. stenonis vireti* de St-Vallier (Drôme) (Eisenmann, 1979). Certains métacarpiens présentent de légères dépressions de part et d'autre du tenon articulaire (**Fig. 143**), au-dessus de l'articulation distale comme à Camp-de-peyre (n=4, 100%), Coudoulous II (n=2, 100%), l'ensemble supérieur de Lunel Viel I (n=13, 76,92%), l'ensemble inférieur de Lunel Viel I (n=21, 85,71%), Lunel-Viel IV (n=3, 75%), les Rameaux-Aval (n=8, 100%), Rigabe (n=1, 100%) et la couche 51 de l'Abri Suard (n=2, 100%). A Peyre, ces dépressions sont présentes pour la moitié des os, absentes sur l'autre (n=4) comme aux Rameaux-Amont (n=7, 57,14% des os sans dépression). La présence de ces dépressions peut être interprétée comme un signe d'archaïsme (Guadelli, comm. Pers.). Il faut enfin noter la présence importante de métacarpiens vestigiaux fusionnés au métacarpien III dans le site de Lunel-Viel I (ensemble supérieur : 18,75%, ensemble inférieur : 27,27%) et aux Rameaux-Aval (25%) qu'on ne retrouve pas ailleurs.

La comparaison des indices caballins qui évaluent l'élargissement du diamètre sus-articulaire distal par rapport à l'articulation elle-même ($DT_{\text{sus-artdist}}/DT_{\text{dist}} \times 100$) permet également d'estimer le stade évolutif des chevaux (**Fig. 144**) : cet indice dépasse toujours 100 chez les chevaux sténoniens, rarement 100 chez les *mosbachensis* et sont presque toujours en dessous de 100 chez les chevaux plus récents (Prat, 1968 ; Mourer-Chauvire, 1972). Les chevaux de Camp-de-peyre, Suard (c.51) et de l'Igüe des Rameaux se détachent des autres chevaux du corpus par un indice très important égalant celui des chevaux de Mosbach et s'approchant celui des chevaux de Châtillon-Saint-Jean. A Lunel-Viel et Rigabe cet indice est encore élevé, il diminue en revanche assez dans les sites de La Micoque (c.H), Payre (c. F) et Peyre.



Figure 143 : Vues antérieure et postérieure de métacarpiens III droits de l'Igüe des Rameaux (non numérotés)



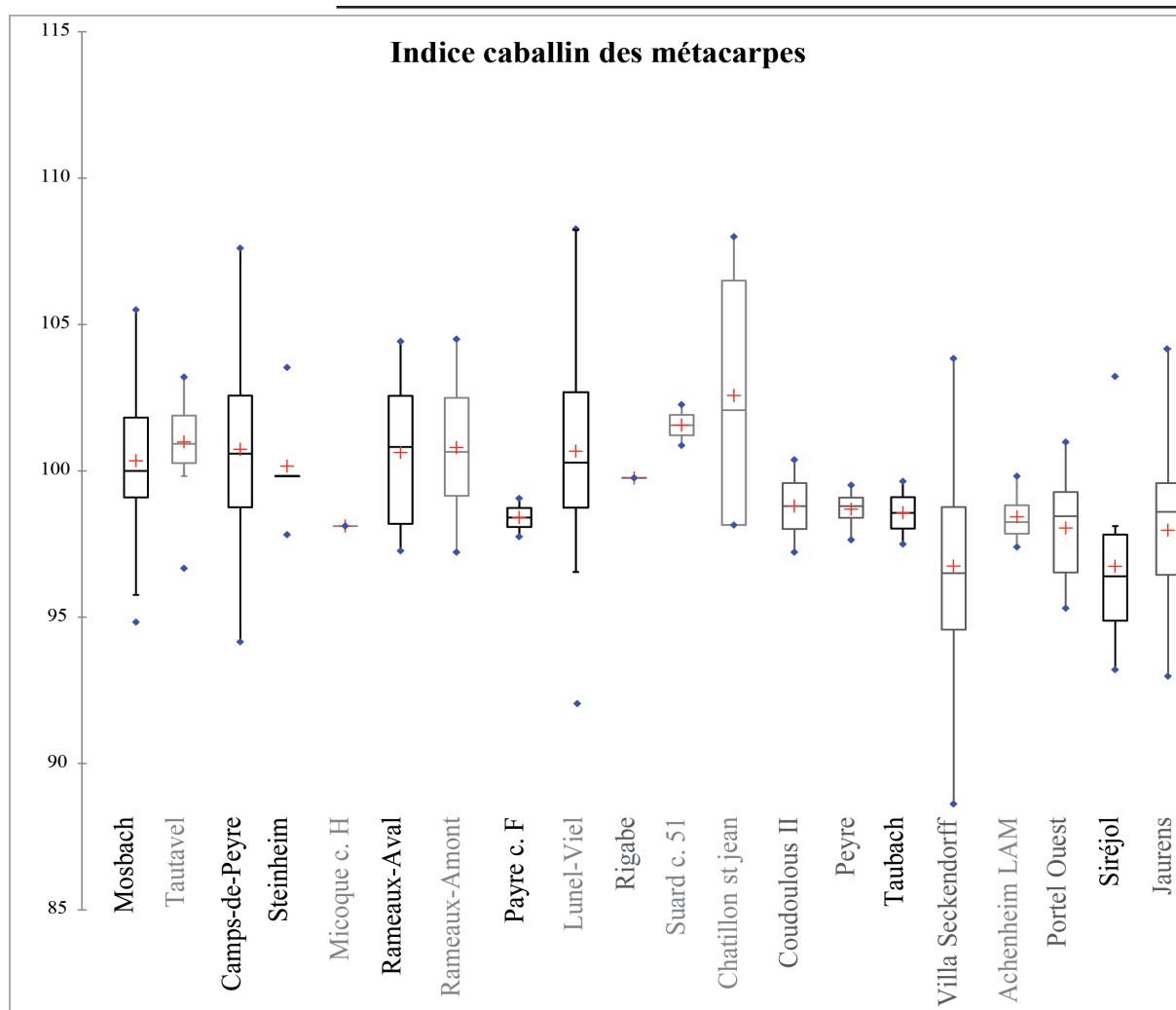


Figure 144 : Boîtes à moustache comparant l'indice caballin ($Dtsusartdist \times 100 / Dtdist$) des métacarpes des chevaux du corpus d'étude et de comparaison.

L'ensemble des métacarpiens du corpus d'étude mêlent des caractères à la fois archaïques et modernes, mais dans des proportions variables. Ainsi, à Camp-de-peyre, Lunel-Viel, La Micoque, l'Igüe des Rameaux et Rigabe, l'accumulation des caractères archaïques avec en particulier la dépression palmaire distale et l'absence de facette pour le trapézoïde, isolent ces chevaux des autres qui présentent une morphologie plus évoluée comme à Coudoulous II, Peyre ou Suard. Les deux métacarpes provenant de l'ensemble inférieur de Pech de l'Azé II sont trop fragmentaires pour permettre une étude complète.

Comme pour les dents supérieures, les ensembles de chacun des sites ont été réunis afin d'augmenter la taille des échantillons étudiés sous contrôle de tests de Wilcoxon et de



Kruskal-Wallis (**Tabl. 58**). Il n'y a pas de différences significatives entre les multiples couches de Lunel-Viel, Suard et La Micoque. Les métacarpes des chevaux de la partie Aval et de la partie Amont de l'Igüe des Rameaux sont significativement différents sur l'indice de robustesse (DTdia*1000/Longueur). Dans les analyses statistiques (cf. *infra*), le matériel des différentes couches de Lunel-Viel, Suard et La Micoque a été regroupé par site, alors que celui issu des Rameaux-Amont et celui des Rameaux-Aval restent distincts.

Métacarpes							
Site	Mesure	Test	P-value	Site	Mesure	Test	P-value
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Inf.	1. Longueur	Kruskal-Wallis	0,99	Rameaux_ amont-Rameaux_ aval	1. Longueur	Wilcoxon bivarié	0,57
Lunel-Viel I Ens. Sup. - Lunel-Viel I Ens. Inf.	1. Longueur	Kruskal-Wallis	0,20	Rameaux_ amont-Rameaux_ aval	2. DTdia.	Wilcoxon bivarié	1,00
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Sup.	1. Longueur	Kruskal-Wallis	1,00	Rameaux_ amont-Rameaux_ aval	3. DAPdia.	Wilcoxon bivarié	0,39
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Inf.	2. DTdia.	Kruskal-Wallis	0,35	Rameaux_ amont-Rameaux_ aval	4. DTproxmax.	Wilcoxon bivarié	0,39
Lunel-Viel I Ens. Sup. - Lunel-Viel I Ens. Inf.	2. DTdia.	Kruskal-Wallis	0,78	Rameaux_ amont-Rameaux_ aval	5. DAPprox.	Wilcoxon bivarié	1,00
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Sup.	2. DTdia.	Kruskal-Wallis	0,67	Rameaux_ amont-Rameaux_ aval	6. Dtsusartdist.	Wilcoxon bivarié	0,57
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Inf.	3. DAPdia.	Kruskal-Wallis	0,95	Rameaux_ amont-Rameaux_ aval	7. Dtmaxdist.	Wilcoxon bivarié	0,57
Lunel-Viel I Ens. Sup. - Lunel-Viel I Ens. Inf.	3. DAPdia.	Kruskal-Wallis	0,99	Rameaux_ amont-Rameaux_ aval	8. DAPquilleart.	Wilcoxon bivarié	0,25
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Sup.	3. DAPdia.	Kruskal-Wallis	0,80	Rameaux_ amont-Rameaux_ aval	9. DAPdist.	Wilcoxon bivarié	0,25
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Inf.	4. DTproxmax.	Kruskal-Wallis	0,92	Rameaux_ amont-Rameaux_ aval	IC (6*100/7)	Wilcoxon bivarié	1,00
Lunel-Viel I Ens. Sup. - Lunel-Viel I Ens. Inf.	4. DTproxmax.	Kruskal-Wallis	0,90	Rameaux_ amont-Rameaux_ aval	IR (2*100/1)	Wilcoxon bivarié	0,04
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Sup.	4. DTproxmax.	Kruskal-Wallis	0,90	Rameaux_ amont-Rameaux_ aval	IRdia. (3*100/2)	Wilcoxon bivarié	0,57
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Inf.	5. DAPprox.	Kruskal-Wallis	0,97	Rameaux_ amont-Rameaux_ aval	IRprox. (5*100/4)	Wilcoxon bivarié	0,79
Lunel-Viel I Ens. Sup. - Lunel-Viel I Ens. Inf.	5. DAPprox.	Kruskal-Wallis	0,94	MicoqueJ_MicoqueE	4. DTproxmax.	Wilcoxon bivarié	0,67
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Sup.	5. DAPprox.	Kruskal-Wallis	0,97	MicoqueJ_MicoqueE	5. DAPprox.	Wilcoxon bivarié	0,33
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Inf.	6. Dtsusartdist.	Kruskal-Wallis	0,97	MicoqueJ_MicoqueE	IRprox. (5*100/4)	Wilcoxon bivarié	0,67
Lunel-Viel I Ens. Sup. - Lunel-Viel I Ens. Inf.	6. Dtsusartdist.	Kruskal-Wallis	0,99	Suard c.53-Suard c.52	4. DTproxmax.	Kruskal-Wallis	0,61
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Sup.	6. Dtsusartdist.	Kruskal-Wallis	0,97	Suard c.53-Suard c.51	4. DTproxmax.	Kruskal-Wallis	1,00
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Inf.	7. Dtmxaxdist.	Kruskal-Wallis	0,99	Suard c.53-Suard c.50	4. DTproxmax.	Kruskal-Wallis	0,75
Lunel-Viel I Ens. Sup. - Lunel-Viel I Ens. Inf.	7. Dtmxaxdist.	Kruskal-Wallis	1,00	Suard c.52-Suard c.51	4. DTproxmax.	Kruskal-Wallis	1,00
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Sup.	7. Dtmxaxdist.	Kruskal-Wallis	1,00	Suard c.52-Suard c.50	4. DTproxmax.	Kruskal-Wallis	1,00
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Inf.	8. DAPquilleart.	Kruskal-Wallis	0,87	Suard c.51-Suard c.50	4. DTproxmax.	Kruskal-Wallis	0,95
Lunel-Viel I Ens. Sup. - Lunel-Viel I Ens. Inf.	8. DAPquilleart.	Kruskal-Wallis	0,93	Suard c.53-Suard c.52	5. DAPprox.	Kruskal-Wallis	0,61
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Sup.	8. DAPquilleart.	Kruskal-Wallis	0,80	Suard c.53-Suard c.51	5. DAPprox.	Kruskal-Wallis	0,82
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Inf.	9. DAPdist.	Kruskal-Wallis	0,97	Suard c.53-Suard c.50	5. DAPprox.	Kruskal-Wallis	0,75
Lunel-Viel I Ens. Sup. - Lunel-Viel I Ens. Inf.	9. DAPdist.	Kruskal-Wallis	0,75	Suard c.52-Suard c.51	5. DAPprox.	Kruskal-Wallis	0,15
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Sup.	9. DAPdist.	Kruskal-Wallis	1,00	Suard c.52-Suard c.50	5. DAPprox.	Kruskal-Wallis	0,61
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Inf.	IC (6*100/7)	Kruskal-Wallis	0,57	Suard c.51-Suard c.50	5. DAPprox.	Kruskal-Wallis	0,62
Lunel-Viel I Ens. Sup. - Lunel-Viel I Ens. Inf.	IC (6*100/7)	Kruskal-Wallis	0,75	Suard c.53-Suard c.52	IRprox. (5*100/4)	Kruskal-Wallis	0,61
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Sup.	IC (6*100/7)	Kruskal-Wallis	0,67	Suard c.53-Suard c.51	IRprox. (5*100/4)	Kruskal-Wallis	1,00
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Inf.	IR (2*1000/1)	Kruskal-Wallis	0,18	Suard c.53-Suard c.50	IRprox. (5*100/4)	Kruskal-Wallis	0,75
Lunel-Viel I Ens. Sup. - Lunel-Viel I Ens. Inf.	IR (2*1000/1)	Kruskal-Wallis	0,30	Suard c.52-Suard c.51	IRprox. (5*100/4)	Kruskal-Wallis	0,15
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Sup.	IR (2*1000/1)	Kruskal-Wallis	0,53	Suard c.52-Suard c.50	IRprox. (5*100/4)	Kruskal-Wallis	0,61
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Inf.	IRdia. (3*100/2)	Kruskal-Wallis	0,35	Suard c.51-Suard c.50	IRprox. (5*100/4)	Kruskal-Wallis	1,00
Lunel-Viel I Ens. Sup. - Lunel-Viel I Ens. Inf.	IRdia. (3*100/2)	Kruskal-Wallis	0,43				
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Sup.	IRdia. (3*100/2)	Kruskal-Wallis	0,90				
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Inf.	IRprox. (5*100/4)	Kruskal-Wallis	0,49				
Lunel-Viel I Ens. Sup. - Lunel-Viel I Ens. Inf.	IRprox. (5*100/4)	Kruskal-Wallis	0,48				
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Sup.	IRprox. (5*100/4)	Kruskal-Wallis	0,20				

Tableau 58 : Tableau récapitulatif des résultats des tests de Kruskal-Wallis et de Wilcoxon réalisés sur les métacarpiens III des chevaux de l'étude. Les résultats significatifs sont signalés en rouge et gras.



Un VSI* a été réalisé sur les gisements étudiés et ceux du corpus de comparaison (cf. annexe p. 149 à 150) dotés de données complètes. Les variables sélectionnées sont la largeur et l'épaisseur de l'extrémité proximale de la diaphyse, la largeur distale maximale, l'épaisseur de la quille articulaire distale, l'indice de robustesse ($DT_{dia} \cdot 100 / \text{Longueur}$) et l'indice caballin ($DT_{susartdist} \cdot 100 / DT_{maxdist}$). Les indices ont été préférés aux mesures brutes dans certains cas afin de comparer des rapports de proportions, plutôt que des tailles brutes. Dans ces cas, afin d'éviter les redondances, une des mesures brutes ayant servi à bâtir l'indice a été retirée du test statistique.

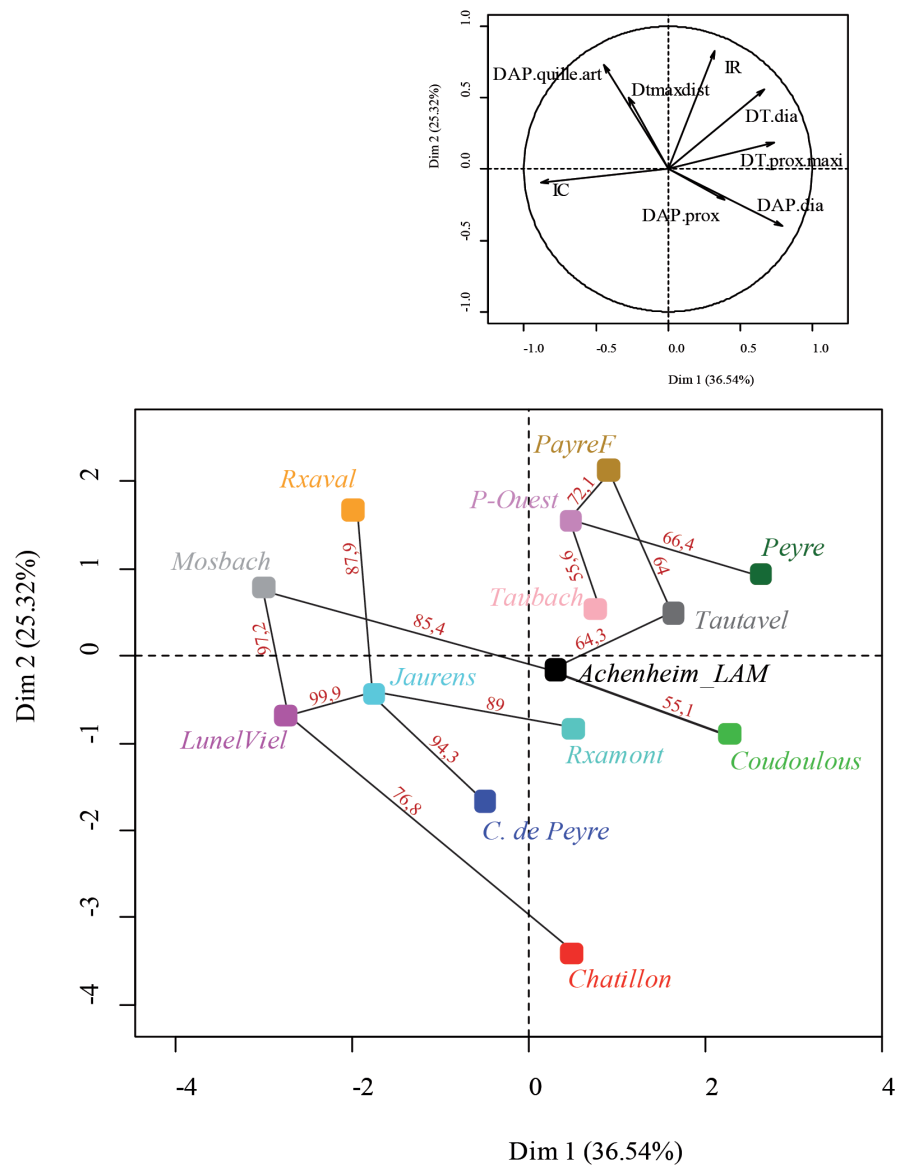


Figure 145 : V S I * sur les métacarpiens III des gisements de l'étude et du corpus de référence



Le premier axe de l'analyse en composante principale représente 36,54% de la variabilité, construit une opposition entre l'indice caballin d'une part et la largeur maximale proximale, l'épaisseur de la diaphyse, l'épaisseur de l'extrémité proximale et la largeur de la diaphyse d'autre part (**Fig. 145**). Le second axe représente 25,32% de la variabilité, bâti sur l'opposition entre l'épaisseur de la diaphyse et de l'extrémité proximale d'un côté et l'indice de robustesse, la largeur maximale distale et l'épaisseur de la quille articulaire. Autour de ces deux axes, les métacarpes de chevaux se répartissent grossièrement en deux groupes et s'articulent autour du gisement d'Achenheim LAM. Le site de Lunel-Viel se place très à gauche de l'ACP en raison de l'importance de l'indice caballin et s'approche beaucoup des chevaux de Jaurens marqués également par une quille articulaire épaisse. Les chevaux de Châtillon-Saint-Jean sont surtout proches de ceux de Lunel-Viel, mais s'en éloignent en raison de la faiblesse de leur indice de robustesse et de l'épaisseur de la quille articulaire. Les métacarpes de Lunel-Viel se rapprochent également de ceux du site de Mosbach, chez qui la quille articulaire distale et la largeur distale maximale sont plus importantes. Les métacarpes de Jaurens, très proches de ceux de Lunel-Viel, sont également reliés à ceux des Rameaux-Amont, des Rameaux-Aval et de Camp-de-peyre. Les métacarpes des chevaux de Camp-de-peyre sont caractérisés par un indice caballin important mais par un indice de robustesse, l'épaisseur de la quille articulaire et la largeur distale maximale, peu conséquents. Les métacarpes des Rameaux-Amont ont un indice caballin un peu moins développé que les métacarpes des sites précédents, l'épaisseur de la quille articulaire distale est faible alors que l'épaisseur de la diaphyse et celle de l'extrémité proximale sont importantes. Les métacarpes des Rameaux-Aval se démarquent par l'importance de leur indice caballin, de l'épaisseur de la quille articulaire, de la largeur maximale distale et de l'indice de robustesse à l'inverse de l'épaisseur de la diaphyse et de l'extrémité proximale qui sont assez faibles. Le site de Mosbach relie le premier groupe au second en étant connecté par le réseau traversant bootstrap à Achenheim LAM qui occupe une place centrale sur l'ACP. Les métacarpes des chevaux de Coudoulous II se connectent à ceux d'Achenheim LAM via le réseau traversant bootstrap. Ils se démarquent par l'importance de l'épaisseur de la diaphyse et de l'extrémité proximale et la faiblesse de l'indice caballin, de l'épaisseur de la quille articulaire et de la largeur maximale distale. Le site d'Achenheim LAM est également relié au site de Tautavel dont l'indice caballin est faible et qui se caractérise par l'importance de la largeur de l'extrémité proximale maximale, la largeur de la diaphyse et l'indice de robustesse. Le métacarpe de la couche F de Payre est assez proche de celui de Tautavel, mais possède un indice caballin plus élevé. Les métacarpes du Portel-Ouest se



rapprochent de celui de Payre, bien que leur indice de robustesse est moins important et qu'au contraire leur quille articulaire distale est bien développée. Les métacarpes du site de Taubach se rapprochent surtout de ceux du Portel-Ouest, mais s'en distinguent par un indice de robustesse moins important et une quille articulaire distale moins épaisse. Enfin, les métacarpes du site de Peyre se rattachent à ceux du site du Portel-Ouest tout en occupant une position plus excentrée. Ils se démarquent par l'importance de la largeur et de l'épaisseur de l'extrémité proximale et de la diaphyse des os, ainsi que l'importance de l'indice de robustesse par rapport à l'indice caballin et l'épaisseur de la quille articulaire distale qui sont beaucoup plus faibles.

D'un point de vue métrique, le VSI* permet de scinder les chevaux du corpus d'étude et de comparaison en deux groupes :

- les chevaux de Lunel-Viel, Mosbach, l'Igüe des Rameaux, Camp-de-peyre, Jaurens et Châtillon-Saint-Jean se distinguent par un indice caballin important ;
- Achenheim LAM, Coudoulous, Tautavel, Payre, Peyre, le Portel-Ouest et Taubach chez qui la diaphyse et l'extrémité proximale est plus massive.

Dans ces deux groupes, on peut retrouver des sites dans lesquels l'indice de robustesse est important et la quille articulaire distale bien marquée comme dans les Rameaux-Aval et à Mosbach pour le groupe 1 et dans Payre et le Portel-Ouest dans le groupe 2.

La robustesse des métacarpes peut être évaluée sur de nombreux gisements du corpus d'étude (**Fig. 146**). Le site de Camp-de-peyre se démarque par des métacarpes particulièrement graciles, alors que ceux de Lunel-Viel et des Rameaux-Aval sont particulièrement robustes. Les chevaux de Coudoulous II, Payre (n=1) et Peyre sont légèrement plus graciles. Le cheval de Rigabe présente des métacarpes particulièrement graciles.



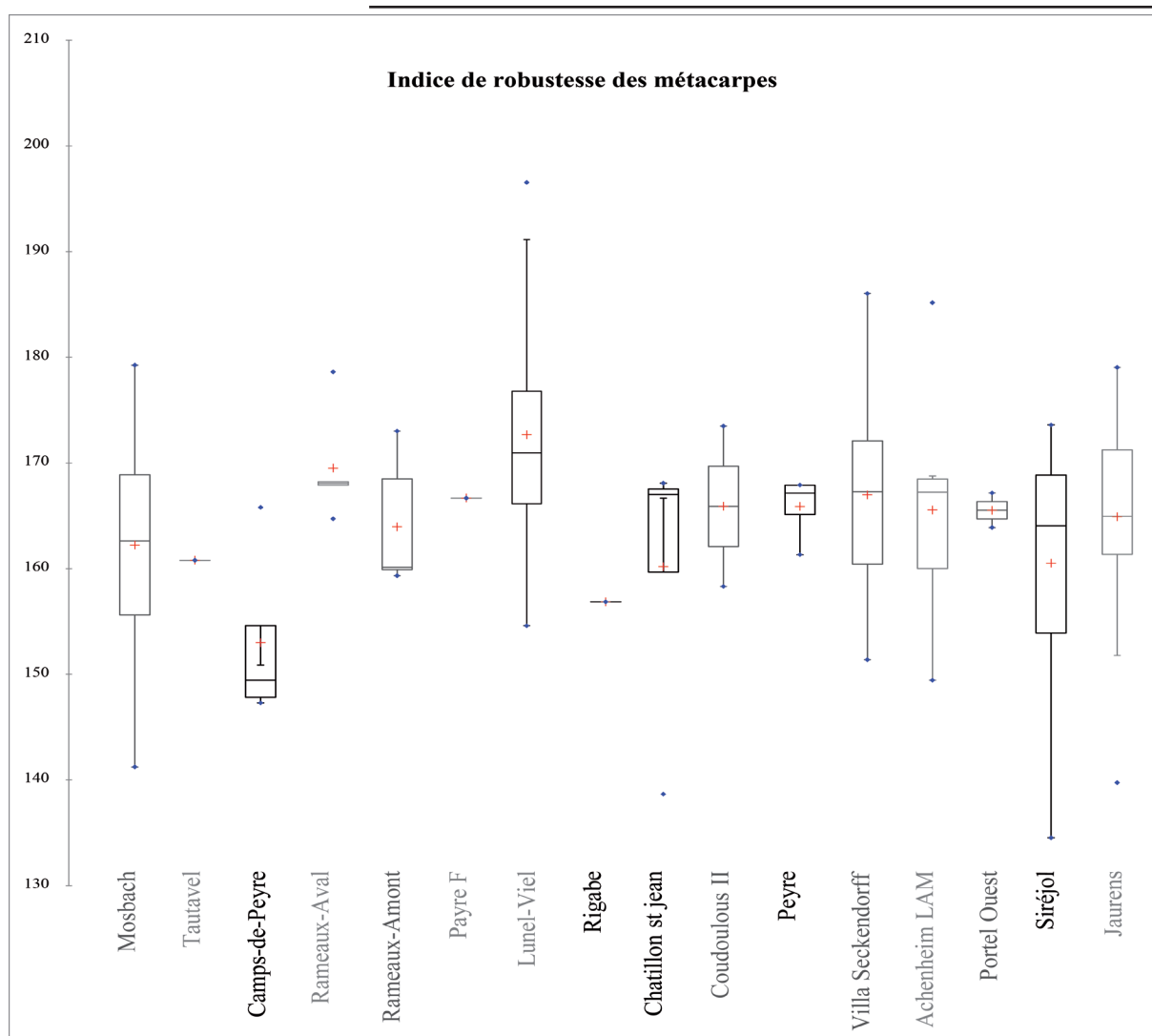


Figure 146 : Boîtes à moustache comparant l'indice de robustesse ($DT_{dia} \times 1000 / \text{Longueur}$) des métarpes des chevaux du corpus d'étude et de comparaison.

Les caractères morphologiques permettent de distinguer deux groupes de chevaux qui répondent à une chronologie : des formes plus archaïques (Camp-de-peyre, Lunel-Viel, La Micoque, l'Igüe des Rameaux et Rigabe) et d'autres plus modernes (Coudoulous II, Peyre et Suard).

D'autres critères, comme la robustesse de l'os, traduisent plutôt une adaptation à des contraintes environnementales. Ainsi, des populations de chevaux éloignées dans le temps peuvent partager des traits morphologiques. A Payre, Peyre et Coudoulous, par exemple, la diaphyse et l'extrémité proximale des métarpes sont très épaissies, tandis qu'à Lunel-Viel, l'Igüe des Rameaux et Camp-de-peyre, c'est la partie distale de cet os qui est la plus développée. De même, la robustesse des métarpes peut être importante chez des chevaux présentant des caractères modernes : à Coudoulous II, par exemple, comme chez les chevaux plus archaïques de



Lunel-Viel. A l'inverse, certains chevaux anciens (Camp-de-peyre) peuvent être aussi graciles que des individus du Pléistocène supérieur (Siréjol).

e) *Tarsiens.*

Trois cent vingt-sept tarsiens proviennent des sites étudiés : cent dix-huit talus, soixante quinze calcaneus, quarante huit naviculaires, trente deux cuboïdes, quarante trois grands cunéiformes et onze petits cunéiformes (Tableau 59). Comme pour les carpiens, il est très probable que la représentation de ces os soit biaisée par les méthodes de fouille. En effet, les éléments les plus gros (talus...) sont surreprésentés par rapport aux plus petits (petits cunéiformes...). Les effectifs très restreints et inégaux en fonction des gisements des naviculaires, cuboïdes, petits et grands cunéiformes ne permettent pas d'étude comparative à l'inverse des calcaneus et des talus.

Site	Talus		Calcaneus		Naviculaire		Cuboïde		Grand cunéiforme		Petit cunéiforme		TOTAL
	gauche	droit	gauche	droit	gauche	droit	gauche	droit	gauche	droit	gauche	droit	
Camps-de-Peyre	3	2	2	5	3								15
Coudoulous II	1	2	2	2	3	3	6	1	3	2	3	1	29
Lunel Viel I ens. Sup.	2	2	8	4	1				1				18
Lunel Viel I ens. Inf.	8	8	9	6	3	1	3	1	2	1	2	1	45
Lunel Viel IV	6	6	5	4	1		1						23
Lunel Viel V	1												1
Lunel-Viel	17	16	22	14	5	1	4	1	3	1	2	1	87
Micoque E	2												2
Micoque H	2		2										4
Micoque J	6	1	3										10
Micoque	10	1	5										16
Payre F				1	1			1				1	5
Payre G	1	2	1										4
Pech de l'Azé II c.9 à 6	5	5	2		1	2	1		4		1		21
Pech de l'Azé II c.4		1											1
Peyre	3	6	1	1	1		1	1	3	2			19
Rameaux aval	5	2	2	3	5	6	2	3	2	5			35
Rameaux amont	7	5	3	2	3	2	1	2	2	4			31
Rigabe	1												1
Suard c.54	1												1
Suard c.53	1		1	2		1	1	1		1		1	9
Suard c.52	5		3	3	2	2	3		2	1			21
Suard c.51	8	8			4	3	1	2	3	4	1		34
Suard c.50	2	1				1	1			1		1	7
Suard	17	9	4	5	6	7	6	3	5	7	1	2	72
TOTAL	70	51	44	33	27	22	21	12	23	21	7	5	
TOTAL	121		77		49		33		44		12		336

Tableau 59 : Inventaire des talus, calcaneus, naviculaire, cuboïdes, grands et petits cunéiformes retrouvés dans les gisements du corpus d'étude.



- **Talus.**

Tous les talus étudiés ont des articulations pour le naviculaire et le cuboïde séparées par une crête douce comme c'est quasiment toujours le cas chez les chevaux caballins (Bonifay, 1980). Dans les sites de Camp-de-peyre (n=5), La Micoque (c. E, n=1 ; c. H, n=2 ; c. J, n=5), l'Igüe des Rameaux (Aval et Amont), Pech de l'Azé II c.4, Peyre et Rigabe, le côté interne de la poulie talienne a une légère tendance à se rabattre vers l'intérieur, tandis qu'à Coudoulous II, Lunel-Viel (I, IV et V) et Pech de l'Azé II c.9 à 6, ce trait est beaucoup plus marqué. Dans le site de Suard (c.54, 53, 52, 51 et 50), le côté interne de la poulie est très droit. Ce rabattement est très accentué chez *Equus stenonis* et peut être considéré comme un caractère archaïque sur les talus où il est très présent, comme à Lunel-Viel, Coudoulous II et Pech de l'Azé II c.9 à 6. Sur la plupart des talus observés, il existe un léger écrasement et une courte extension de la face distale de la lèvre inférieure au-delà de l'articulation distale. Dans les sites des Rameaux-Aval et Suard c.50, cette morphologie peut être observée sur la moitié des talus, tandis que dans les autres sites, elle est toujours représentée. La plupart des chevaux anciens ont ce caractère trahissant une morphologie caballine pas encore aboutie (Guadelli, comm. pers.). Le rapport entre la longueur de la petite et la longueur de la grande facette distale du talus multiplié par cent informe également sur le stade évolutif des chevaux (Guadelli, comm. pers.). Cet indice (**Fig. 148**) est très faible à Camp-de-peyre, Lunel-Viel (tous ensemble), La Micoque (c. H, J et E), Pech de l'Azé II c.9 à 6, l'Igüe des Rameaux (Amont et Aval) et Rigabe par rapport à ceux connus à Coudoulous II, Pech de l'Azé II c.4 et Peyre, en revanche le site de Suard occupe une place intermédiaire entre les deux groupes. L'importance de l'indice (**Fig. 147**), qui traduit une tendance vers l'isométrie entre les deux facettes, serait un trait caballin moderne (Guadelli, comm. pers.).

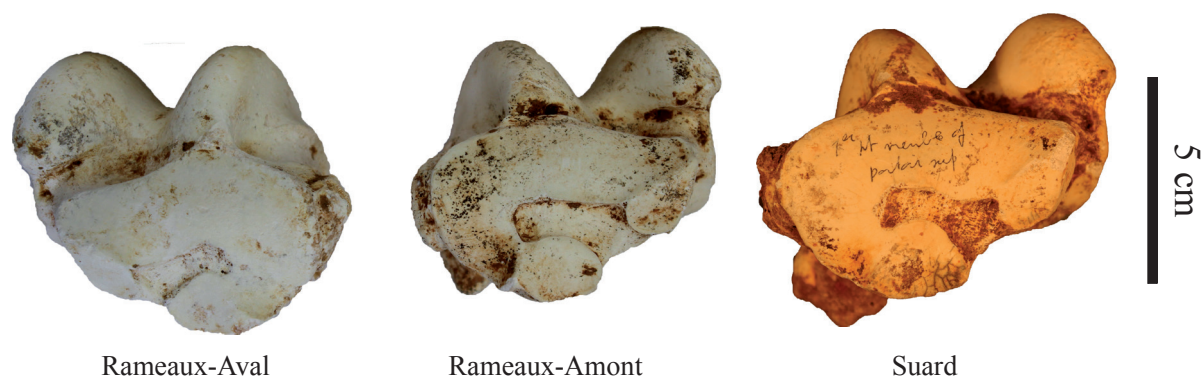


Figure 147 : Vue distale des talus des chevaux des Rameaux (droit, Aval n°? ; gauche, Amont n°8) et de Suard (gauche, n°P20-12).



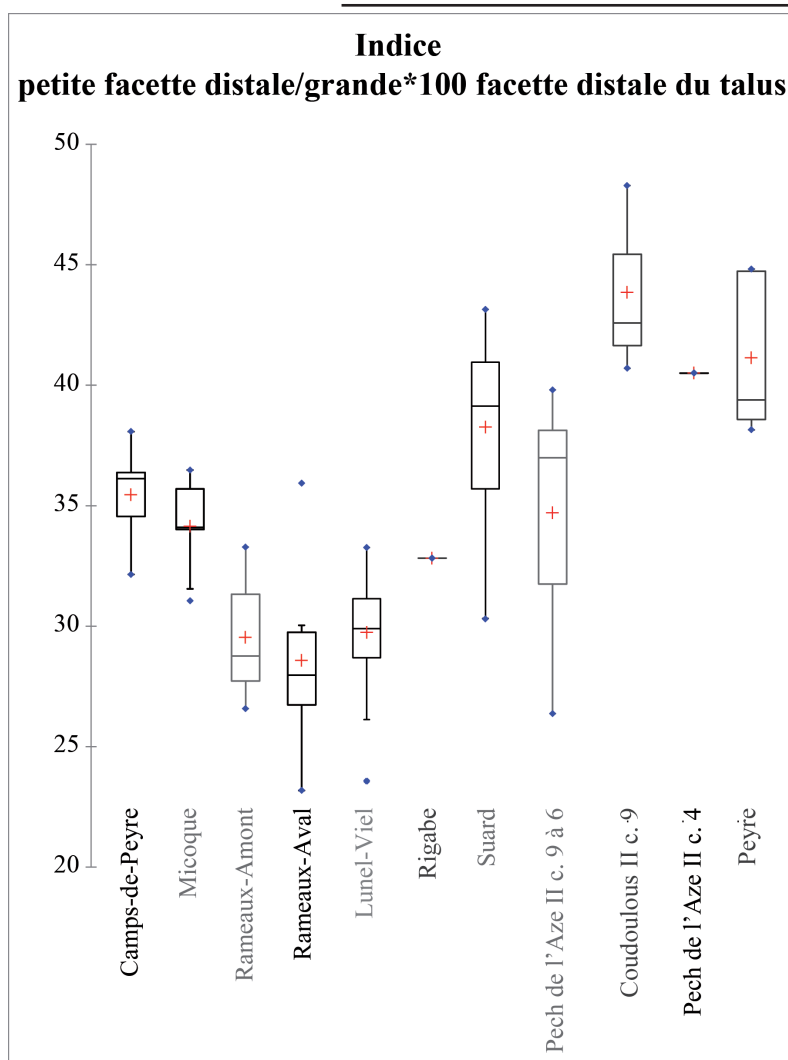


Figure 148 : Boîtes à moustache comparant l'indice petite facette/grande facette distale*100 des talus des chevaux du corpus d'étude.

Les dimensions des talus sont données en annexe p. 154 à 159. Les talus de La Micoque présentent les hauteurs les plus élevées, tout en restant assez étroits. L'unique talus de la couche E se place même dans la zone grisée du **graphique 149**, celle des talus est plus haut que large des sténoniens (Bonifay, 1980). Les talus de l'Igüe des Rameaux présentent des dimensions importantes, bien qu'ils restent en moyenne plus courts mais plus larges que ceux de La Micoque. Les talus des Rameaux-Aval ont des dimensions un peu moins importantes que ceux des Rameaux-Amont. A Suard, les dimensions sont assez voisines de celles des Rameaux-Amont bien que les os des couches 52 et 53 soient particulièrement larges. Les mesures des talus de Camp-de-peyre et de Coudoulous II sont assez proches : ils ne sont pas très longs mais assez massifs. A Payre, les dimensions des talus sont un peu plus modestes qu'aux Rameaux-Aval. Les talus des chevaux de Lunel-Viel sont de taille assez proche : ils sont relativement courts et assez étroits. Le talus de la couche 4 de Pech de l'Azé II est très semblable à ceux de Lunel-Viel I et se différencie



des talus de Pech de l'Azé II c. 9 à 6 par une plus grande largeur. A Peyre, les talus sont très courts mais très larges.

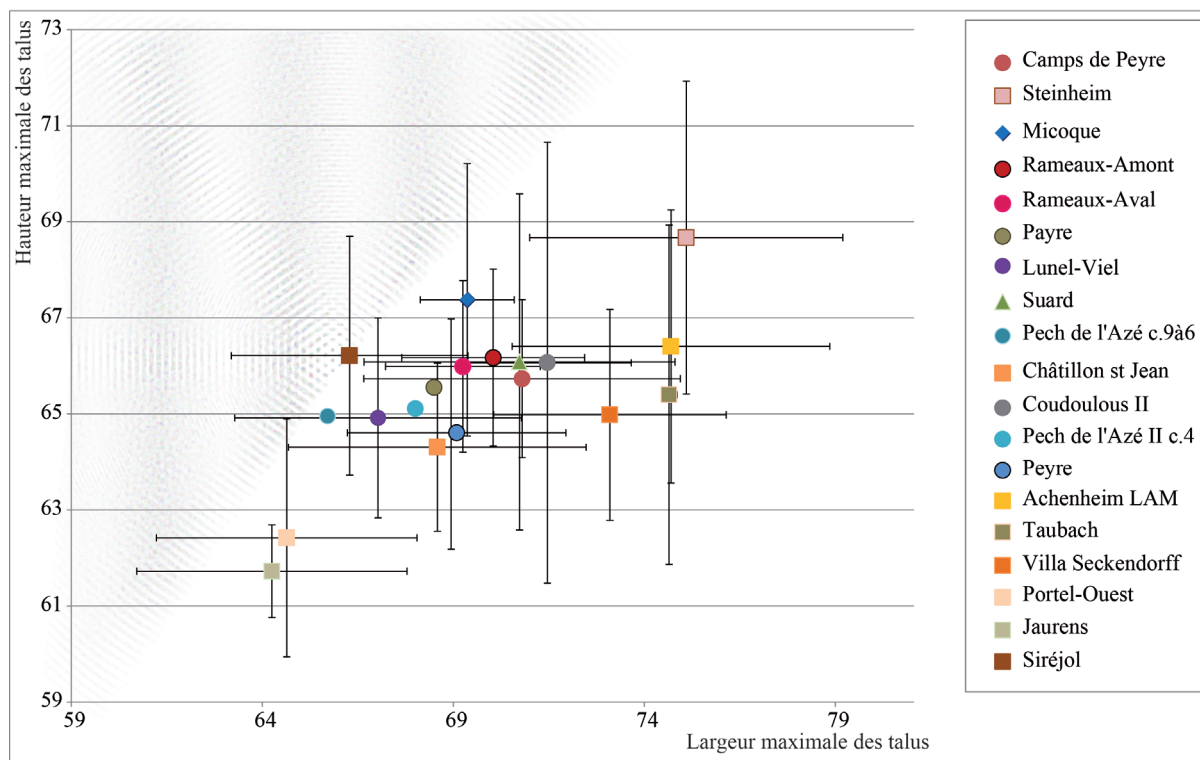


Figure 149 : Répartition des chevaux de l'étude et des chevaux du corpus de comparaison en fonction de la hauteur et de la largeur maximales du talus. La zone grise représente l'espace correspondant aux talus plus hauts que larges.

Les caractères morphologiques relevés sur le talus relèvent davantage des étapes évolutives des chevaux plutôt que d'adaptations ponctuelles à des environnements locaux. Le rapport entre la longueur de la petite facette et celle de la grande facette distale du talus, en particulier, est un critère très robuste pour faire la différence entre les chevaux les plus modernes et les plus archaïques. Les talus des sites de Camp-de-peyre, Lunel-Viel, La Micoque, Pech de l'Azé II c.9 à 6, l'Igüe des Rameaux et Rigabe présentent un indice très réduit, rappelant les chevaux sténo-niens, alors que l'isométrie des surfaces articulaires distales des talus de Coudoulous II, Peyre et Suard est plus typique des chevaux caballins actuels.

Du point de vue des dimensions, les talus des chevaux de La Micoque sont très allongés



et graciles, tandis que ceux de Suard, Camp-de-peyre, l'Igue des Rameaux et Coudoulous sont un peu plus courts et beaucoup plus larges. Enfin, les talus des chevaux de Lunel-Viel, Pech de l'Azé II c.9 à 4, Peyre et Payre possèdent des dimensions assez modestes.

- **Calcaneus**

Les calcaneus sont moins abondants que les talus et, dans l'ensemble, moins bien conservés. Des comparaisons métriques sont néanmoins possibles (cf. annexe p. 160).

Les calcaneus des chevaux de Coudoulous sont assez larges et allongés sans atteindre pour autant les dimensions du cheval de Mosbach (**Fig. 150**). A Suard, il existe une différence marquée entre les calcaneus de la couche 52 et celui de la couche 53 : ce dernier est beaucoup plus court et étroit. Mais il est difficile d'interpréter un unique os. Ceux de la couche 52 sont très allongés, mais proportionnellement plus étroits que ceux de Mosbach ou de Tautavel. Les calcaneus de Camp-de-peyre ont des dimensions tout à fait comparables à ceux d'Achenheim LAM : ils sont assez allongés mais moins élargis que ceux des chevaux de Tautavel. Les dimensions des calcaneus des chevaux des différentes couches de Lunel-Viel sont assez proches, courts tout en étant beaucoup plus épais que ceux des sites de Villa Seckendorff, Siréjol ou Steinheim, en particulier dans la grotte IV.



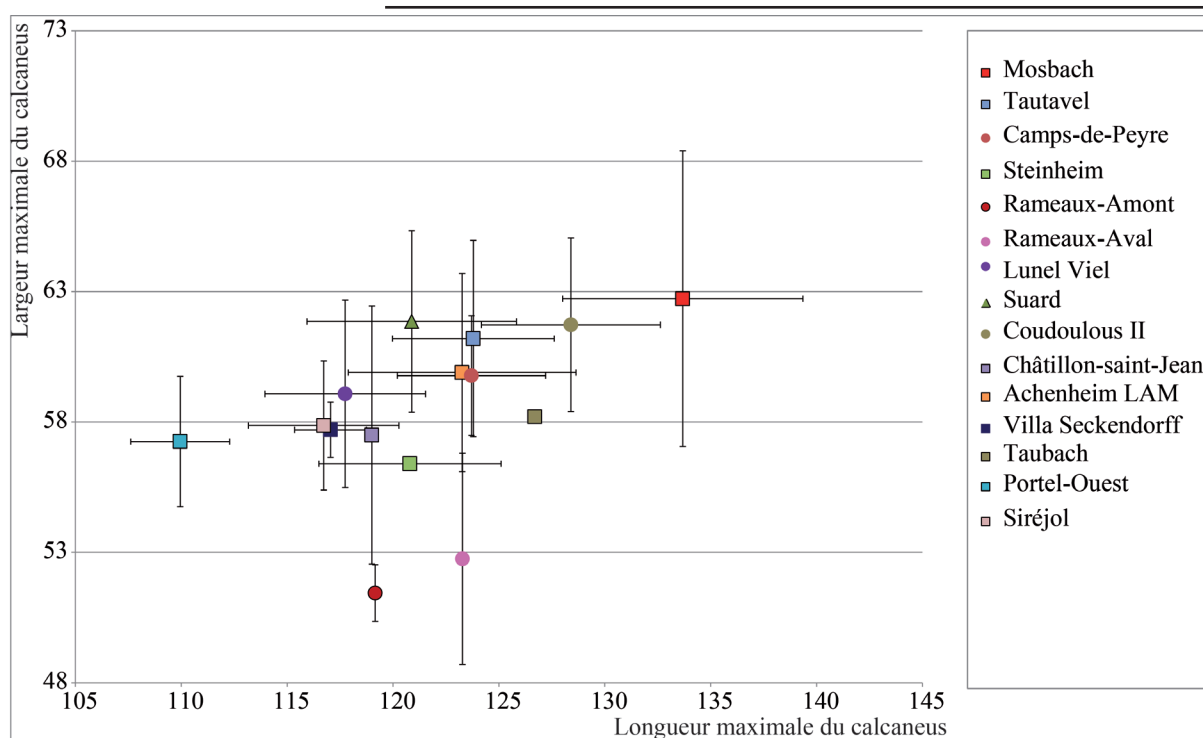


Figure 150 : Répartition des chevaux de l'étude et des chevaux du corpus de comparaison en fonction de la hauteur et de la largeur maximales du calcaneus.

f) *Métatarsiens III.*

Cent trente trois métatarsiens III proviennent des sites du corpus d'étude et mille cinq cent de la littérature (Tabl. 60). Comme les métacarpiens, ils sont dans l'ensemble bien représentés et conservés et permettent à la fois des études morphométriques et statistiques.

Site	Métatarses			TOTAL
	Gauche	Droit	Indet.	
Camps-de-Peyre	4	4		8
Coudoulous II	2	2	1	5
Lunel Viel I ens. Sup.	11	4	1	16
Lunel Viel I ens. Inf.	10	12		22
Lunel Viel IV	5	5		10
Lunel Viel V		1		1
Lunel-Viel	27	22	1	50
Micoque E	2	3		5
Micoque H	1	2	2	5
Micoque J	2	2		4
Micoque	5	7	2	14
Payre	2			2
Pech de l'Azé II c.9 à 6		1		1
Pech de l'Azé II c.4	1	1		2
Peyre	6	5	1	12
Rameaux aval	5	2		7
Rameaux amont	1	9	5	15
Rigabe	3			3
Suard c.53	1			1
Suard c.52		2		2
Suard c.51	4	6		10
Suard c.50		1		1
Suard	5	9		14
TOTAL	61	62	10	133

Tableau 60 : Inventaire des métatarsiens III retrouvés dans les gisements du corpus d'étude.



La plupart des métatarsiens III présentent une facette pour le petit cunéiforme (**Fig. 151**) : c'est le cas à Coudoulous II (n=5, 60%), Lunel-Viel I (ensemble supérieur : n=12, 100% ; ensemble inférieure : n=15, 86,6%) et dans les grottes IV (n=9, 100%) et V (n=1, 100%), à La Micoque (c. E, n=2, 100% ; c.H, n=2, 50% ; c.J, n=2, 100%), Pech de l'Azé II c.9 à 4 (n=3, 100%), Peyre (n=7, 71,4%), l'Igüe des Rameaux (n=10, 100%) et Suard (c.52, n=2, 100% ; c. 51, n=6, 66,6% ; c.50, n=1, 100%). A Camp-de-peyre, en revanche, cette facette n'est jamais bien exprimée comme c'est souvent le cas chez les chevaux archaïques (Guadelli et Prat, 1995). Les facettes antérieures et postérieures du grand cunéiforme communiquent rarement dans les sites de Camp-de-peyre (n=6, 0%) ; Coudoulous II (n=5, 40% ; Lunel-Viel I (ensemble supérieur, n=11, 27,27% ; ensemble inférieur, n=17, 29,41%) ; Lunel Viel IV (n=8, 37,5%) ; Lunel Viel V (n=1, 0%) ; La Micoque (c. E, n=1, 100% ; c. H, n=1, 100%) ; Pech de l'Azé II (c. 4, n=2, 0%) ; Peyre (n=6, 16,66%) ; les Rameaux-Amont(n=5, 20%) ; les Rameaux-Aval (n=6, 33,3%) ; Rigabe (n=1, 0%) ; Suard (c. 52, n=2, 50% ; c. 50, n=1, 100%). Dans les sites de La Micoque (c. J, n=1, 100%), Pech de l'Azé II c. 9 à 6 (n=1, 100%) et de Suard (c.51, n=2, 66,6%), les facettes antérieures et postérieures correspondant au grand cunéiforme sont le plus souvent fusionnées. La facette correspondant au cuboïde est quasiment toujours bien exprimée à Camp-de-peyre (n=6, 100%), à Lunel-Viel I (ensemble supérieur : n=13, 92,3% ; ensemble inférieur : n=17, 94,1%), Lunel-Viel IV (n=1, 100%), Lunel-Viel V (n=1, 100%), La Micoque (n=6, 100%), Pech de l'Azé II c.4 (n=2, 100%), Peyre (n=9, 100%), l'Igüe des Rameaux (n=9, 100%), Rigabe (n=2, 100%) et Suard (n=8, 100%).

Figure 151 : Morphologie comparée des métatarsiens III gauches des chevaux de Camp-de-peyre (n°?) (pas de facette pour le petit cunéiforme) et de Pech de l'Azé II c. 4 (n°731) (facette présente)



La comparaison des indices caballins ($DT_{susart} \times 100 / DT_{maxdist}$) des métatarses apporte également des informations sur le stade évolutif des différents chevaux (Fig. 152). Il permet d'évaluer la puissance de la largeur sus-articulaire distale par rapport à l'extrémité distale. Comme pour les métacarpiens, l'importance de l'indice caballin, est considéré comme un trait archaïque au-delà de 100. En moyenne, cet indice sur les métatarsiens de Pech de l'Azé II c.4, Peyre, Rameaux-Aval et Rigabe est très élevé et dépasse même les moyennes des sites de Mosbach, Tautavel et de Châtillon-saint-Jean du corpus de comparaison. Les gisements de Camp-de-peyre, Rameaux-Amont et des ensembles de Lunel-Viel ont également un indice élevé dépassant en moyenne la barre des 100. Les indices de l'Abri Suard (sur deux os) sont très faibles, comparables aux indices des *E. gallicus* de Jaurens et Sirjérol et *E. germanicus* de Villa Seckendorff.

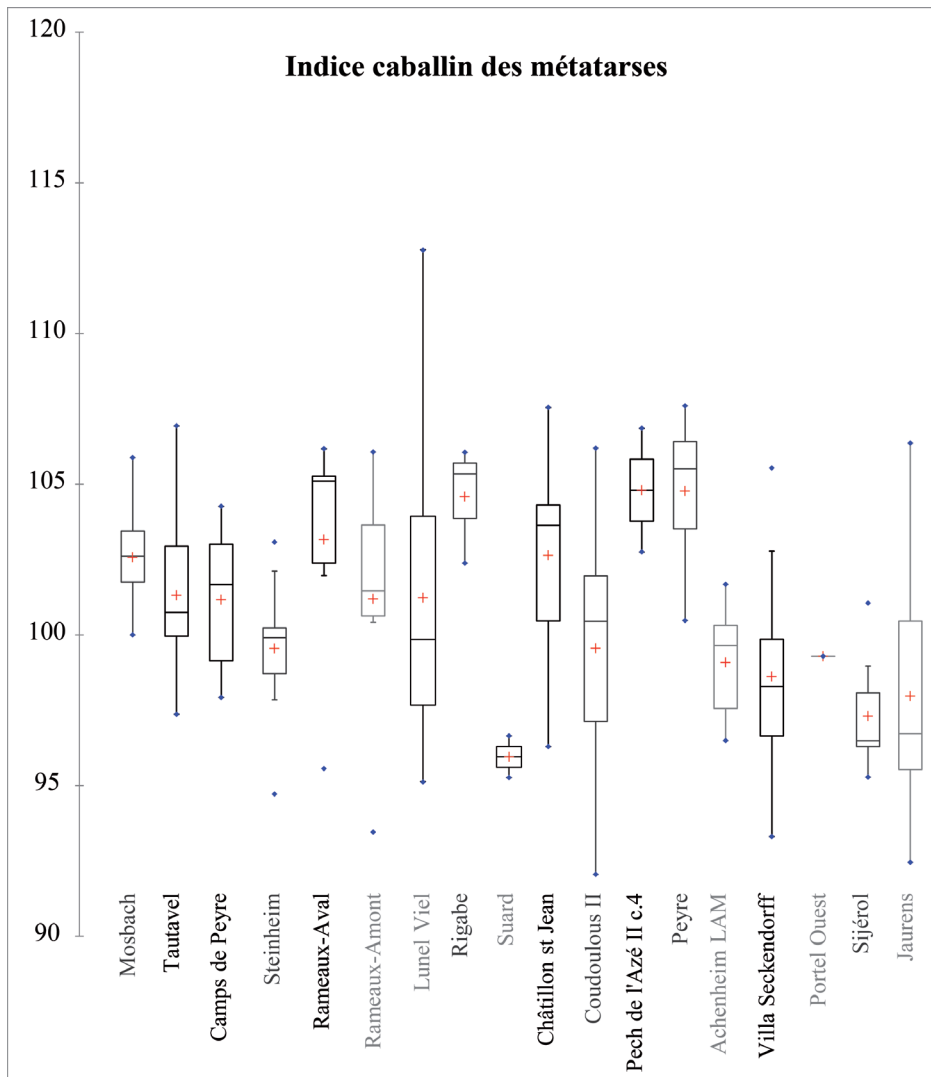


Figure 152 : Boîtes à moustache comparant l'indice caballin ($DT_{susartdist} \times 100 / DT_{maxdist}$) des métatarsiens III des chevaux du corpus d'étude.



La proportion des caractères archaïques et modernes relevés sur les métatarsiens III des chevaux de notre corpus rappelle les observations menées sur les métacarpiens. Ainsi, l'absence de facette pour le petit cunéiforme sur les métatarsiens de Camp-de-peyre et l'absence de facettes répondant au cuboïde en proportions importantes dans les différents ensembles du gisement de Lunel-Viel (entre 5 et 7%), combinées à un indice caballin important (> 100), sont des caractéristiques rappelant les chevaux sténoniens. A l'inverse, la récurrence de la fusion entre les facettes antérieures et postérieures pour le grand cunéiforme sur les extrémités proximales des métatarsiens des sites de Coudoulous et de l'Abri Suard ainsi que la faiblesse des indices caballins, en particulier pour ce dernier site, est proche des morphologies connues chez les chevaux actuels. A Pech de l'Azé II c.4, Peyre, l'Igüe des Rameaux et Rigabe, l'organisation des facettes articulaires est également moderne, mais l'importante de l'indice caballin rappelle encore les chevaux archaïques.

Suivant la même procédure que précédemment, des tests de Kruskal-Wallis et de Wilcoxon nous ont permis de vérifier l'homogénéité des mesures pour les multiples niveaux d'un d'un même site (**Tabl. 61**). Les mesures prises pour Lunel-Viel et l'Abri Suard ne sont pas significativement différentes, alors qu'il existe des différences significatives entre la partie Amont et la partie Aval des Rameaux, notamment au niveau de la largeur de la diaphyse et de l'épaisseur maximale de l'extrémité distale. Ainsi, les métatarsiens III de Lunel-Viel comme ceux de Suard seront considérés comme un ensemble chacun, alors que nous distinguerons à nouveau les Rameaux-Amont et les Rameaux-Aval.



Métatarses							
Site	Mesure	Test	P-value	Site	Mesure	Test	P-value
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Inf.	1. Longueur	Kruskal-Wallis	0,97	Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Inf.	9. DAPdist.	Kruskal-Wallis	1,00
Lunel-Viel I Ens. Sup. - Lunel-Viel I Ens. Inf.	1. Longueur	Kruskal-Wallis	1,00	Lunel-Viel I Ens. Sup. - Lunel-Viel I Ens. Inf.	9. DAPdist.	Kruskal-Wallis	1,00
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Sup.	1. Longueur	Kruskal-Wallis	0,99	Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Sup.	9. DAPdist.	Kruskal-Wallis	0,99
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel V	1. Longueur	Kruskal-Wallis	0,95	Lunel-Viel IV - Lunel-Viel V	9. DAPdist.	Kruskal-Wallis	1,00
Lunel-Viel I Ens. Inf. - Lunel-Viel V	1. Longueur	Kruskal-Wallis	0,99	Lunel-Viel I Ens. Inf. - Lunel-Viel V	9. DAPdist.	Kruskal-Wallis	1,00
Lunel-Viel I Ens. Sup. - Lunel-Viel V	1. Longueur	Kruskal-Wallis	1,00	Lunel-Viel I Ens. Sup. - Lunel-Viel V	9. DAPdist.	Kruskal-Wallis	0,99
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Inf.	2. DTdia.	Kruskal-Wallis	0,78	Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Inf.	IC (6*100/7)	Kruskal-Wallis	0,48
Lunel-Viel I Ens. Sup. - Lunel-Viel I Ens. Inf.	2. DTdia.	Kruskal-Wallis	1,00	Lunel-Viel I Ens. Sup. - Lunel-Viel I Ens. Inf.	IC (6*100/7)	Kruskal-Wallis	0,91
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Sup.	2. DTdia.	Kruskal-Wallis	0,95	Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Sup.	IC (6*100/7)	Kruskal-Wallis	0,92
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel V	2. DTdia.	Kruskal-Wallis	0,80	Lunel-Viel IV - Lunel-Viel V	IC (6*100/7)	Kruskal-Wallis	0,95
Lunel-Viel I Ens. Inf. - Lunel-Viel V	2. DTdia.	Kruskal-Wallis	1,00	Lunel-Viel I Ens. Inf. - Lunel-Viel V	IC (6*100/7)	Kruskal-Wallis	1,00
Lunel-Viel I Ens. Sup. - Lunel-Viel V	2. DTdia.	Kruskal-Wallis	1,00	Lunel-Viel I Ens. Sup. - Lunel-Viel V	IC (6*100/7)	Kruskal-Wallis	0,97
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Inf.	2. DTdia.	Kruskal-Wallis	1,00	Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Inf.	IR (2*100/1)	Kruskal-Wallis	0,91
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Inf.	3. DAPdia.	Kruskal-Wallis	0,95	Lunel-Viel I Ens. Sup. - Lunel-Viel I Ens. Inf.	IR (2*100/1)	Kruskal-Wallis	0,97
Lunel-Viel I Ens. Sup. - Lunel-Viel I Ens. Inf.	3. DAPdia.	Kruskal-Wallis	0,97	Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Sup.	IR (2*100/1)	Kruskal-Wallis	1,00
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel V	3. DAPdia.	Kruskal-Wallis	0,99	Lunel-Viel IV - Lunel-Viel V	IR (2*100/1)	Kruskal-Wallis	1,00
Lunel-Viel I Ens. Inf. - Lunel-Viel V	3. DAPdia.	Kruskal-Wallis	1,00	Lunel-Viel I Ens. Inf. - Lunel-Viel V	IR (2*100/1)	Kruskal-Wallis	1,00
Lunel-Viel I Ens. Sup. - Lunel-Viel V	3. DAPdia.	Kruskal-Wallis	1,00	Lunel-Viel I Ens. Sup. - Lunel-Viel V	IR (2*100/1)	Kruskal-Wallis	1,00
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Inf.	4. DTproxmax.	Kruskal-Wallis	0,76	Rameaux_ amont-Rameaux_ aval	1. Longueur	Wilcoxon bivarié	0,25
Lunel-Viel I Ens. Sup. - Lunel-Viel I Ens. Inf.	4. DTproxmax.	Kruskal-Wallis	1,00	Rameaux_ amont-Rameaux_ aval	2. DTdia.	Wilcoxon bivarié	0,01
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Sup.	4. DTproxmax.	Kruskal-Wallis	0,84	Rameaux_ amont-Rameaux_ aval	3. DAPdia.	Wilcoxon bivarié	0,69
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel V	4. DTproxmax.	Kruskal-Wallis	1,00	Rameaux_ amont-Rameaux_ aval	4. DTproxmax.	Wilcoxon bivarié	0,99
Lunel-Viel I Ens. Inf. - Lunel-Viel V	4. DTproxmax.	Kruskal-Wallis	1,00	Rameaux_ amont-Rameaux_ aval	5. DAPprox.	Wilcoxon bivarié	0,91
Lunel-Viel I Ens. Sup. - Lunel-Viel V	4. DTproxmax.	Kruskal-Wallis	0,98	Rameaux_ amont-Rameaux_ aval	6. Dtsusartdist.	Wilcoxon bivarié	0,36
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Inf.	5. DAPprox.	Kruskal-Wallis	0,99	Rameaux_ amont-Rameaux_ aval	7. Dtmaxdist.	Wilcoxon bivarié	0,12
Lunel-Viel I Ens. Sup. - Lunel-Viel I Ens. Inf.	5. DAPprox.	Kruskal-Wallis	0,94	Rameaux_ amont-Rameaux_ aval	8. DAPquilleart.	Wilcoxon bivarié	0,13
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Sup.	5. DAPprox.	Kruskal-Wallis	1,00	Rameaux_ amont-Rameaux_ aval	9. DAPdist.	Wilcoxon bivarié	0,09
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel V	5. DAPprox.	Kruskal-Wallis	1,00	Rameaux_ amont-Rameaux_ aval	IC (6*100/7)	Wilcoxon bivarié	0,24
Lunel-Viel I Ens. Inf. - Lunel-Viel V	5. DAPprox.	Kruskal-Wallis	0,90	Rameaux_ amont-Rameaux_ aval	IR (2*100/1)	Wilcoxon bivarié	0,86
Lunel-Viel I Ens. Sup. - Lunel-Viel V	5. DAPprox.	Kruskal-Wallis	0,87	Suard c.52-Suard c.51	4. DTproxmax.	Kruskal-Wallis	0,66
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Inf.	6. Dtsusartdist.	Kruskal-Wallis	0,05	Suard c.52-Suard c.50	4. DTproxmax.	Kruskal-Wallis	0,61
Lunel-Viel I Ens. Sup. - Lunel-Viel I Ens. Inf.	6. Dtsusartdist.	Kruskal-Wallis	0,88	Suard c.50-Suard c.51	4. DTproxmax.	Kruskal-Wallis	0,97
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Sup.	6. Dtsusartdist.	Kruskal-Wallis	0,34	Suard c.52-Suard c.51	5. DAPprox.	Kruskal-Wallis	0,66
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel V	6. Dtsusartdist.	Kruskal-Wallis	0,62	Suard c.52-Suard c.50	5. DAPprox.	Kruskal-Wallis	0,61
Lunel-Viel I Ens. Inf. - Lunel-Viel V	6. Dtsusartdist.	Kruskal-Wallis	1,00	Suard c.50-Suard c.51	5. DAPprox.	Kruskal-Wallis	0,97
Lunel-Viel I Ens. Sup. - Lunel-Viel V	6. Dtsusartdist.	Kruskal-Wallis	0,99	Suard c.52-Suard c.53	6. Dtsusartdist.	Kruskal-Wallis	0,75
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Inf.	7. Dtmaxdist.	Kruskal-Wallis	0,99	Suard c.53-Suard c.51	7. Dtmaxdist.	Kruskal-Wallis	0,75
Lunel-Viel I Ens. Sup. - Lunel-Viel I Ens. Inf.	7. Dtmaxdist.	Kruskal-Wallis	1,00	Suard c.53-Suard c.51	8. DAPquilleart.	Kruskal-Wallis	0,75
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Sup.	7. Dtmaxdist.	Kruskal-Wallis	0,98	Suard c.53-Suard c.51	9. DAPdist.	Kruskal-Wallis	0,75
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel V	7. Dtmaxdist.	Kruskal-Wallis	1,00	Suard c.53-Suard c.51	IC (6*100/7)	Kruskal-Wallis	0,75
Lunel-Viel I Ens. Inf. - Lunel-Viel V	7. Dtmaxdist.	Kruskal-Wallis	1,00				
Lunel-Viel I Ens. Sup. - Lunel-Viel V	7. Dtmaxdist.	Kruskal-Wallis	1,00				
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Inf.	8. DAPquilleart.	Kruskal-Wallis	0,87				
Lunel-Viel I Ens. Sup. - Lunel-Viel I Ens. Inf.	8. DAPquilleart.	Kruskal-Wallis	1,00				
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel I Ens. Sup.	8. DAPquilleart.	Kruskal-Wallis	0,82				
Lunel-Viel IV - Lunel-Viel V	8. DAPquilleart.	Kruskal-Wallis	1,00				
Lunel-Viel I Ens. Inf. - Lunel-Viel V	8. DAPquilleart.	Kruskal-Wallis	0,98				
Lunel-Viel I Ens. Sup. - Lunel-Viel V	8. DAPquilleart.	Kruskal-Wallis	0,94				

Tableau 61 : Tableau récapitulatif des résultats des tests de Kruskal-Wallis et de Wilcoxon réalisés sur les métatarsiens III des chevaux de l'étude. Les résultats significatifs sont signalés en rouge et gras.

Le VSI* des métatarsiens III des corpus d'étude et de comparaison (cf. annexe p. 163 à 164) a été réalisé à partir des mesures suivantes : largeur et épaisseur de l'extrémité proximale, largeur de la diaphyse, largeur distale maximale, épaisseur de la quille articulaire distale, indice de robustesse et indice caballin. Les indices ont été préférés aux mesures brutes dans certains cas, afin de comparer des rapports de proportions plutôt que des tailles brutes. Dans ces cas, afin d'éviter les redondances, une des mesures brutes ayant servi à bâtir l'indice a été retirée du test statistique (cf *supra*).



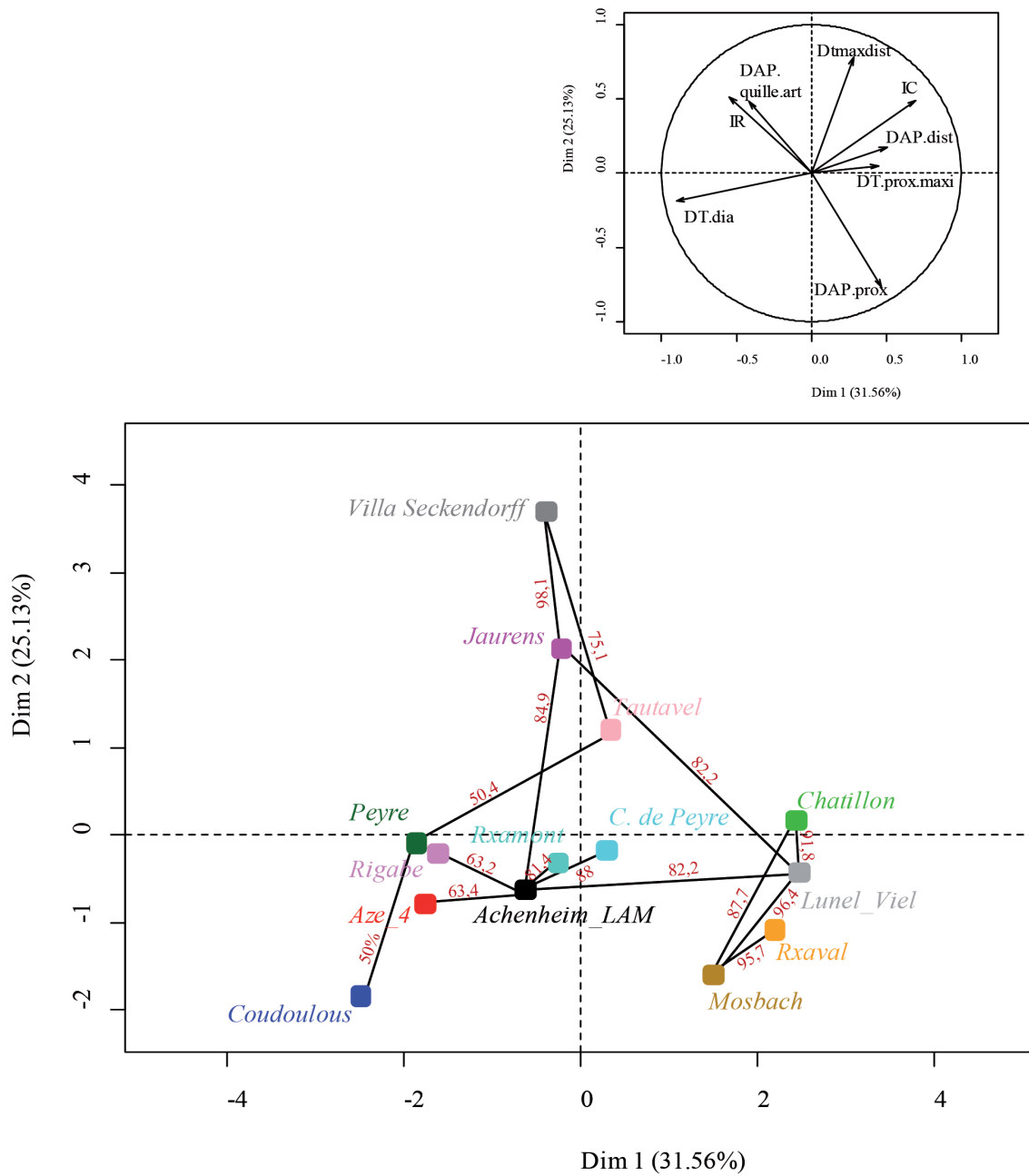


Figure 153 : VSI* sur les métatarsiens III des gisements de l'étude et du corpus de référence.



Le premier axe représente 31,56% de la variabilité, bâti essentiellement sur l'opposition entre la largeur proximale maximale, l'épaisseur maximale distale et l'indice caballin d'une part et la largeur de la diaphyse, l'indice de robustesse et l'épaisseur de la quille articulaire d'autre part. Le second axe représente 25,13% de la variabilité, essentiellement construit sur l'opposition entre la largeur distale maximale et l'épaisseur proximale maximale (**Fig. 153**). Les chevaux se séparent grossièrement en trois groupes de part et d'autre des axes. Un premier groupe composé de Châtillon-Saint-Jean, Lunel-Viel, Rameaux-Aval et Mosbach se dégage en raison de l'importance de l'épaisseur des extrémités distale et proximale et de la largeur proximale. Le second groupe est composé de Jaurens relié par le réseau traversant bootstrap au site de Villa Seckendorff, lui-même connecté au site de Tautavel. La position de ces sites traduit l'importance de la largeur maximale distale, de l'épaisseur de la quille articulaire distale et de l'indice de robustesse des métatarses. Le troisième groupe est composé des sites de Peyre, Coudoulous, Rameaux-Amont, Camp-de-peyre, Rigabe, Achenheim LAM et Pech de l'Azé II c. 4. Ils se détachent des autres groupes par l'importance de l'épaisseur de la diaphyse et de l'épaisseur proximale du métatarsien.

La comparaison des seuls indices de robustesse des métatarsiens ($DT_{dia} \times 100 / \text{Longueur}$) (**Fig. 154**) montre que comme sur les métacarpiens, le cheval de Lunel-Viel est particulièrement robuste. Les chevaux de Peyre et de Rigabe ont également un indice très élevé. Les métatarses de Coudoulous II, Pech de l'Azé II c.4 et de l'Igue des Rameaux (Amont et Aval) ont un indice moyen, comparable aux chevaux de Mosbach, Jaurens, Châtillon-Saint-Jean, Achenheim LAM, Villa Seckendorff et Tautavel. A Camp-de-peyre, l'indice est très faible et témoigne d'une gracilité importante de ces chevaux.



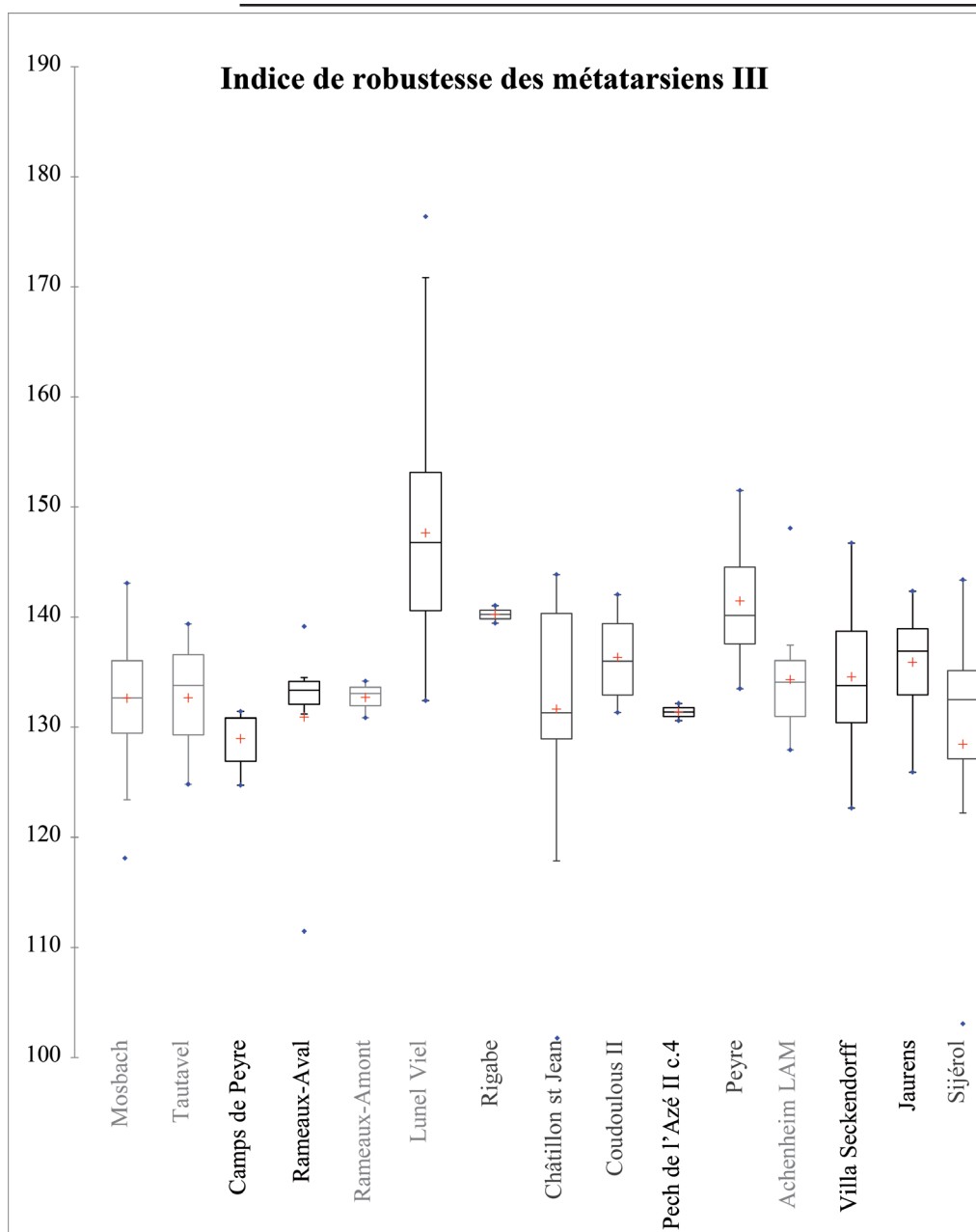


Figure 154 : Boîtes à moustache comparant l'indice de robustesse ($DT \text{ dia} \times 1000 / \text{Longueur}$) des métatarsiens III des chevaux du corpus d'étude.

La comparaison des dimensions et de la conformation (à travers les indices caballin et de robustesse) des métatarsiens III des chevaux pléistocènes regroupe les populations de façon diachronique (comme on l'a observé précédemment sur les métacarpiens III). Ainsi, la morphométrie des métatarsiens III dépend à la fois de caractères relevant de l'évolution des chevaux et d'adaptations circonstancielles. Il est donc nécessaire de sélectionner les traits que l'on considère en fonction de l'étude que l'on veut mener.



La récurrence de critères morphologiques sténoniens ou caballins dans une population permet d'évaluer le stade évolutif de celle-ci. Ainsi, les métatarsiens III des chevaux de Camp-de-peyre ou de Lunel-Viel sont assez archaïques, en revanche ceux de Coudoulous ou de Suard sont plus modernes. L'étude des métatarsiens de Pech de l'Azé II c.4, Peyre, l'Igue des Rameaux, La Micoque et Rigabe repose sur un effectif assez faible, mais semblent déjà avoir des caractères caballins bien établis.

Par ailleurs, l'apparence d'autres critères est probablement déterminée par les conditions environnementales dont les interprétations seront détaillées dans la synthèse ci-après. Ainsi, les chevaux des Rameaux-Aval et de Lunel-Viel sont principalement caractérisés par l'importance de l'épaisseur et de la largeur proximale et de l'épaisseur distale des métatarsiens, tandis que ceux de Peyre, Rigabe, Coudoulous II, Pech de l'Azé II c.4, Rameaux-Amont et Camp-de-peyre ont une diaphyse et une extrémité proximale du métatarsien très épaisse. Les chevaux de Lunel-Viel, Rigabe et Peyre se distinguent des autres par la grande robustesse de leurs métatarses, bien moins importante à Coudoulous II, Pech de l'Azé II c.4 et l'Igue des Rameaux (Amont et Aval). Les chevaux de Camp-de-peyre se détachent des autres en raison de la gracilité importante de cet os.

g) Phalanges.

Trois cents phalanges observables ou mesurables ont été étudiées : soixante cinq premières phalanges antérieures, cinquante trois premières phalanges postérieures, douze premières phalanges indéterminées, cinquante neuf secondes phalanges antérieures, vingt neuf secondes phalanges postérieures, quinze secondes phalanges indéterminées et soixante sept troisièmes phalanges (**Tabl. 62**). Les distinctions entre phalanges antérieures et postérieures ont été réalisées à partir des critères donnés par F. Prat (1957).



Site	Phalanges I			Phalanges II			Phalanges III		
	Antérieures gauches droites Indet.	Postérieures gauches droites Indet.	Indet.	Antérieures gauches droites Indet.	Postérieures gauches droites Indet.	Indet.	gauches droites Indet.	Indet.	TOTAL
Camps-de-Peyre	6	1		2	3		2	1	19
Coudoulous II					3				3
Laune Viel I ens. Sup.	3	6					3	3	16
Laune Viel I ens. Inf.	9	5		5	3		8	6	52
Laune Viel IV	1	6		3	5		5	4	33
Laune Viel	13	17		8	9		16	14	105
Micoque E	1			2					6
Micoque H			1						2
Micoque J		1				3		1	7
Micoque	1	1	1	2	4	2	2	1	15
Payre F		1	1			1			7
Payre G						2		3	5
Peyre	1	3	1						11
Rameaux aval		6	3		9	1		4	26
Rameaux amont		10	9		10	7		6	46
Suard c.54		1							1
Suard c.53		1						2	4
Suard c.52			2	1	1			4	14
Suard c.51	2		3	2	5	1	4	2	30
Suard c.50						1			1
Suard	2	1	5	3	6	2	4	6	50
TOTAL	23	22	20	13	20	26	22	22	23
TOTAL	65	53	12	59	29	15	67	67	300

Tableau 62 : Inventaire des phalanges retrouvées dans les gisements du corpus d'étude.



- **Première phalange.**

La plupart des premières phalanges, autant les antérieures que les postérieures, présentent une face plantaire assez plane. C'est le cas à Camp-de-peyre (antérieures : n=7, 100%, postérieures : n=2, 100%), Lunel-Viel I (ensemble supérieur : antérieures : n=9, 100%, postérieures : n=2, 100% ; ensemble inférieur : antérieures : n=14, 100%, postérieures : n=7, 100%), Lunel-Viel IV (antérieures : n=7, 100% ; postérieures : n=4, 100%), La Micoque (c. E : antérieure : n=1, 100%, postérieure : n=1, 100% ; c. J : postérieure : n=1, 100%), Rameaux-Aval (antérieures : n=6, 100%, postérieures : n=3, 100%) Rameaux-Amont (antérieures : n=10, 100%, postérieures : n=9, 100%) et l'Abri Suard (c. 54 : postérieure : n=1, 100% ; c. 53 : antérieure : n=1, 100%, postérieure : n=1, 100%). Dans les autres sites, une zone d'insertion ligamenteuse proéminente occupe la face plantaire des premières phalanges comme à Coudoulous II (antérieures : n=3, 100%, postérieures : n=4, 100%), Peyre (antérieures : n=4, 100%, postérieures : n=5, 100%) et à l'Abri Suard (c.52 : postérieure : n=1, 100% ; c. 51 : antérieures : n=2, 100%, postérieures : n=9, 66,6%).

La proéminence de cette insertion ligamenteuse est surtout développée sur les chevaux morphologiquement modernes (Guadelli et Prat, 1995) comme ceux de Coudoulous II, Peyre et Suard (c.52 et 51) (**Fig. 155**). Dans les autres sites de l'étude l'aplanissement de la face plantaire peut être interprétée comme une caractéristique archaïque.

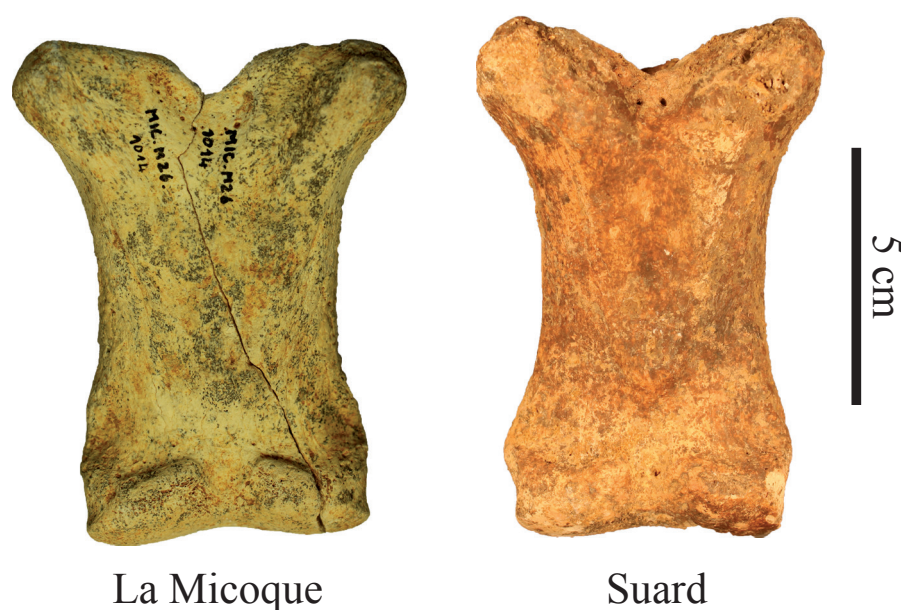


Figure 155 : Anatomie comparée des premières phalanges antérieures gauches de chevaux de La Micoque (c. E n°1014) et de Suard (c. 51 n°?). L'insertion ligamenteuse est plus marquée sur l'exemplaire de Suard.



Les données du corpus d'étude sont comparées à celles d'autres sites du Pléistocène moyen et supérieur (cf. annexe p. 165 à 168).

La comparaison des indices de robustesse des premières phalanges antérieures et postérieures apporte des informations sur les adaptations des chevaux du Pléistocène moyen et du Pléistocène supérieur (**Fig. 156**). Comme pour la plupart des autres éléments squelettiques, les premières phalanges antérieures et postérieures des chevaux de Lunel-Viel se détachent des autres en raison de leur grande robustesse. Les chevaux de Coudoulous II et Suard ont également un indice important comparable à celui des chevaux de Châtillon-Saint-Jean. Les chevaux de l'Igüe des Rameaux (Aval et Amont), La Micoque et Camp-de-peyre ont un indice moyen comparable à celui des chevaux de Tautavel, Achenheim LAM ou Jaurens. Les indices de robustesse du site de Peyre sont très faibles et comparables à ceux des chevaux de Mobach. Ceux des chevaux de Payre sont également très réduits en particulier pour les phalanges antérieures, mais seuls deux os ont pu être mesurés pour ce site et ils ne représentent pas la variabilité potentielle des chevaux de ce gisement.

Les données morphologiques de certaines séries comme Camp-de-peyre, Lunel-Viel (tous ensembles), La Micoque, l'Igüe des Rameaux (Amont et Aval) sont encore assez archaïques par rapport aux individus de Coudoulous II, Peyre et Suard, déjà plus modernes. La robustesse de cet élément varie fortement entre les populations et est probablement corrélée à l'environnement local. Les premières phalanges antérieures et postérieures de Lunel-Viel, Coudoulous II, et Suard sont ainsi très robustes. Les chevaux de Camp-de-peyre, l'Igüe des Rameaux et La Micoque ont des indices moyens, en revanche ceux de Peyre et de Payre ont des indices assez faibles.



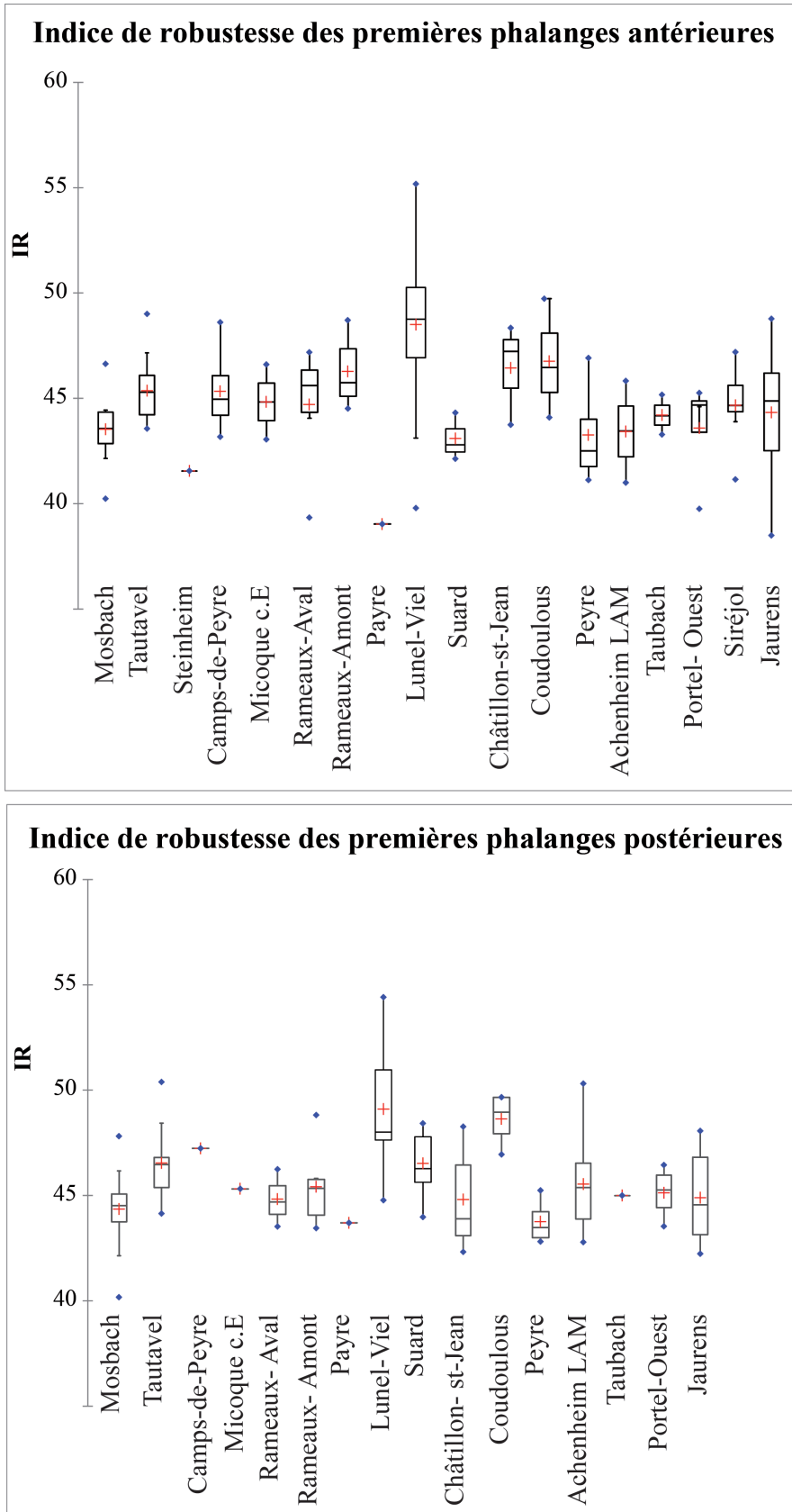


Figure 156 : Boîtes à moustache comparant l'indice de robustesse (DT dia*1000/Longueur) des premières phalanges antérieures et postérieures des chevaux du corpus d'étude et du corpus de comparaison.



• Troisième phalange

Les critères relevés sur les phalanges III par les auteurs précédents informent sur le type des sols et des terrains et non sur les stades évolutifs. L'élargissement des phalanges III est corrélé à la souplesse des sols (Forsten, 1988 ; Eisenmann, 1991b ; Foronova, 2006).

La comparaison de la largeur maximale par rapport à la largeur de l'articulation des phalanges III permet d'évaluer l'élargissement des sabots des chevaux (cf. annexe p. 171 à 172 ; **Fig. 157**). On peut distinguer grossièrement deux ensembles sur le graphique avec d'un côté, les chevaux dotés de phalanges III étroites (La Micoque c. J, Pech de l'Azé II c. 9 à 6 et Lunel-Viel) et, d'un autre, ceux ayant des phalanges larges (Rameaux-Amont, Coudoulous II, Peyre, Camp-de-peyre, Suard c. 51 et 52).

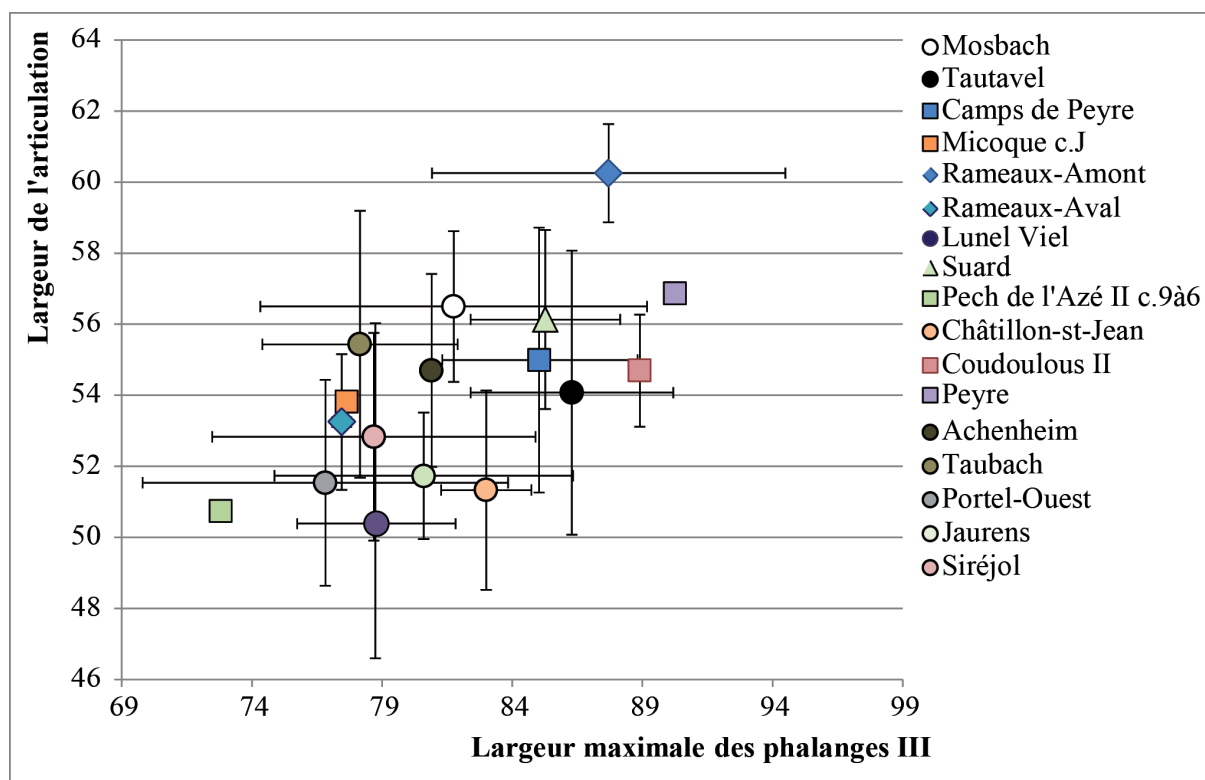


Figure 157 : Rapport de la largeur maximale des phalanges III par rapport à la largeur de l'articulation pour la phalange II des chevaux du corpus d'étude et du corpus de comparaison.



6. Synthèse des données morphométriques du crâne et du squelette des chevaux.

a) Synthèse des données paléontologiques des sites étudiés.

Les chevaux des gisements de Camp-de-peyre, La Micoque (c. E, H et J), l'Igüe des Rameaux (Amont et Aval), Lunel-Viel (grottes I, IV et V), Payre, Rigabe, Suard (c.54 à 50), Combe-Grenal (c. 63 à 56), Pech de l'Azé II c.9 à 6, Coudoulous II c.9, Pech de l'Azé II c.4 et Peyre ont fait l'objet d'une étude morphologique et biométrique sur les dents jugales supérieures et inférieures et sur certains éléments appendiculaires (humérus, radius, métapodiens, carpiens, tarsiens, phalanges) les plus représentés et les plus diagnostiques dans ces séries fossiles.

Dans un premier temps, nous avons testé l'homogénéité des séries issues des multiples niveaux d'un même site. Ainsi les chevaux de Lunel-Viel I (ensemble supérieur et inférieur), Lunel-Viel IV et Lunel-Viel V présentent une homogénéité morphométrique globale, comme les chevaux de l'Abri Suard, et de La Micoque (en accord avec Langlois, 2004 pour ce site). A l'inverse, les chevaux des Rameaux-Aval et des Rameaux-Amont, et ceux de Pech de l'Azé II c. 9 à 6 et de Pech de l'Azé II c. 4, montrent une hétérogénéité importante ne permettant pas de les considérer comme une même population.

Dans un second temps, notre analyse morphométrique des éléments dentaires et osseux, complétée par les observations de travaux antérieurs (e.g., Gromova, 1949 ; Prat, 1968 ; Eisenmann, 1980, Guadelli, 1987 ; Guérin et Patou-Mathis, 1996 ; Forsten et Moigne, 1998) nous a permis de dégager des critères correspondant aux stades évolutifs des chevaux sur la période de temps considérée. Tous les chevaux étudiés sont des caballins (par opposition au sténoniens). Cependant ils présentent encore quelques caractéristiques anatomiques archaïques (= sténoniennes). La proportion de ces traits archaïques par rapport aux traits plus modernes (= caballins) est liée à l'ancienneté du gisement. Ainsi la série de Camp-de-Peyre, qui est la plus ancienne, et aussi la plus archaïque. Certains caractères particulièrement robustes permettent de décrire efficacement le stade évolutif des chevaux :

- Dents supérieures : le rapport de l'indice protocônique des M3 par rapport à l'indice pro-



tocônique des M1-2 et, dans une moindre mesure, le rapport de l'indice protocônique des M1-2 par rapport à l'indice protoconide des P3-4 (Eisenmann, 1980). Les courbes d'évolution de l'indice protocônique le long de la rangée dentaire confirment également l'existence de deux groupes bien distincts (à condition d'avoir un effectif suffisant). Chez les chevaux anciens, cet indice augmente graduellement des P3-4 aux M1-2 jusqu'à la M3, tandis que chez leurs successeurs, il augmente de la P3-4 à la M1-2 pour ensuite diminuer ou se stabiliser à la M3 (Guadelli, 1987). Le premier morphotype est observé sur les dents supérieures des populations de gisements de Camp-de-peyre, Coudoulous II, Lunel-Viel, La Micoque, Pech de l'Azé II c. 9 à 6, les Rameaux-Amont et Rigabe. Le second morphotype est observé à Pech de l'Azé II c. 4, Peyre et Suard.

- Dents inférieures : l'importance de la récurrence de l'extension du sillon vestibulaire (jusqu'au pédoncule ?) ou la forme (concave, plat ou convexe ?) du flanc de l'hypoconide. Ces critères sont assez efficaces pour distinguer les populations anciennes des autres.

- Squelette : de nombreux critères ont pu être observés sur diverses portions anatomiques (humérus, radius, métapodiens, carpiens, tarsiens, phalanges) bien que nos observations reposent souvent sur un effectif assez faible. Les plus importants correspondent ainsi aux portions osseuses les plus nombreuses dans les gisements. On a relevé : la présence de la coulisse tendineuse sur l'extrémité proximale du radius ; l'importance de l'indice caballin, la position des facettes articulaires proximales sur les métapodiens ; la disposition des facettes articulaires distales du talus. Par exemple, ce dernier critère (longueur relative de la petite facette par rapport à la surface articulaire distale totale) suggère un positionnement différent de la jambe (plus fléchi) entre les chevaux les plus archaïques (ici, ceux de Camp-de-peyre, Lunel-Viel, La Micoque, Pech de l'Azé II c. 9 à 6, l'Igue des Rameaux (Amont et Aval) et Rigabe) par rapport aux chevaux plus modernes (Coudoulous II c. 9, Suard, Pech de l'Azé II c. 4 et Peyre).

La morphologie dentaire et squelettique des chevaux pléistocènes varient fortement au cours du temps. Pour mieux apprécier ces variations, il est nécessaire de considérer un maximum de critères simultanément pour chaque population. Dans ce but, nous avons réalisé un phénogramme combinant dix critères morphométriques :

- L'indice protocônique des M3 par rapport à celui des M1-2 ($IP\ M3 / IP\ M1-2 \times 100$).
- Le pourcentage de sillon lingual fermé sur les M3 inférieures.
- Le pourcentage de sillons vestibulaires pénétrant le pédicule sur les M3 inférieures.



- Le pourcentage de sillons vestibulaires pénétrant le pédicule sur les M1-2 inférieures.
- Le pourcentage de flanc de l'hypoconide concave sur les M1-2 inférieures.
- Le pourcentage de flanc de l'hypoconide concave sur les P3-4 inférieures.
- Le pourcentage de sillon lingual fermé sur les P3-4 inférieures.
- L'indice du talus (petite facette distale/grande facette distale*100).
- Le pourcentage de présence de la facette pour le petit cunéiforme sur le métatarsien.
- Le pourcentage de la présence de facette pour le trapézoïde sur le métacarpien.

Ces variables ont été sélectionnées en fonction de leur pertinence et de leur récurrence au sein de notre corpus. En effet, elles varient toutes en fonction du stade évolutif des populations de chevaux et elles ont toutes pu être observées sur la majorité des sites.

Le phénogramme (**Fig. 158**) permet de séparer les onze populations incluses dans l'analyse en quatre groupes :

- Groupe 1 : Lunel-Viel et Rigabe.
- Groupe 2 : Camp-de-peyre.
- Groupe 3 : Rameaux-Aval, Rameaux-Amont et La Micoque.
- Groupe 4 : Pech de l'Azé II c. 9 à 4, Peyre, Coudoulous II et Suard.

Il est intéressant de noter la séparation entre les chevaux du Sud-Est (Lunel-Viel et Rigabe) et ceux du Sud-Ouest de la France. Ils sont caractérisés par une fréquence plus importante de caractères archaïques. Cela pourrait traduire un isolat géographique daté de la fin du Pléistocène moyen, avec donc moins d'échanges entre ces deux populations et celles des régions limitrophes. Les chevaux de Lunel-Viel avaient, d'ailleurs, initialement été interprétés comme un « *terme final d'évolution* » (Bonifay, 1980, p. 265).

Les chevaux du Sud-Ouest de la France se répartissent en trois groupes. Le cheval de Camp-de-peyre est isolé et représente la forme la plus ancienne étudiée dans notre étude. Pour les autres séries, une distinction existe sur l'importance de caractères archaïques entre chevaux du groupe 3 (datés des stades isotopiques 10 et 9) suivi pas des formes plus modernes du groupe 4 (datés des stades isotopiques 6 et 5).



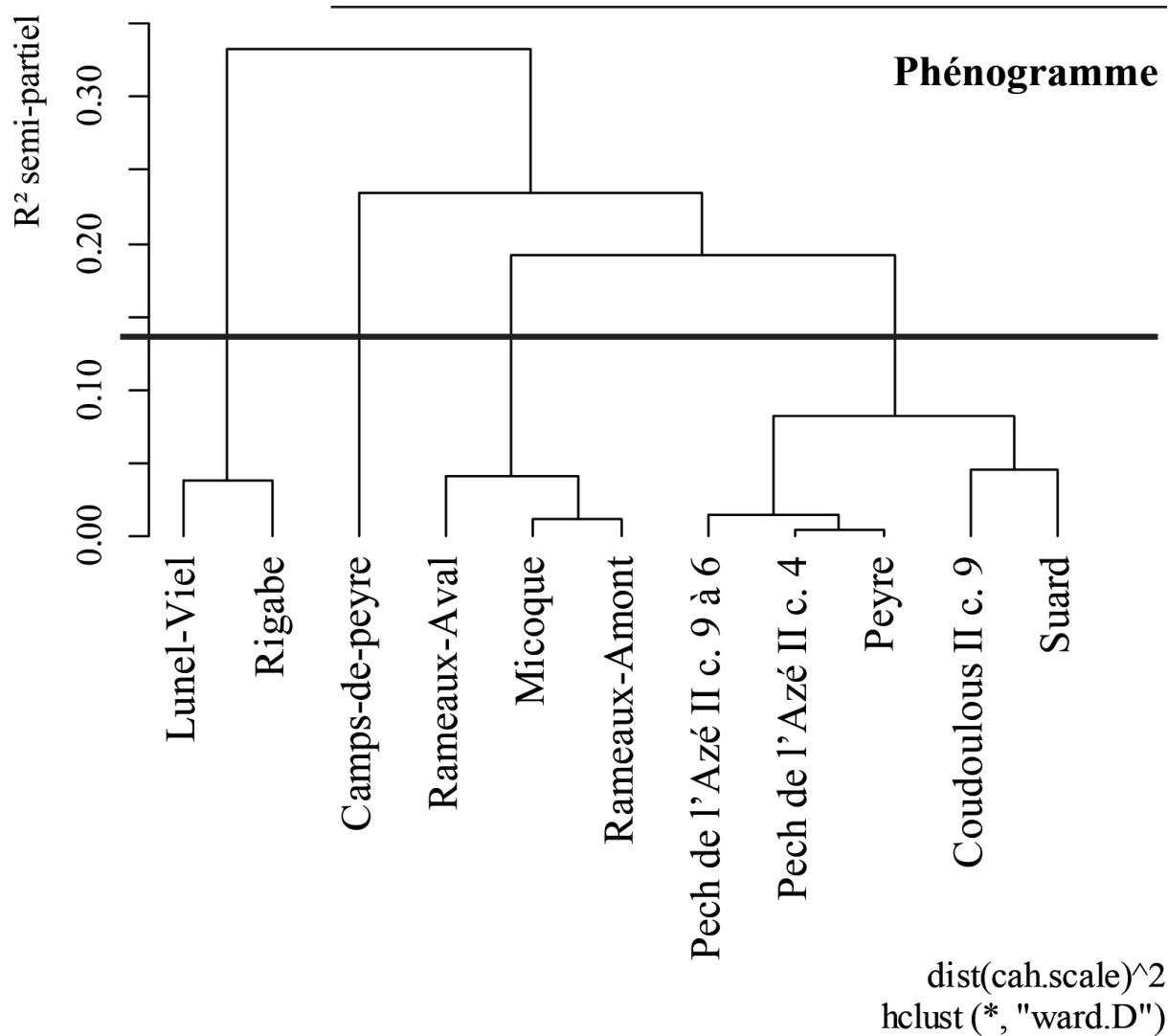


Figure 158 : Phénogramme construit sur la base de données morphométriques concernant les dents et le squelette postcrânien conduit sur les gisements de l'étude offrant des données suffisamment complètes

Comme l'indique l'ensemble de nos observations et le phénogramme, l'évolution des chevaux au cours du Pléistocène semble assez progressive. Si l'isolement géographique de certaines populations peut permettre la préservation de traits archaïques nombreux jusqu'aux stades isotopiques 7 et 6 (Lunel-Viel et Rigabe), on relève sur un ensemble géographique plus ouvert (Sud-Ouest de la France) plusieurs étapes évolutives. La persistance des traits sténoniens est, en effet, de plus en plus faible au cours du temps, c'est-à-dire depuis le stade isotopique 12 (groupe 2 : Camp-de-peyre) jusqu'aux stades isotopiques 6 puis 5 (groupe 4 : Pech de l'Azé II c. 9 à 4, Peyre, Suard et Coudoulous) en passant par les stades isotopiques 10 et 9 (La Micoque et les Rameaux). La période de transition majeure, durant laquelle les traits caballins s'installent durablement



(groupe 4) correspond à la fin du Pléistocène moyen et au début du Pléistocène supérieur tel que défini actuellement. Les morphologies des chevaux de cette période sont cependant très variées, ce qui suggère des modalités et des étapes différentes selon les populations. Ainsi, le squelette des chevaux de Pech de l'Azé II c. 9 à 6 et de Coudoulous II c. 9 présente encore de nombreux caractères archaïques (Pech de l'Azé II c. 9 à 6 : indice du talus ; Coudoulous II c.9 : facette articulaire sur l'extrémité proximale du métatarsien III, indice caballin des métapodiens,...), alors que leur morphologie dentaire est un peu plus fixée (bien que les dimensions relatives des dents supérieures les unes par rapport aux autres dans le maxillaire soient encore très archaïques). A Suard, les éléments squelettiques et dentaires sont déjà pleinement caballins, comme c'est le cas également chez les populations du stade isotopique 5 (Pech de l'Azé II c. 4 et Peyre). La hauteur au garrot des chevaux de Suard reste néanmoins comparable à celle des chevaux du Pléistocène moyen (cf. *infra*), malgré une diminution de taille de cette lignée à partir du Pléistocène supérieur (Magniez et Boulbes, 2014). Au stade isotopique 5 (Pech de l'Azé II c.4 et Peyre), les deux populations étudiées présentent une majorité de caractères modernes et encore quelques rares traces de caractères sténoniens.

Les transformations morphologiques enregistrées dans la lignée des chevaux du Pléistocène moyen à la fin du Pléistocène supérieur sont majeures. Le modèle actuel selon lequel tous les chevaux caballins au sens large doivent être attribués à l'espèce *E. ferus* ne nous semble donc pas tenable, sans pour autant revenir au modèle précédent. En effet, la caractérisation de multiples espèces reposant sur un nombre restreint de vestiges ne prend pas en compte le degré de variation d'un même groupe (voir aussi, Forsten, 1993, 1999b ; Van Asperen, 2013b). L'exemple d'*E. steinheimensis* est très illustratif (cf. *supra*) car, la caractérisation de cette espèce repose sur l'étude d'un faible nombre de dents observées par Reichenau (1915). Les données actuelles prenant en compte l'ensemble du matériel (données Van Asperen) sont très proches des dimensions d'*E. mosbachensis*, ce qui ne permet pas de justifier la création d'une nouvelle espèce.

L'évolution des chevaux concerne à la fois la conformation des jambes (plus ou moins fléchies) et donc la locomotion (probablement moins *cursoriale*) chez les *mosbachensis* par rapport aux *caballus*) mais aussi l'organisation des dents (et probablement du crâne). Les facteurs de cette tendance évolutive ne sont pas encore connus et dépassent le cadre chronologique de cette étude. Ces différences nous semblent suffisamment importantes pour justifier une distinction spécifique entre les chevaux présentant une proportion significative de traits sténoniens et ceux qui se rapprochent plus des caballins. Nous proposons de conserver l'appellation *E. mosbachensis*



pour les premiers et *E. caballus* pour les seconds. Donc, selon notre définition, *E. mosbachensis* correspond à un cheval caballin archaïque présentant une majorité des critères listés plus haut et *E. caballus* est un cheval caballin moderne qui ne présente plus de caractères sténoniens en grande proportion. Les taxons de chevaux étudiés peuvent donc être attribués à l'une ou l'autre de ces formes (**Fig. 159**):

- ***E. mosbachensis* :**

Le cheval de Camp-de-peyre est particulièrement archaïque, et s'isole des autres populations du Pléistocène moyen du Sud-Ouest de la France. Il a été décrit par une sous-espèce, *E. mosbachensis campdepeyri* (Guadelli et Prat, 1995), et doit correspondre très probablement à une chrono-forme assez ancienne d'*E. mosbachensis*.

A. Langlois (2005) avait proposé une nouvelle sous-espèce au cheval de La Micoque : *E. mosbachensis micoquii*. Néanmoins, les analyses effectuées dans ce travail ne montrent pas que ce cheval se distingue particulièrement des autres chevaux issus de gisements contemporains. Nous conserverons donc ici le nom de l'espèce : *E. mosbachensis* ssp., sans conserver la sous-espèce.

Les chevaux de l'Igüe des Rameaux (partie Aval et Amont) présentent des caractéristiques morphologiques distinctes, mais appartiennent au même grand groupe des *E. mosbachensis* ssp. La proportion de caractères plus archaïques, notamment sur les dents et les métapodiens, des chevaux de la partie Aval suggère qu'ils sont antérieurs à ceux de la partie Amont.

Le matériel provenant du site de Payre est assez réduit et souvent trop fragmenté. Il semble néanmoins assez homogène entre les ensembles (c. G et F et c. D et E) et a été attribué à *E. cf. mosbachensis*.

Les données des chevaux de Lunel-Viel des différents ensembles et grottes sont très homogènes. Avec les individus de Rigabe, ils présentent de très nombreux traits archaïques et il est distinct des autres populations de chevaux dans la classification ascendante hiérarchique. En 1980, M.-F. Bonifay avait attribué le cheval de Lunel-Viel à *E. mosbachensis palustris* et Gaffier (*in* Escalon de Fonton et Lumley (de), 1960) avait attribué celui de Rigabe à *E. rigabensis*. Nous conserverons ici l'appellation *E. mosbachensis palustris*, certes postérieure, mais qui a fait l'objet d'une véritable description anatomique, ce qui n'a pas été le cas pour *E. rigabensis*. Les populations de ces deux gisements présentent la même anatomie très archaïque et distincte des ten-



dances du Sud-Ouest de la France. Elles sont ainsi attribuées à *E. m. palustris*. Cette appellation fait référence à un isolat géographique qu'ont connu les populations de chevaux de l'Hérault et du Var à la fin du Pléistocène moyen. Ces chevaux se différencient néanmoins par leur gabarit : les individus de Lunel-Viel sont très robustes, en revanche ceux de Rigabe sont plus graciles. Ces deux formes correspondent à des adaptations à des contextes climatiques différents (cf. *infra*) et sont différenciées par l'appellation *E. m. palustris* var. 1 pour le cheval de Lunel-Viel et *E. m. palustris* var. 2 pour le cheval de Rigabe.

Comme pour le site de Payre, très peu d'éléments osseux et dentaires ont pu être étudiés dans le site de Combe-Grenal c. 63 à 56. Ils sont attribués à *E. cf. mosbachensis* ssp.

La position phylétique des chevaux de Pech de l'Azé II c.9 à 6 et Coudoulous II c.9 est sujette à débat. Ces deux populations présentent, en effet, de nombreux caractères à la fois modernes et archaïques. Elles constituent très probablement des formes de transition entre les deux morphotypes. Malgré la présence majoritaire de traits caballins sur les dents supérieures, l'organisation du maxillaire reste typique des *mosbachensis* avec un indice protocônique des M1-2 et surtout des M3 plus développés que sur les P3-4. La conformation du squelette et des dents reste donc surtout proche de celle des chevaux anciens. Ainsi, nous attribuons ces chevaux à l'espèce *E. cf. mosbachensis* ssp.

- ***E. caballus* :**

Le cheval de l'Abri Suard a été nommé *E. caballus piveteaui* (David et Prat, 1962) et décrit comme le premier cheval pleinement caballin du Pléistocène. Nos observations, tant sur les éléments dentaires que squelettiques, confirment cette interprétation et nous conserverons ce nom.

Les chevaux de la couche 4 de Pech de l'Azé II et Peyre sont très proches. Les caractères modernes sont présents à la fois sur le squelette et sur les dents même si certains archaïsmes peuvent s'exprimer ponctuellement. En l'absence de populations de comparaison contemporaines (du stade isotopique 5) abondantes nous conserverons la prudence et les attribuons à *E. caballus* ssp.

En conclusion, deux espèces de chevaux se succèdent depuis la fin du Pléistocène moyen. Tout d'abord un groupe (clade ?) *E. mosbachensis*, caractérisé par la persistance de caractères sténoniens suivi par *E. caballus* qui acquiert une morphologie comparable aux chevaux actuels.



On constate des modifications majeures au niveau dentaire et au niveau de la jambe (modification de la locomotion). A l'intérieur du groupe *mosbachensis*, des différences morphologiques sont visibles entre les populations. Elles sont de l'ordre du degré avec une présence plus marquée de caractères sténoniens dans les groupes les plus anciens. A partir de notre corpus, plusieurs étapes peuvent être établies :

- Dès le stade isotopique 12 (Camp-de-peyre), un cheval caballin (au sens large) archaïque est présent dans le Sud-Ouest de la France.

- Aux stades isotopiques 10 et 9 (La Micoque, l'Igüe des Rameaux, Payre), la proportion de caractères caballins augmente.

- Durant les stades isotopiques 7 et 6 (Lunel-Viel et Rigabe), une population d'*E. mosbachensis* s'isole dans le Sud-Est de la France et n'échange plus avec les régions limitrophes.

- La transition entre *E. mosbachensis* et *E. caballus* commence au stade isotopique 6 et se poursuit durant le stade isotopique 5 (Pech de l'Azé II c.9 à 4, Combe-Grenal c. 63 à 56, Cou-doulous II c. 9, Peyre). Cette proposition est largement soutenue par des données génétiques suggérant que l'origine des chevaux actuels (incluant le cheval de Przewalski) remonte à la toute fin du Pléistocène moyen (George et Ryder, 1986 ; Orlando et al., 2013). Le premier cheval pleinement *caballus* est *E. c. piveteaui* de Suard. Il est difficile de déterminer s'il résulte d'une migration ou d'une évolution *in situ*. L'observation de l'apparition progressive de traits caballins au sein de plusieurs populations du Sud-Ouest de la France au cours du Pléistocène moyen peut indiquer que la dynamique évolutive était déjà en œuvre chez cette espèce et qu'elle a pu aboutir, selon diverses modalités, à plusieurs populations distinctes régionalement, et peut-être plus anciennement dans les Charentes avec le cheval de l'abri Suard. Nous ne pouvons pas exclure non plus l'arrivée, à la fin du Pléistocène moyen, de populations en provenance d'Europe centrale ou orientale peut-être plus modernes en raison d'un brassage génétique et d'une pression plus forte que dans le cul-de-sac géographique que constitue l'Ouest de la France. Néanmoins, aucune population répondant à ces critères n'a encore été décrite.



Groupe <i>mosbachensis</i> :		Groupe <i>caballus</i> :
<ul style="list-style-type: none"> • Caractères morphologiques rappelant les chevaux sténoniens quantitativement importants sur les dents, le crâne et le squelette. • Organisation des dents supérieures : indice protoconique des P3-4 égal ou légèrement inférieur à celui des M1-2 et indice protoconique des M3 plus long ou égal à celui des M1-2. • Jambes fléchies : <ul style="list-style-type: none"> - Présence d'une encoche tendineuse sur le radius. - Rapport petite facette/grande facette sur la talus très réduit. 		<ul style="list-style-type: none"> • Caractères morphologiques rappelant les chevaux sténoniens quantitativement peu abondants sur les dents, le crâne et le squelette. • Organisation des dents supérieures : indice protoconique des P3-4 très réduit par rapport à celui des M1-2 et indice protoconique des M3 plus court que celui des M1-2. • Jambes droites : <ul style="list-style-type: none"> - Absence de l'encoche tendineuse sur le radius. - Rapport petite facette/grande facette sur la talus très important.
MIS	Sites du Sud-Ouest	Sites du Sud-Est
1		
2		
3		
4		
5	Peyre <i>E. caballus</i> ssp.	Pech de l'Azé II c. 4 <i>E. caballus</i> ssp.
6	Combe-Grenal <i>E. cf. mosbachensis</i>	Pech de l'Azé II c. 9 à 6 <i>E. cf. mosbachensis</i>
7	Abri Suard <i>E. caballus piveteaui</i>	Coudoulous II <i>E. cf. mosbachensis</i>
8		Payre <i>E. mosbachensis</i> ssp.
9	? Igue des Rameaux Amont <i>E. mosbachensis</i> ssp.	
10	La Micoque <i>E. mosbachensis</i> ssp.	
11	? Igue des Rameaux Aval <i>E. mosbachensis</i> ssp.	
12	Camps-de-Peyre <i>E. mosbachensis campdepeyri</i>	

Figure 159 : Synthèse des attributions taxinomiques des chevaux de Camp-de-peyre, Combe-Grenal, Coudoulous II c. 9, Lunel-Viel I, IV et V, La Micoque, Payre, Pech de l'Azé II c. 9 à 6, Pech de l'Azé II c. 4, Peyre, l'Igue des Rameaux (Amont et Aval), Rigabe et l'Abri Suard.



b) Adaptations écomorphologiques des chevaux des sites étudiés.

Les chevaux sont capables de s'adapter à de nombreux environnements durant le Quaternaire. Ils ont été documentés dans des contextes climatiques divers, climats froids et humides ou climats chauds et secs. Les analyses écomorphologiques permettent de comprendre comment et à quelles variations climatiques et environnementales les chevaux se sont adaptés. Pour comprendre les réactions ponctuelles aux environnements, il est nécessaire de prendre en compte les changements se développant sur un temps plus long et concernant la lignée plutôt que la population, comme l'adaptation à une locomotion toujours plus cursoriale, depuis le Tertiaire (Sondaar, 1968) ou l'allongement progressif du protocône sur les dents supérieures (Uzunidis et al., sous presse).

La taille corporelle des mammifères est régie par de nombreux facteurs. La loi de Bergmann stipule que les animaux vivants à de hautes latitudes ont une taille plus importante que leurs homologues vivant à une latitude plus basse. Cette tendance est souvent interprétée comme une adaptation pour diminuer la perte de chaleur en réduisant le rapport de la surface à la masse corporelle sous un climat froid (Blackburn et al., 1999 ; Lindstedt et Boyce, 1985 ; Mayr, 1956). La même explication a été avancée en ce qui concerne la loi d'Allen qui stipule que les mammifères vivant sous climat froid ont tendance à avoir des membres plus courts que leurs homologues de climats chauds ou tempérés. La robustesse des membres découlant de ce raccourcissement (Grégory, 1912 ; Thomason, 1986) permet une meilleure thermorégulation sous les climats froids (Tilkens et al., 2007). En outre, une taille plus importante du corps constitue également un avantage dans les environnements où la saisonnalité est marquée en augmentant la résistance des individus au manque de nourriture, si les ressources viennent à manquer (Blackburn et al., 1999; Lindstedt et Boyce, 1985). A l'inverse, une taille corporelle plus réduite constitue un avantage sous les climats tempérés et les environnements denses en végétaux (Bro-Jørgensen, 2008). La hauteur au garrot des chevaux semble corrélée à un habitat en mosaïque dominé par la steppe. Ce type d'environnement est très avantageux pour les chevaux, car il présente une très grande diversité végétale (Van Asperen, 2010). Une taille plus réduite est observable chez les chevaux des stades tempérés, en relation probable avec l'expansion des forêts. De plus, durant ces périodes, les chevaux vivant sous des climats continentaux sont plus robustes que ceux occupant des habitats avec un climat océanique qui ont tendance à être



plus élancés. Ces adaptations sont en relation avec les taux d'humidité variables d'une zone à l'autre (Bro-Jørgensen, 2008). Durant les stades glaciaires, la dégradation autant quantitative que qualitative de la biomasse végétale pourrait expliquer une diminution de la taille des chevaux. Ces individus sont de plus caractérisés par des os très robustes afin de limiter les pertes de chaleur (Van Asperen, 2010). Enfin l'élargissement des sabots (*i.e.*, troisième phalange) est interprété comme une adaptation aux sols mous (Kuzima, 1997). En effet, globalement, les chevaux caballins possèdent des phalanges III proportionnellement plus larges que celles des chevaux sténoniens, des ânes ou des zèbres et sont bien mieux adaptés aux terrains mous ou humides (Foronova, 2006 ; Forsten, 1988).

Les modes alimentaires des populations équinés, au moment de leur mort, varient de façon conséquente d'un gisement à l'autre. Ils peuvent consommer des plantes tendres (= broueteurs) dans un contexte environnemental probablement fermé comme aux Rameaux ou bien manger uniquement des aliments très abrasifs (= paiseur) comme des graminées (comme à La Micoque). Sur une échelle de temps plus longue (quelques mois précédents la mort), nous avons vu que leur alimentation était moins variée et correspondait surtout à la catégorie paiseur.

Nous avons testé les relations entre alimentation et gabarit des chevaux. Dans un premier temps, nous avons évalué à l'aide d'un test de Spearman, la corrélation entre l'indice de mesowear et l'indice de VSI (cf. *infra*) pour chacune des populations disponibles (Camp-de-peyre, Coudoulous II c.9, Lunel-Viel, La Micoque, Payre c.F, Pech de l'Azé II c. 9 à 6 et c. 4, Peyre, les Rameaux-Amont et Aval, Rigabe et Suard). Il n'existe aucune corrélation entre ces valeurs ($\rho = -0,15$; $p = 0,65$). Dans un second temps, nous avons évalué l'impact des variations saisonnières de l'alimentation sur le gabarit des individus. Nous avons comparé le VSI moyen (cf. *infra*) des populations de chevaux divisées en trois groupes à l'aide d'un test de Kruskal-Wallis : les chevaux paiseurs tout au long de l'année (Camp-de-peyre, Coudoulous II c.9, La Micoque, Pech de l'Azé II c. 9 à 6 et c. 4 et Suard), les chevaux mangeurs mixtes au moment de leur mort et paiseurs les mois auparavant (Lunel-Viel, Payre c. F et Rigabe) et les chevaux broueteurs au moment de leur mort et paiseurs les mois auparavant (Peyre, les Rameaux-Amont et Aval). Ce test ne montre aucune différence significative entre les groupes (**Tabl. 63**). Donc, les modes alimentaires des chevaux perçus à travers l'analyse de l'usure dentaire à partir de nos données ne semblent pas avoir d'influence sur leur gabarit qui dépend déjà de plusieurs facteurs environnementaux mentionnés plus haut.



Catégories alimentaires	Paisseur-	Mangeur mixte-	Brouteur-
	Paisseur	Paisseur	Paisseur
Effectif	6	3	3
VSI moyen	228,18	221,02	221,81
P-value			
P-P - M-P	1		
P-P - B-P	0,96		
P-M - B-P	0,97		
p	0,026		

Tableau 63 : Résultats du test de Kruskal-Wallis comparant le VSI moyen des groupes alimentaires de chevaux du corpus d'étude.

Un diagramme de Simpson comparant les rapports des segments des membres (humérus, fémur, radius, tibia, métacarpiens, métatarsien, première phalange antérieure, première phalange postérieure et phalange III) des populations de chevaux (à partir de données les plus abondantes). Les rapports de proportions des membres des chevaux sont très variables d'une population à l'autre (**Fig. 160**). Les chevaux de l'Igüe des Rameaux-Amont, Coudoulous II, Payre c. F, Peyre et La Micoque ont des os longs (humérus, fémur, radius et tibia), métapodiens et premières phalanges très allongées. A l'inverse, à Camp-de-peyre, l'Igüe des Rameaux-Aval, Rigabe, Lunel-Viel et Suard, ces os sont beaucoup plus courts. En ce qui concerne le site de Pech de l'Azé II c. 4, seuls deux métatarsiens III intacts permettent d'évaluer la taille de ce cheval. Ces deux os mesurent respectivement 286,99 et 293,88 millimètres (cf. *supra*). Ils sont longs et similaires à ceux des sites de l'Igüe des Rameaux-Amont, Coudoulous II et Peyre. Les chevaux de Pech de l'Azé II c.4 seront donc regroupés avec les grands chevaux aux membres allongés.

Par ailleurs, l'utilisation du VSI* sur les métapodes et les comparaisons des indices de robustesse de la plupart des os longs informent sur la gracilité ou la robustesse de ces ossements. Les os longs des chevaux de Lunel-Viel, Rigabe, Suard et Coudoulous II sont assez robustes, en revanche ceux des chevaux de Payre, Pech de l'Azé II c.4 (deux métatarses), Peyre, l'Igüe des Rameaux (Amont et surtout Aval), La Micoque et surtout Camp-de-peyre sont plus graciles. Enfin, la largeur des phalanges III est très inégale d'un site à l'autre : les sabots des chevaux de Camp-de-peyre, Coudoulous II, Peyre, des Rameaux-Amont et Suard sont très larges, tandis que ceux des chevaux de Lunel-Viel, La Micoque, des Rameaux-Aval et Pech de l'Azé II c.9 à 6 sont beaucoup plus étroits (cf. *supra*).



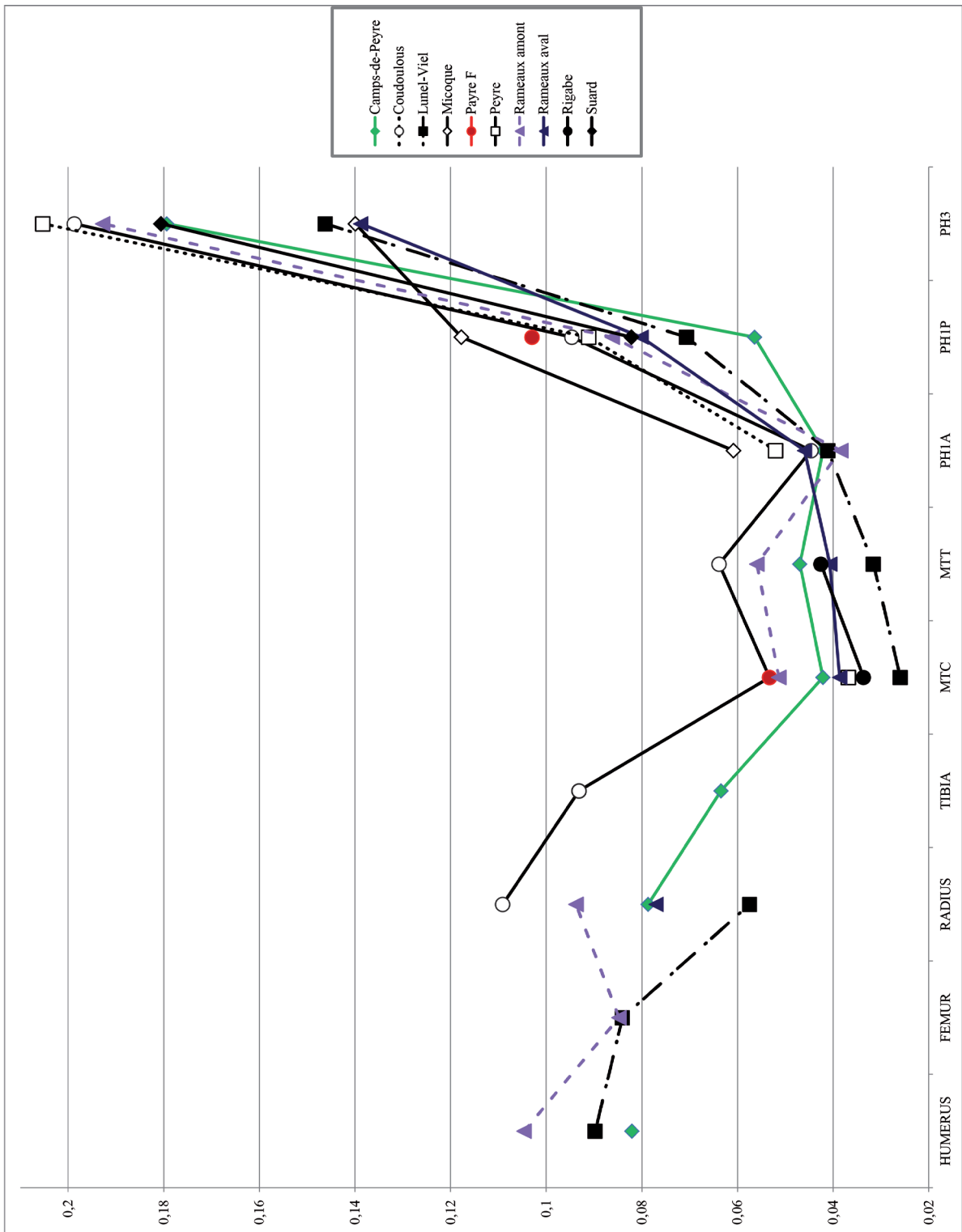


Figure 160 : Diagramme de Simpson comparant les segments des membres des chevaux de l'étude à une même référence : *Equus hemionus* (données : V. Eisenmann). La longueur moyenne de chacune des portions osseuses est considérée excepté pour les phalanges III où la largeur maximale moyenne a été prise en compte.



Le cheval de **Camp-de-peyre** présente des os longs relativement raccourcis couplés à une morphologie assez gracile et une phalange III élargie. Son âge est estimé du stade isotopique 12, très froid mais plus bref que le stade isotopique 6. L'étude de la microfaune suggère un climat froid, mais un environnement offrant des abris et une végétation arbustive (Marquet, 1993). La taille réduite des membres des chevaux confirme la rigueur du climat (Van Asperen, 2010 ; Van Asperen, 2012) nuancée par la gracilité des os. Celle-ci peut également indiquer un taux d'humidité très réduit (Eisenmann, 1984). Comme le suggère les études sédimentologiques et les observations anatomiques, le climat devait être assez instable et aller vers un refroidissement selon l'étude de la microfaune (Marquet, 1993 ; Guadelli et Prat, 1995). La largeur des phalanges III est très importante et mieux adaptée à un terrain mou.

Le site de **La Micoque** est daté du stade glaciaire 10 (Falguères et al., 1997). Les études sédimentaires montrent que le climat était froid et semi-aride, et le gisement traversé par un cours d'eau à régime contrasté. Les premières phalanges complètes retrouvées à La Micoque indiquent un cheval de grande taille et assez gracile. La troisième phalange retrouvée est assez étroite. La grande taille de ce cheval indique un environnement en mosaïque dominé par la steppe, assez riche en nourriture (Van Asperen, 2010). La gracilité des membres confirmerait la tendance sèche (Gromova, 1949 ; Eisenmann, 1984) du climat.

Peu de données paléoenvironnementales sont connues pour le gisement de **l'Igüe des Rameaux**. Le remplissage aurait eu lieu durant un stade interglaciaire (Rouzaud et al., 1990). Dans les deux ensembles les chevaux présentent des caractéristiques proches : une petite taille et des os épais. Néanmoins, des différences morphologiques restent perceptibles : les chevaux de la partie Amont sont un peu plus haut que ceux de la partie Aval, plus robustes et sont dotés d'une phalange III très élargie, en revanche dans la partie Aval, cet os est très étroit. La plus petite taille des membres des chevaux de la partie Aval peut être associée à un couvert forestier important (Bro-Jørgensen, 2008) et la largeur des phalanges III suggère un déplacement sur des terrains durs et donc peut-être, un développement limité de sol (humus ?) sur le substrat calcaire aux abords du site. Les chevaux de la partie Amont sont un peu plus grands, un peu plus épais suggérant un climat un peu plus froid, un peu plus humide et doté d'alternances saisonnières plus marquées que pour la partie Aval (Blackburn et al., 1999; Lindstedt et Boyce, 1985 ; Van Asperen, 2010). La largeur plus importante de la phalange III indique un déplacement sur des terrains plus mous et pourrait être mise en relation avec un couvert pédologique, voire des couvertures neigeuses plus développées que dans la partie Aval.



Les chevaux de la couche F de **Payre** ont des membres très élancés. Les chevaux du niveau D n'ont pas fourni suffisamment de données pour permettre une étude. Les niveaux G et F traduisent un environnement tempéré et humide avec une succession de milieux plutôt ouverts (niveau F) ou plutôt forestiers (niveau G) (Kalai et al., 2001 ; Moncel et al., 2008). Dans les territoires davantage inféodés aux climats continentaux comme en Europe centrale, la grande taille des chevaux est associée à l'augmentation des températures (Cramer, 2002) comme c'est probablement le cas à Payre. La grande taille du cheval de la couche F suggère un climat assez tempéré associé à un milieu plutôt ouvert et riche en ressources alimentaire et soumis à d'importantes variations saisonnières (Blackburn et al., 1999; Lindstedt et Boyce, 1985). La gracilité des membres peut être associée à une certaine sécheresse de l'environnement.

Les études antérieures (micro- et macro-faunes) menées dans le gisement de **Lunel-Viel** indiquent un climat tempéré et un environnement semi-ouvert durant l'accumulation de l'ensemble supérieur de la grotte I et peut-être plus fermé durant l'accumulation de l'ensemble inférieur (Fosse, 1994 ; 1996). Les chevaux de Lunel-Viel ont des membres très courts mais très épais, leur troisième phalange est très étroite. La petite taille des chevaux de Lunel-Viel est liée à l'importance du couvert forestier (Bro-Jørgensen, 2008). La grande robustesse des membres est très probablement une conséquence du taux d'humidité élevé de l'environnement de Lunel-Viel, situé à proximité du delta du Rhône. Les troisièmes phalanges des chevaux de Lunel-Viel sont très étroites et mieux adaptées aux terrains durs des affleurements calcaires miocènes autour du site qu'à la lagune formée par le cours du Rhône située à proximité.

Le paléoenvironnement du site de **Rigabe** est assez mal connu, mais le gisement se serait constitué durant un stade interglaciaire ou un interstadiaire relativement humide (Dessart, 2001). Le cheval de Rigabe est d'assez petite stature, mais assez gracile sur les métacarpiens III. Cette morphologie peut être associée à un couvert forestier assez important (Blackburn et al., 1999; Lindstedt et Boyce, 1985) et un climat sec (Gromova, 1949 ; Eisenmann, 1984). La petite taille du cheval de Rigabe pourrait indiquer également la sécheresse du climat et une consommation de plantes xérophytiques que l'on peut retrouver dans des zones méditerranéennes qui tendent à provoquer une diminution de la taille chez les équidés (Gromova, 1949 ; Sickenberg, 1962). La différence de gabarit entre les chevaux de Rigabe et de Lunel-Viel est ainsi liée à la proximité du Rhône qui influe sur le taux d'humidité dans ce second site.

Les couches 54 à 50 de l'Abri **Suard** se sont constituées sous un climat très froid et sec (Griggo, 1996) durant le stade isotopique 6. Les chevaux de Suard ont des membres assez longs



et robustes et leur troisième phalange est assez large. Sa morphologie rappelle le cheval de Coudoulous II : sa grande taille indique une alimentation riche et des alternances saisonnières importantes. Les membres robustes suggèrent un climat humide (Gromova, 1949 ; Eisenmann, 1984). La largeur de la phalange III suggère des déplacements sur des sols plutôt mous, peut-être enneigés.

L'étude des pollens provenant du gisement de **Pech de l'Azé II** a mis en évidence une alternance climatique complexe tout au long des couches 9 à 4 (cf. chapitre III-partie I-8-d) allant d'un climat relativement froid et sec au bas de la séquence à un climat de plus en plus tempéré et humide dans la couche 4 (Paquereau, 1969). Dans la couche 9, seule existe une phalange III : elle est très étroite par rapport au reste de notre échantillon et suggère un déplacement sur un sol dur. Les chevaux de la couche 4 ont fourni deux métatarsiens entiers assez allongés. Leur grande taille rappelle à la fois les chevaux de la couche F de Payre et ceux d'Europe centrale (Cramer, 2002) et pourrait suggérer qu'une augmentation de la taille accompagnait la hausse des températures dans certains environnements, peut-être soumis à un climat plus continental qu'océanique ?

A **Coudoulous II**, les os des membres des chevaux sont très allongés et très robustes. Les phalanges III sont très élargies. La couche 9 du site de Coudoulous s'est mise en place à la toute fin du stade isotopique 6 (Kervazo et al., 2008 ; Uzunidis, 2013) et a fait l'objet d'une étude micro-faunique complète permettant d'ajuster les informations environnementales obtenues à partir de la morphométrie des os des chevaux (Brugal et al., 2000 ; cf. chapitre III). La grande taille du cheval de Coudoulous II indiquerait un environnement ouvert et riche en ressources alimentaires de type paysage en mosaïque avec des steppes agrémentées de bosquets d'arbres (Van Asperen, 2010). Sa taille corporelle, associée à des os robustes, pourrait refléter l'existence d'alternances saisonnières très marquées (Blackburn et al., 1999; Lindstedt et Boyce, 1985), ainsi qu'un climat relativement humide cohérent avec la fin d'un stade glaciaire (Eisenmann, 1984). Enfin, la largeur des phalanges III du cheval de Coudoulous II indique un sol assez meuble peut-être en lien avec d'importantes chutes de neige.

Les études sur la petite et la grande faune (Vernet et al., 1983 ; Abed, 2012) associées aux études palynologique (Bazile et al., 1977 ; Farizier, 1981) du gisement de **Peyre** indiquent que le climat était probablement tempéré et relativement aride. Le paysage était probablement assez varié alliant forêts et prairies herbeuses. Le cheval de Peyre a des membres allongés et graciles. Comme dans les autres sites de stades interglaciaires : Payre (couche F) et Pech de l'Azé II c. 4, le



cheval de Peyre présente une taille importante pour un climat tempéré alors qu'on s'attendrait à ce que sa taille diminue suivant la loi de Bergmann. L'augmentation de la taille peut être associée à un environnement très riche en termes de ressources alimentaires et à des alternances saisonnières brutales au cours de l'année (Van Asperen, 2010). La gracilité des membres du cheval de Peyre confirmerait une certaine sécheresse du climat déjà évoquée avec la présence de taxons tels que *Pitymus duodecimcostatus* et *Hystrix* sp. (Abed, 2012). La largeur des phalanges III suggère que le sol sur lequel il se déplaçait était relativement mou.

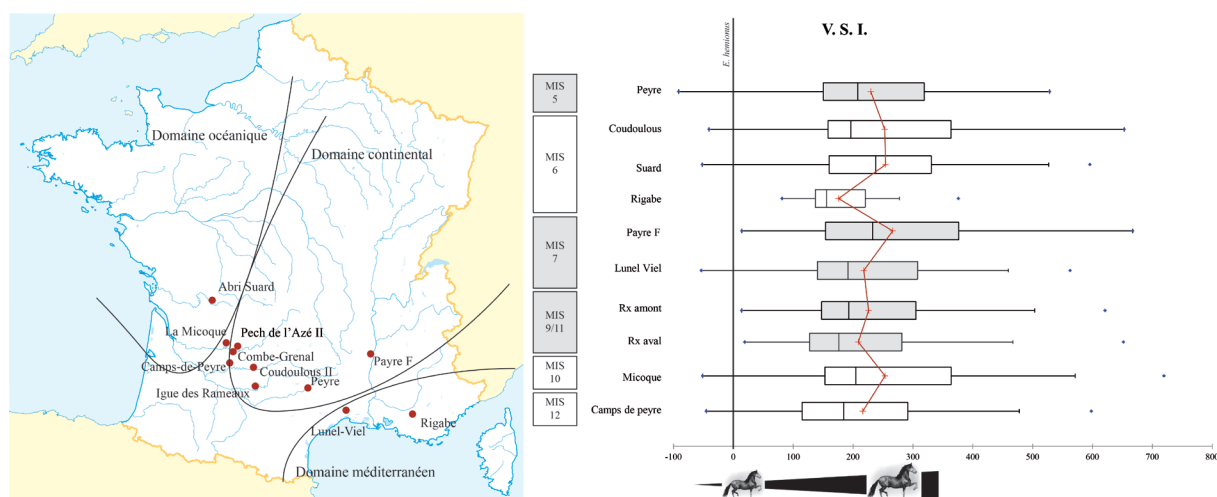


Figure 161 : Position géographique des gisements étudiés en fonction des domaines climatiques auxquels ils sont soumis et évolution de la taille des chevaux de ces gisements au cours du temps. Les individus sont mis à l'échelle en fonction d'*Equus hemionus* (data Eisenmann).

Des auteurs ont suggéré que la taille des chevaux reste relativement stable durant le Pléistocène moyen (Forsten, 1993) et diminue durant le Pléistocène supérieur avec une brusque accélération juste avant l'Holocène (Guthrie, 2003). A l'échelle des sites observés (Fig. 161), il ne semble en effet exister aucune tendance de taille variant chronologiquement. En revanche, le climat et la zone géographique ont eu une influence sur la taille des chevaux de l'étude. Parmi les chevaux des stades isotopiques froids, les chevaux de Camp-de-peyre ont une taille beaucoup plus réduite que ceux de La Micoque, Suard ou Coudoulous II. Il est possible que ce soit dû à un meilleur développement de la steppe à mammoths, riche en nutriment, après le stade isotopique 12 : aux stades 10 et 6 dans le Sud-Ouest de la France. En Angleterre, on retrouve un scénario inverse, avec des chevaux du stade isotopique 6 de taille très réduites par rapport à ceux des stades 10 et 8 (Van Asperen, 2010). Il est probable que malgré la vague de froid global



à cette période, les conditions soient restées plus clémentes à l'intérieur du continent plutôt que sur une île septentrionale. Les chevaux des stades isotopiques tempérés présentent des formes encore plus variées, allant de chevaux de très petite taille à Rigabe à des individus très imposants à Payre. De manière générale, les chevaux du Sud-Ouest et ceux de Payre se détachent clairement des autres chevaux du Sud-Est. Les équidés de Lunel-Viel et de Rigabe ont une taille plus réduite. Il est possible que les ressources alimentaires du domaine méditerranéen soient moins riches et diversifiées que celles des territoires plus continentaux ou océaniques ? Les chevaux de Payre c. F, contemporains de ceux de Rigabe et situés un peu plus au Nord présentent de grandes dimensions qui se réduisent légèrement au stade isotopique 5 avec Peyre. Les chevaux des stades isotopiques 9 ou 11 de l'Igüe des Rameaux présentent des dimensions moyennes : supérieures à celles des chevaux du Sud-Est mais inférieures à celles des chevaux des stades isotopiques 7 et 5. La couverture arborée devait être plus dense durant le stade isotopique 11/9 dans le Sud-Ouest de la France que dans les stades isotopiques 7 et 5 à Peyre et Payre et aurait contribué à sélectionner les chevaux les plus petits (Bro-Jørgensen, 2008).

Plusieurs auteurs observent que les chevaux de grande taille se retrouvent durant les stades froids et que leur taille se réduit durant les périodes plus tempérées (Van Asperen, 2010). Il faut noter cependant ici que les chevaux des stades tempérés peuvent présenter des dimensions similaires, voire supérieures à celles des chevaux des stades glaciaires comme c'est le cas en Europe centrale (Cramer, 2002). Il est alors possible que les chevaux des zones plus continentales se soient adaptés aux variations climatiques différemment des chevaux anglais soumis au climat océanique ou que les chevaux du Sud-Est de la France soumis au climat méditerranéen. La morphologie des chevaux est très plastique et s'adapte de façon variée à différents types de climat et d'environnement à une échelle régionale. Si leur squelette est capable de s'adapter aussi vite, nous avons montré que leur comportement alimentaire avait également beaucoup varié au cours du temps.

Notre travail démontre l'importance de la variabilité morphométrique des chevaux entre la fin du Pléistocène moyen au Pléistocène supérieur, avec une succession entre les espèces *mosbachensis* et *caballus*, et des variations paléoécologiques et environnementales. Plusieurs tendances adaptatives et biogéographiques ont été mises en évidence. Ces observations permettent des hypothèses qu'il sera nécessaire de conforter par l'examen de collections issues d'autres périodes et de gisements ouest-européens.





Image : Balcsika-d7fsx41.deviantart.com

III. Description anatomique et analyse paléontologique des populations de rhinocéros du Pléistocène moyen et de l'Eemien dans le Sud de la France.

Plusieurs espèces de rhinocéros ont vécu en Europe entre la fin du Pléistocène moyen et le début du Pléistocène supérieur : *Coelodonta antiquitatis*, *Stephanorhinus hemitoechus*, *Stephanorhinus kirchbergensis* et *Stephanorhinus hundsheimensis*. S'ils sont régulièrement représentés dans les gisements, ce n'est bien souvent que par quelques ossements épars. Les comparaisons entre gisements ou niveaux sont donc très limitées, et l'appréciation de la variabilité souvent impossible. Ainsi, l'évaluation et la prise en compte d'un dimorphisme sexuel (soupçonné pour les *Coelodonta* : Boeskorov, 2012) n'est pas possible en l'état actuel des connaissances.

Plusieurs séries fossiles européennes publiées ont été utilisées dans le cadre de comparaisons morphométriques (Tabl. 64). Le corpus de comparaison comprend des espèces réparties sur tout le Pléistocène et notamment le Pléistocène inférieur. Nous avons sélectionné des espèces très archaïques par rapport à notre ère d'étude car les rhinocéros de Lunel-Viel ont été comparés aux anciens taxons comme *S. etruscus* et de *S. hundsheimensis* mais aussi à des formes plus récentes comme *S. hemitoechus*. Ils ont été identifiés comme *S. etruscus* (Bonifay, 1973) avant d'être rapproché de *S. hemitoechus* (Guérin, 1980 ; Lacombat, 2003). De même, une large zone géographique (de l'Europe de l'ouest jusqu'à Tologoj en Russie) est concernée car Kahlke et Lacombat (2008) considèrent *Coelodonta antiquitatis praecursor* comme synonyme



de *C. tologijensis*. Les holotypes de chacun de ces taxons (*C. a. praecursor* : La Fage ; *C. tologijensis* : Tologoj) ont été pris en compte pour l'attribution spécifique des *Coelodonta* du Pléistocène moyen du corpus d'étude.

Site	MIS	Taxon	Données
Senèze	Pleist. Inf.	<i>S. etruscus</i>	Lacombat, 2003
Valdarno supérieur	Pleist. Inf.	<i>S. etruscus</i>	Mazza, 1988
Pietrafitta	Pleist. Inf.	<i>S. hundsheimensis</i>	Mazza <i>et al.</i> , 1993
Vallonnet	30	<i>S. hundsheimensis</i>	Lacombat, 2003
Soleilhac	17	<i>S. hundsheimensis</i>	Lacombat, 2003
Isernia	15	<i>S. hundsheimensis</i>	Lacombat, 2003
Caune de l'Arago	13	<i>S. hemitoechus</i>	Lacombat, 2003
Tologoj	Pleist. Moy.	<i>C. tologijensis</i>	Vangengejm <i>et al.</i> , 1966
Bad Frankenhausen	12	<i>C. tologijensis</i>	Kahlke et Lacombat, 2008
Vergranne	11/9	<i>S. kirchbergensis</i>	Guérin, 1983a
Ornac III	8	<i>S. hemitoechus</i>	Lacombat, 2003
La Fage	8	<i>C. a. praecursor</i> / <i>S. hemitoechus</i> / <i>S. kirchbergensis</i>	Guérin, 1973
Ehringsdorf	7	<i>S. kirchbergensis</i>	Kahlke, 1975
Grotte de Mars	6	<i>S. hemitoechus</i>	Lacombat, 2003
Romain-la-Roche	6	<i>C. a. praecursor</i>	Guérin, 2010
Taubach	5	<i>S. kirchbergensis</i>	Kahlke, 1977
Santenay	5	<i>S. kirchbergensis</i>	Lacombat, 2003
Villavieja	5	<i>S. hemitoechus</i>	Cerdeno, 1990
Pinilla del Valle (Grotte de Camino)	5	<i>S. hemitoechus</i>	Alferez et Inigo, 1990
Cova del Gegant	5/4	<i>S. hemitoechus</i>	Cerdeno, 1990
Grotte du Prince	4	<i>S. hemitoechus</i> / <i>S. kirchbergensis</i>	Lacombat, 2003
Grotte de l'Observatoire	3	<i>S. hemitoechus</i>	Lacombat, 2003
Camiac	3	<i>C. a. antiquitatis</i>	Guadelli, 1987
Jaurens	3	<i>C. a. antiquitatis</i>	Guérin, 1983b

Tableau 64 : Inventaires des gisements de référence de *Coelodonta* et *Stephanorhinus* utilisés dans le cadre de cette étude.

Comme pour les autres taxons étudiés, nous n'avons pris en compte que les os suffisamment complets pour comporter des critères morphométriques significatifs (**Tabl. 65**). Plusieurs os ont été exclus de l'étude : les scapula (souvent représentées par des fragments inexploitable), les pisiformes et les cunéiformes. Ces derniers n'existent que dans le site de Coudoulous II c.9, empêchant les comparaisons avec le reste du corpus.



Taxon	Site	Crane	Dents supérieures	Dents inférieures	Humérus	Radius	Ulna	Carpéens	Métacarpiens II	Métacarpiens III	Métacarpiens IV	Fémur	Tibia	Tarsiens	Métatarsiens II	Métatarsiens III	Métatarsien IV	Total
<i>Coelodonta</i>	Igüe des Rameaux	1	18	22	1													42
	Suard				3	8	6	11	5	3	4	2	8	6				56
	Coudoulous II c.9		7	10				17	2	3	2			7	4	5	2	59
	Pech de l'Azé II c.6 à 4		2	3				1										6
	Peyre		4					2					2	1				9
	Total	1	31	35	4	8	6	31	7	6	6	2	10	14	4	5	2	172
<i>S. hemitoechus</i>	Lunel-Viel I-IV		16	4	1	2	3	1	3	2	1	4	3	14	3	2	2	61
	Rigabe		2															2
	Total		18	4	1	2	3	1	3	2	1	4	3	14	3	2	2	63
<i>S. kirchbergensis</i>	Lunel-Viel V													1				1
	Pech de l'Azé II c.9 à 7		19	28			1	4						1				53
	Coudoulous II c.9		1						2									3
	Total		20	28			1	4	2					2				57
	Total rhinocéros	1	69	67	5	10	10	36	12	8	7	6	13	30	7	7	4	292

Tableau 65 : Inventaire complet des ossements de rhinocéros étudiés par sites, taxons et os.



1. Crâne.

Un seul crâne de rhinocéros suffisamment complet a permis une étude métrique et morphologique. Il provient de la partie amont de l'Igue des Rameaux (n°17) et est très fragmenté, ce qui limite les observations et le nombre de mesures possibles. Il présente des caractères morphologiques le rapportant aux *Coelodonta* (Guérin, 1980 ; 2010 ; Antoine, 2002) : la cloison nasale est complètement ossifiée et porte les deux insertions pour les cornes. L'arcade zygomatique est basse et dépourvue de processus post-orbitaire. Le chignon occipital est très développé, s'étendant au-delà des condyles occipitaux. Les apophyses post-glénoïde et post-tympanique ferment le pseudo-méat auditif par le dessous. L'importance de la valeur de l'angle (Tabl. 66) pris entre la base du crâne et la crête occipitale suggère un port de la tête relativement haut, similaire au rhinocéros de Bad Frankenhausen.

Site	1. Largeur aux apophyses mastoïdes	2. Largeur du trou occipital	3. Largeur sur l'extérieur des condyles	4. Largeur du Chignon	5. Largeur arrière-crâne niveau constriction	6. Angle du chignon occipital par rapport à la base du crâne
Rameaux	246	58,96	148	195	128	112
Bad Frankenhausen	256	57,5	154	184	124,7	110
La Fage	248	65	150			
Romain la Roche	254,5	64,5	147	198	118	
Jaurens	257,5	54	152,5	194	123	

Tableau 66 : Mesures prises sur le crâne de rhinocéros de l'Igue des Rameaux comparées à plusieurs rhinocéros européens du Pléistocène moyen et supérieur.

D'un point de vue métrique (Fig. 162), le crâne de l'Igue des Rameaux est globalement très étroit : ses valeurs au niveau des apophyses mastoïdes et des condyles sont assez faibles. Chez les *Coelodonta* du Pléistocène supérieur, le crâne tend à être plus large au niveau des apophyses (Kahlke et Lacombat, 2008). L'arrière-crâne, en particulier, le chignon et au niveau de la constriction est, en revanche, comparativement très développé. Ses proportions sont assez proches de celles du rhinocéros de Romain-la-Roche attribué à *C. a. praecursor*. Celui de Bad Frankenhausen est globalement plus large excepté au niveau du chignon comme c'est souvent le cas chez les rhinocéros du Pléistocène inférieur et du début du Pléistocène moyen (Qiu et al, 2004 ; Deng, 2006 ; Kahlke et Lacombat, 2008).



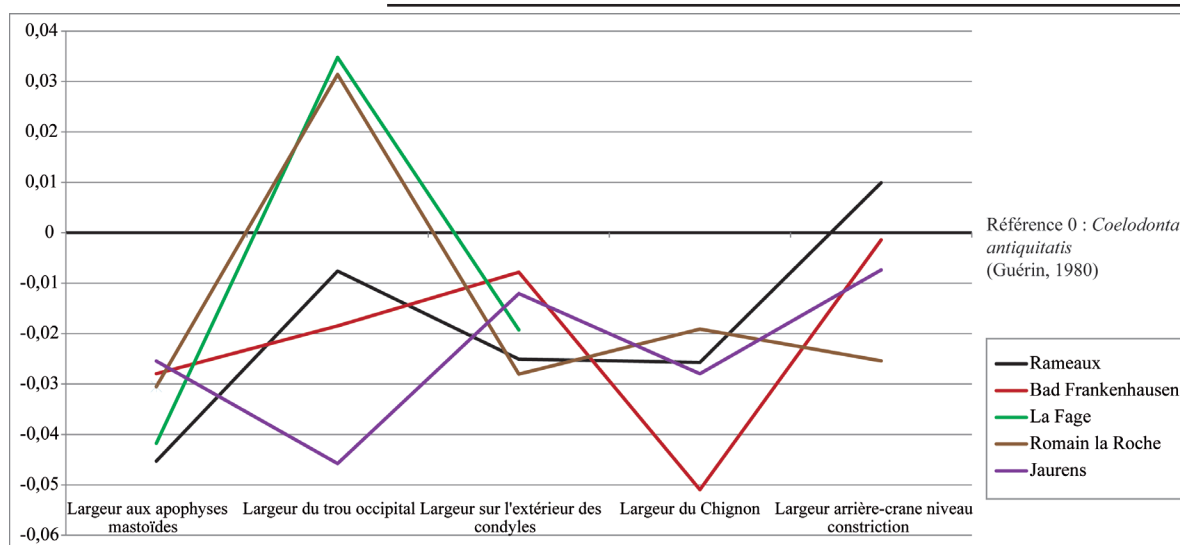


Figure 162 : Diagramme de Simpson comparant des mesures crâniennes de *Coelodonta* européens du Pléistocène moyen et supérieur. La référence 0 correspond aux mesures de *C. antiquitatis* (Guérin, 1980).

Le crâne de l'Igüe des Rameaux (**Fig. 163**) présente un mélange de caractères que l'on retrouve à la fois à Bad Frankenhausen (attribué à *C. tologojiensis*) et dans le Pléistocène français. Ainsi son port de tête devait être relativement haut, similaire au rhinocéros allemand. Par contre le crâne est étroit au niveau des mastoïdes et des condyles comme à Romain-la-Roche et pour les rhinocéros du Pléistocène supérieur. Avec ce mélange de caractères récents (étroitesse du crâne) et archaïques (angle ouvert de la crête occipitale à la base du crâne), le crâne des Rameaux et ceux de La Fage et de Romain-la-Roche font la transition entre les *Coelodonta* au crâne large et court du Pléistocène inférieur et du début du moyen (Bad Frankenhausen) et les véritables *C. antiquitatis* du Pléistocène supérieur.



Figure 163 : Vue latérale du crâne et de la mandibule du *Coelodonta* du l'Igüe des Rameaux-Amont monté sur socle. Echelle non disponible. Photo J.-Ph. Brugal



2. Dents supérieures.

Nous avons étudié trente et une dents supérieures attribuées à *Coelodonta*, dix-huit à *S. hemitoechus* et vingt à *S. kirchbergensis* (Tabl. 67).

COELODONTA				HEMITOECHUS				KIRCHBERGENSIS						
Site	Rang	Gauche	Droite	Total	Site	Rang	Gauche	Droite	Total	Site	Rang	Gauche	Droite	Total
Rameaux	P3 sup	1	1	2	Lunel-Viel	D1 sup	1		1	Pech de l'Azé II c.9 à 7	D3 sup	1		1
	P4 sup	3	1	4		D2 sup	1	2	3		P1 sup		1	1
	M1 sup	2	1	3		D3 sup	2	3	5		P2 sup	1		1
	M2 sup	3	2	5		D4 sup	4	2	6		P3 sup	4	2	6
	M3 sup	2	2	4		P1 sup	1		1		P4 sup	1		1
TOTAL RAMEAUX		11	7	18	TOTAL LUNEL-VIEL		9	7	16	TOTAL P. DE L'AZE		14	5	19
Coudoulous II c.9	P2 sup	1	2	3	Rigabe	P4 sup		1	1	Coudoulous II c.9	M3 sup	1		1
	P4 sup		1	1		M3 sup	1	1	2	TOTAL COUDOULOUS		1		1
	M1 sup		1	1		TOTAL RIGABE		2	2	TOTAL STEPHANORHINUS		15		5
	M2 sup		1	1	TOTAL HEMITOECHUS		9	9	18	TOTAL RHINOCEROS		41		28
TOTAL COUDOULOUS		1	6	7										
Pech de l'Azé II c.6 à 4	P2 sup	1		1										
	P3 sup	1		1										
TOTAL P. DE L'AZE		2		2										
Peyre	D1 sup		1	1										
	D2 sup		1	1										
	D3 sup		1	1										
	M2 sup			1	1									
TOTAL PEYRE		3	1	4										
TOTAL COELODONTA		17	14	31										

Tableau 67 : Inventaire des dents supérieures des *Coelodonta*, *S. hemitoechus* et *S. kirchbergensis* étudiées.

a) Les dents déciduales supérieures.

- *Coelodonta*.

Les trois dents déciduales supérieures (1 D1, 1 D2 et 1 D3) de *Coelodonta* étudiées proviennent toutes du site de Peyre. L'émail de ces dents est toujours très chagriné, la crista et le crochet sont toujours présents tandis que l'anticrochet est toujours absent. Ces observations sont cohérentes avec celles de Guérin (2010). La médifossette est ouverte sur la D1 et la D3 et fermée sur la D2 alors qu'elle est plus régulièrement fermée selon les observations de Guérin (2010). L'étranglement du protocône n'est jamais présent.

D'un point de vue métrique, les dents de Peyre (cf. annexe p. 185 ; Fig. 164) ont des dimensions comparables à celles de *C. tologojiensis* de Tologoj et de *C. antiquitatis* de Jaurens et Camiac ; elles ont une taille beaucoup plus importante que les *C. a. praecursor* de Romain-la-Roche. Les proportions des déciduales de Peyre sont très proches de celles de Jaurens excepté au



niveau de la longueur de la DP3 particulièrement réduite à Peyre en comparaison.

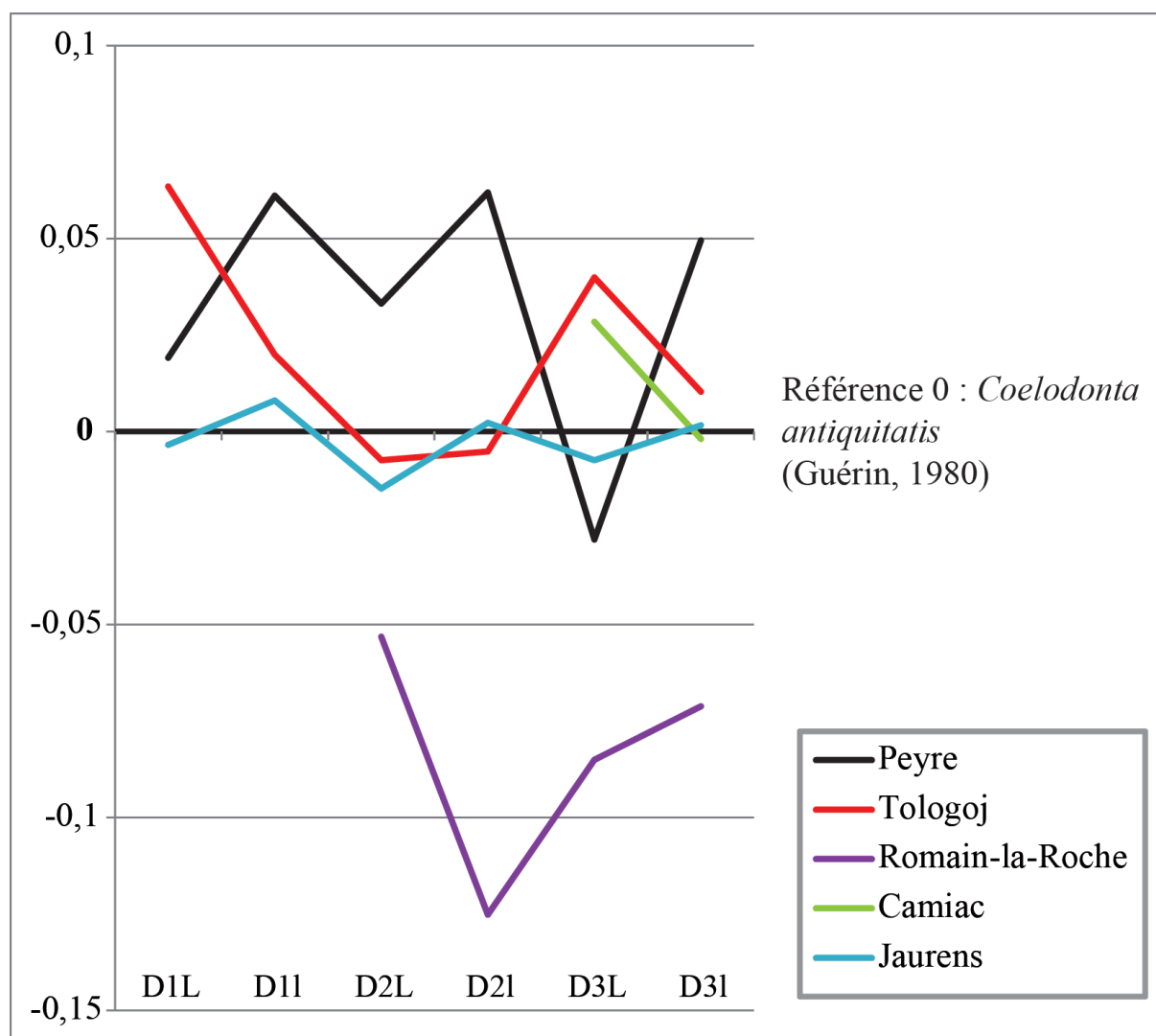


Figure 164 : Diagramme de Simpson comparant des dents déciduales supérieures de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980).

- ***Stephanorhinus hemitoechus*.**

Toutes les dents déciduales supérieures attribuées à *S. hemitoechus* proviennent du site de Lunel-Viel I.

Sur l'unique D1, l'émail est assez lisse. La crista est absente comme sur 40% des D1 de l'Arago (Lacombat, 2003). Le crochet est présent et simple, l'anticrochet absent, la médifossette ouverte de façon inhabituelle par rapport à l'Arago. Le protocône est étranglé à l'inverse de ce qui est observé à l'Arago. Une colonnette très réduite apparaît sur la face linguale entre les lobes. Le



profil des ectolophes est légèrement ondulé. L'indice d'hypsodontie moyen de cette dent est égal à 85.

Trois D2 ont été observées. La crista et le crochet sont toujours présents, l'un d'eux est digité. L'anticrochet est toujours présent alors que Lacomat (2003) ne l'observe jamais. La médifossette est fermée sur deux des dents et ouverte sur la dernière et le protocône est toujours isolé. Comme pour les D2, le profil de l'ectolophe est assez doux et une petite colonnette apparaît sur la face linguale. L'indice d'hypsodontie moyen de ces dents est égal à 78,8 (min : 75,8 ; max : 81,8), très proche de celui calculé par C. Guérin (1980 ; 2010) pour *S. hemitoechus* : m=80,9 (min : 76,3 ; max : 87,1)

Pour les cinq D3 étudiées, l'émail est très lisse. La crista est toujours présente et simple ; le crochet est toujours présent et digité dans deux cas sur cinq. L'anticrochet est présent sur trois dents sur cinq. La médifossette est ouverte sur trois dents sur cinq. L'étranglement du protocône est toujours visible. Sur la face vestibulaire, le pli du paracône est presque toujours très exprimé (4 dents sur 5). Comme pour les D1 et les D2, une petite colonnette est visible sur la face linguale. L'indice d'hypsodontie moyen des D3 est égal à 84,2 (min : 81,5 ; max : 89,6) et se rapproche de celui de Guérin (1980 ; 2010) pour *S. hemitoechus* : m=79,2 (min : 71,1 ; max : 83).

Pour les six D4 observées, l'émail est toujours très lisse, le crochet est toujours présent (deux sont digités). La crista est presque toujours absente (5 dents sur 6) et l'anticrochet est présent sur 4 des 6 dents. La médifossette est plus souvent ouverte que fermée (4 dents sur 6). Le protocône est toujours isolé. Le profil des ectolophes est assez régulier. L'indice d'hypsodontie moyen des D4 est égal à 91,9 (min : 79,5 ; max : 100) et dépasse l'indice moyen calculé par Guérin (1980 ; 2010) pour *S. hemitoechus* : m=81,9 (min : 74,4 ; max : 89,6).

Les dimensions des dents déciduales supérieures ne semblent pas séparer efficacement les différents *Stephanorhinus* (cf. annexe p. 185 ; **Fig. 165**). Les D1 et D2 du *S. hundsheimensis* du Vallonet sont proportionnellement plus grosses que chez les autres taxons alors que les dimensions des D3 et D4 sont comparativement plus réduites. A Senèze (*S. etruscus*), les D1 sont très courtes, les D2 étroites, les D3 globalement réduites et les D4 plus développées. Les proportions des dents déciduales supérieures de Lunel-Viel sont plus proches des *S. hemitoechus* de l'Arago. Leurs dimensions sont généralement un peu plus importantes.



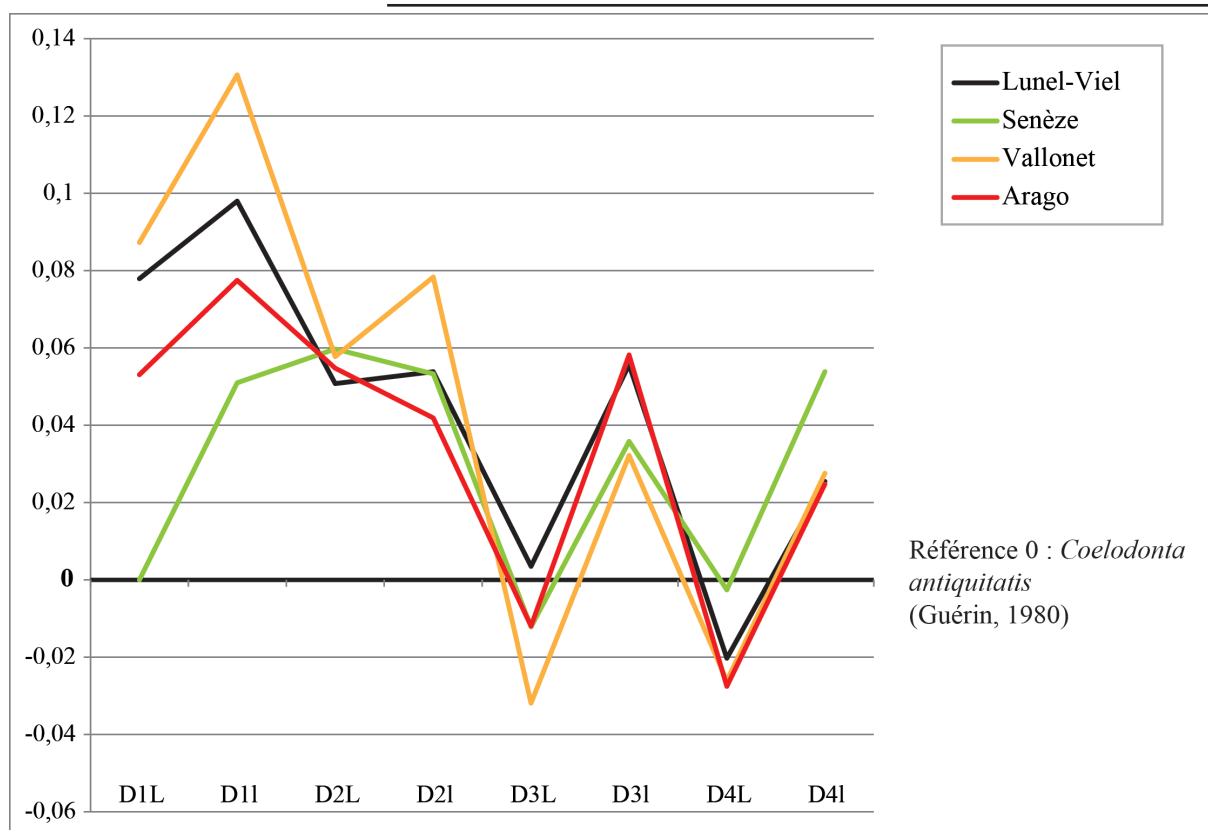


Figure 165 : Diagramme de Simpson comparant des dents déciduales supérieures de *Stephanorhinus* du Pléistocène inférieur et moyen. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980).

- ***Stephanorhinus kirchbergensis*.**

Une seule dent déciduale attribuée à *S. kirchbergensis* a été étudiée. Il s'agit d'une D3 supérieure provenant de Pech de l'Azé II c. 9 à 7. Elle est très fragmentée, ce qui a limité les mesures et les observations morphologiques. L'émail est très lisse et l'ectolophe est « émoussé » en raison du paracône peu saillant. La médifossette est fermée, le protocône non isolé et non étranglé comme l'observe régulièrement C. Guérin (1980).



b) *Les dents définitives supérieures.*

- ***Coelodonta.***

Nous avons observé quatre P2 supérieures de *Coelodonta* provenant de Coudoulous II c. 9 (n=3) et de Pech de l'Azé II c. 6 à 4 (n=1). L'ectolophe est toujours très ongulé et l'émail chagriné. La médifossette est toujours fermée. Le protocône est isolé sur trois des dents (Coudoulous II c. 9 : n°770, 872 ; Peyre : n°573). Antoine (2002) note qu'en règle générale, le protocône est toujours séparé de l'hypocône. C'est le cas sur deux dents de Coudoulous II (n°770 ; 872) où il est distinct par un hiatus du protolophe, mais sur la dent de Peyre, ces deux portions sont jointes.

Trois P3 supérieures proviennent de l'Igüe des Rameaux-Amont (n = 2) et de Pech de l'Azé II c. 6 à 4 (n=1). Leur émail est toujours très chagriné. Les ondulations de l'ectolophe sont très marquées sur une des dents (Rameaux : n°53) tandis que sur la seconde elles sont beaucoup plus faibles (Rameaux : n° 530) en raison de la faible expression du paracône. Une de ces dents (Rameaux : n°53) ne présente ni crista, ni crochet ni anticrochet à l'inverse de la dent n°530 (Rameaux) où ces portions sont toujours bien dessinées et simples. La médifossette est fermée sur deux dents sur trois (Rameaux : n°530 ; Pech de l'Azé II c. 6 à 4 : n°237). Le protocône n'est jamais isolé et jamais étranglé.

Nous disposons de cinq P4 supérieures, découvertes à Coudoulous II c. 9 (n=1) et de l'Igüe des Rameaux-Amont (n=4). Leur émail est toujours très chagriné. L'ectolophe est anguleux sur deux des dents (Coudoulous II : n°1072 ; Rameaux : n°113) et légèrement ondulé sur les autres (Rameaux : n°103, 39, 17) sur lesquels le paracône est peu exprimé. La crista et le crochet sont toujours présents. L'anticrochet n'apparaît pas sur la dent de Coudoulous mais figure toujours à l'Igüe des Rameaux. La médifossette est ouverte à Coudoulous II et toujours fermée aux Rameaux. Le protocône est isolé sur deux dents (Coudoulous II c.9 : n°1072 ; Rameaux : n°17) et il n'est jamais étranglé. Enfin, il n'est jamais séparé de l'hypocône comme l'observe Antoine (2002).

Nous avons observé quatre M1 supérieures de Coudoulous II c. 9 (n=1) et de l'Igüe des Rameaux (n=3). L'émail est toujours très chagriné. L'ectolophe est angulé sur deux dents (Cou-



doulous II c. 9 : n°837 ; Rameaux : n°112) et émoussé en raison de la faiblesse du paracône sur les deux autres (Rameaux : n° ? et 47). La crista est présente dans 50% des cas (Rameaux : n°112, 47), le crochet est absent sur une P4 (Rameaux : n° ?), exprimée sur les trois autres, il est toujours simple. L'anticrochet est présent sur 50% des dents. La médifossette est toujours fermée sur les P4 des Rameaux et ouverte à Coudoulous II c. 9. Le protocône n'est jamais isolé et n'est étranglé que sur une seule dent (Rameaux : n°112). L'hypocône est toujours bien individualisé.

Notre corpus comprend sept M2 supérieures de *Coelodonta* provenant de Coudoulous II c. 9 (n=1), de Peyre (n=1) et de l'Igue des Rameaux-Amont (n=5). L'émail est toujours très chagriné et le dessin de l'ectolophe toujours très anguleux. La crista et le crochet sont toujours simples et présents. L'anticrochet est exprimé à l'Igue des Rameaux mais pas à Peyre et à Coudoulous II c. 9. La médifossette est fermée sauf sur deux dents (Rameaux : n°77, ?). Le protocône n'est jamais isolé, parfois étranglé (Peyre : n° ? ; Rameaux : n°111, 77). L'hypocône s'exprime bien sur trois dents (Peyre : n° ? ; Rameaux : n°111, ?).

Cinq M3 supérieures proviennent de Coudoulous II c. 9 (n=1) et de l'Igue des Rameaux (n=4). L'émail est toujours très chagriné et leur fût est toujours très triangulaire. Le profil de l'ectolophe est toujours très accidenté avec notamment un paracône très exprimé. La crista est présente sur les deux dents permettant cette observation (Rameaux : n°34 et 17) ainsi que le crochet sur les trois dents assez intactes (Rameaux : n°19, 34 et 17). L'anticrochet est absent sur les dents 19 et 34 des Rameaux mais exprimé sur les deux M3 correspondant au crâne de ce site (n°17). La médifossette est toujours fermée. Le protocône n'est jamais isolé et jamais étranglé. Un indice d'hypsodontie a pu être calculé sur la M3 de Coudoulous II, suffisamment peu usée. Il est égal à 122 et entre uniquement dans la variabilité de *Coelodonta antiquitatis* calculée par C. Guérin (1980 ; 2010) : m=109,6 (min : 86,8 ; max : 125,3).

D'un point de vue métrique (cf. annexe p. 186 à 187 ; **Fig. 166**), les moyennes des différents *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur ne sont pas très éloignées de la référence zéro. Leurs dimensions semblent relativement homogènes au cours du temps. *C. tologijensis* auraient des dents globalement plus courtes et étroites comme les rhinocéros de l'Igue des Rameaux du Pléistocène moyen et ceux de Jaurens du Pléistocène supérieur. A l'inverse les dents définitives supérieures du *C. a. antiquitatis* de Camiac ont une taille très importante. Les indivi-



des du Pléistocène moyen de La Fage, Romain-la-Roche, Coudouous II, Pech de l'Azé II c. 6 et du Pléistocène supérieur de Peyre se placent entre ces deux extrêmes.

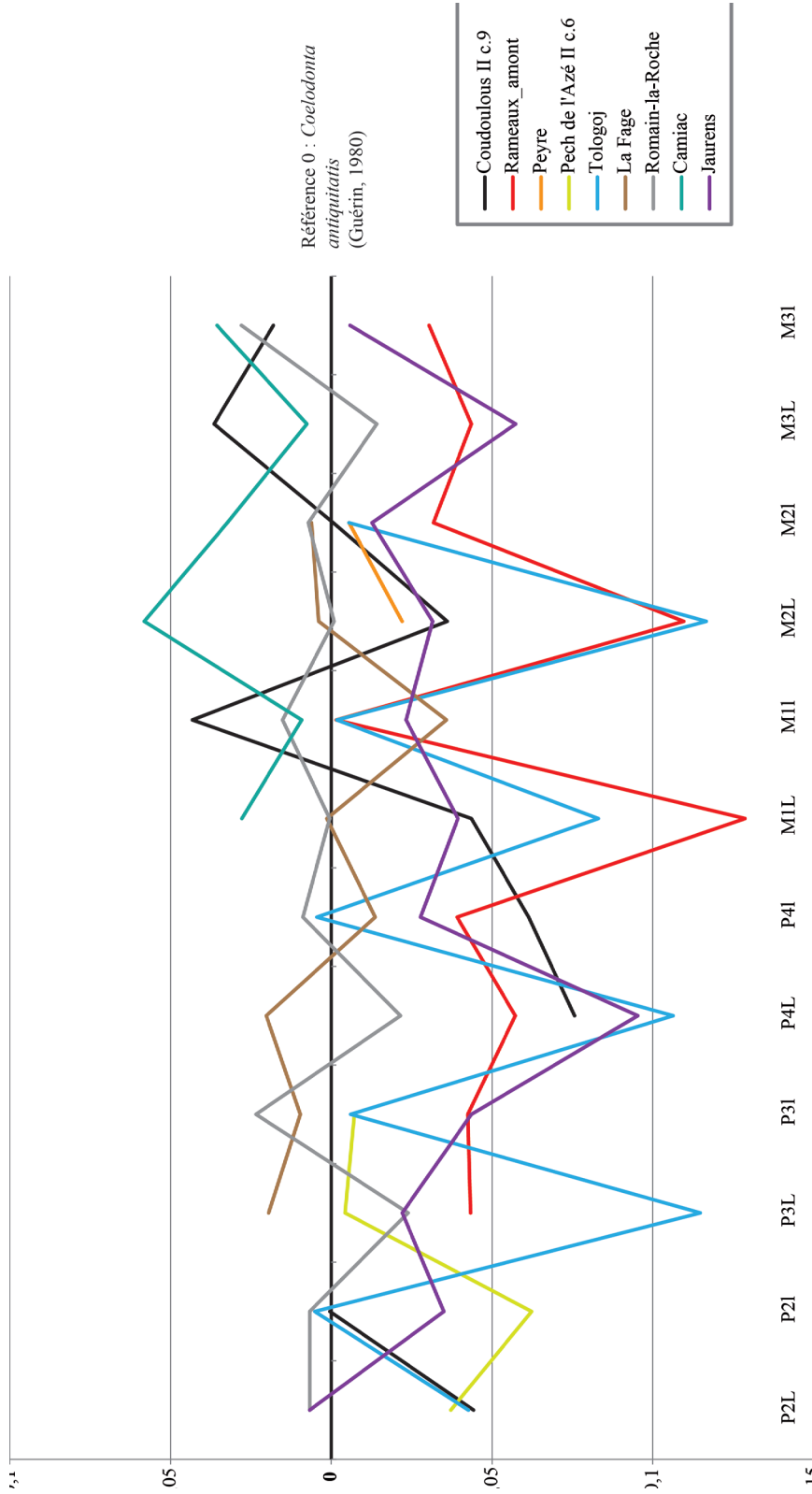


Figure 166 : Diagramme de Simpson comparant des dents définitives supérieures de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980).



- ***Stephanorhinus hemitoechus*.**

Seules trois dents définitives supérieures attribuées à *S. hemitoechus* ont pu être observées : une P4 et une M3 de Rigabe et une P1 de Lunel-Viel.

Les P1 sont très rares pour ce taxon. C. Guérin n'en a observé qu'à deux occasions : à la grotte Castillo (Espagne) et au Gîte des Moulins à Monaco (Guérin, 1980 ; Tsoukala et Guérin, 2016). Celle de Lunel-Viel a un émail lisse, l'ectolophe assez plat (paracône peu saillant). La crista, le crochet et l'anticrochet sont présents. La médifossette est fermée et le protocône est étranglé. Ses dimensions sont très réduites : DMD (collet) : 20,6 mm et DVL (collet) : 18,8 mm.

L'émail de la P4 est assez lisse. Le crochet est présent et simple, la crista présente et double. L'anticrochet est absent et la médifossette est fermée. Le protocône n'est pas étranglé et le cingulum mésial est fort. Ces caractéristiques morphologiques sont cohérentes avec les observations de Lacombat (2003) à la Caune de l'Arago.

Comme pour la P4, la M3 a un émail très lisse. Le crochet est présent et double et la crista présente et simple. L'anticrochet est absent et la médifossette ouverte. Le protocône n'est pas étranglé. Le cingulum mésial est très fort et oblique ; les autres cingulum sont absents. Cette dent est morphologiquement très proche du type de Barma Grande (Lacombat, 2003).

D'un point de vue métrique (cf. annexe p. 188 ; **Fig. 167**), les *Stephanorhinus hundsheimensis* du Vallonet ont une M3 plus quadratique et une P4 beaucoup plus étroite que sur les *S. hemitoechus*. Chez les *S. etruscus* de Senèze, la P4 présente les mêmes proportions tandis que la M3 est comparativement beaucoup plus large que chez *S. hemitoechus*. La P4 et la M3 de Rigabe se rapprochent surtout des dents de l'Arago ; leurs dimensions sont néanmoins beaucoup plus réduites.



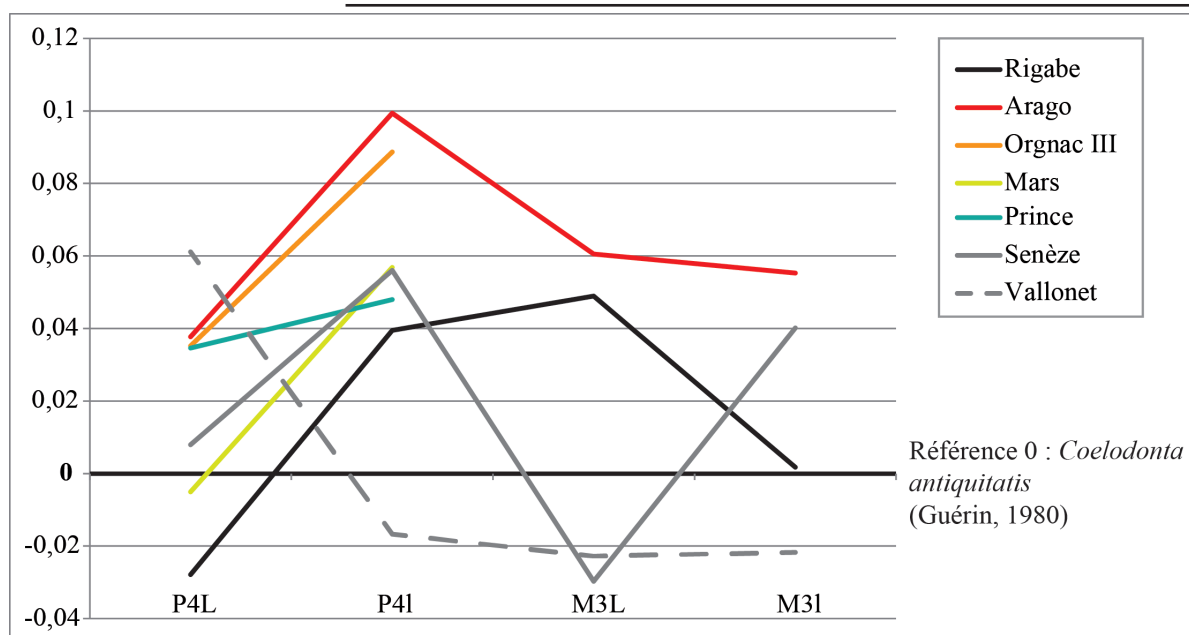


Figure 167 : Diagramme de Simpson comparant des dents définitives supérieures de *Stephanorhinus etruscus*, *S. hundsheimensis* et *S. hemitoechus* du Pléistocène inférieur, moyen et supérieur. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980).

- ***Stephanorhinus kirchbergensis*.**

Presque toutes les dents supérieures définitives attribuées à *S. kirchbergensis* proviennent des couches 9 à 7 de Pech de l'Azé II. Une d'entre elles (M3) a, néanmoins, été retrouvée à Cou-doulous II c. 9.

Comme *S. hemitoechus*, *S. kirchbergensis* ne possède normalement pas de première prémolaire (Guérin, 1980 ; Tong, 2012 ; Handa et Pandolfi, 2016). Une très petite prémolaire à l'ectoloppe assez plat et à l'émail lisse provenant de la couche 8 de Pech de l'Azé II où seul *S. kirchbergensis* a été reconnu correspondrait à une prémolaire supérieure (DMD collet : 21,72 ; DVL collet : 19,24). Leur présence n'a pas encore été documentée chez les *Stephanorhinus kirchbergensis* du Pléistocène moyen et supérieur.

Une seule P2 supérieure de *S. kirchbergensis* a été étudiée. La crista et le crochet sont présents, ce dernier est digité. L'anticrochet est absent. La médifossette est fermée. Le protocône n'est ni isolé ni étranglé. L'émail est très lisse. Cette dent est très semblable à celle retrouvée à la grotte du Prince (Lacombat, 2003).



Six P3 provenant de Pech de l'Azé II ont été observées. Leur émail est toujours très lisse et l'ectolophe toujours assez plat puisque le paracône n'est jamais très exprimé. La crista est présente (2 dents permettant l'observation), tout comme le crochet (3 dents permettant l'observation) alors que l'anticrochet n'est pas exprimé (2 dents permettant l'observation). La médifossette est ouverte pour quatre dents sur cinq. Le protocône est toujours étranglé.

Une seule P4 a été étudiée. Comme les P3, l'émail est lisse et le dessin de l'ectolophe est très peu ondulé. La crista et le crochet sont présents et l'anticrochet absent. La médifossette est ouverte. Le protocône n'est pas étranglé.

Pour les trois M1 supérieures observées, l'émail est très lisse et l'ectolophe légèrement ondulé. L'une des dents porte une crista et pas la seconde (inobservable sur la troisième). Le crochet est toujours présent et l'anticrochet toujours absent. La médifossette est fermée sur deux dents sur trois. L'étranglement du protocône est absent.

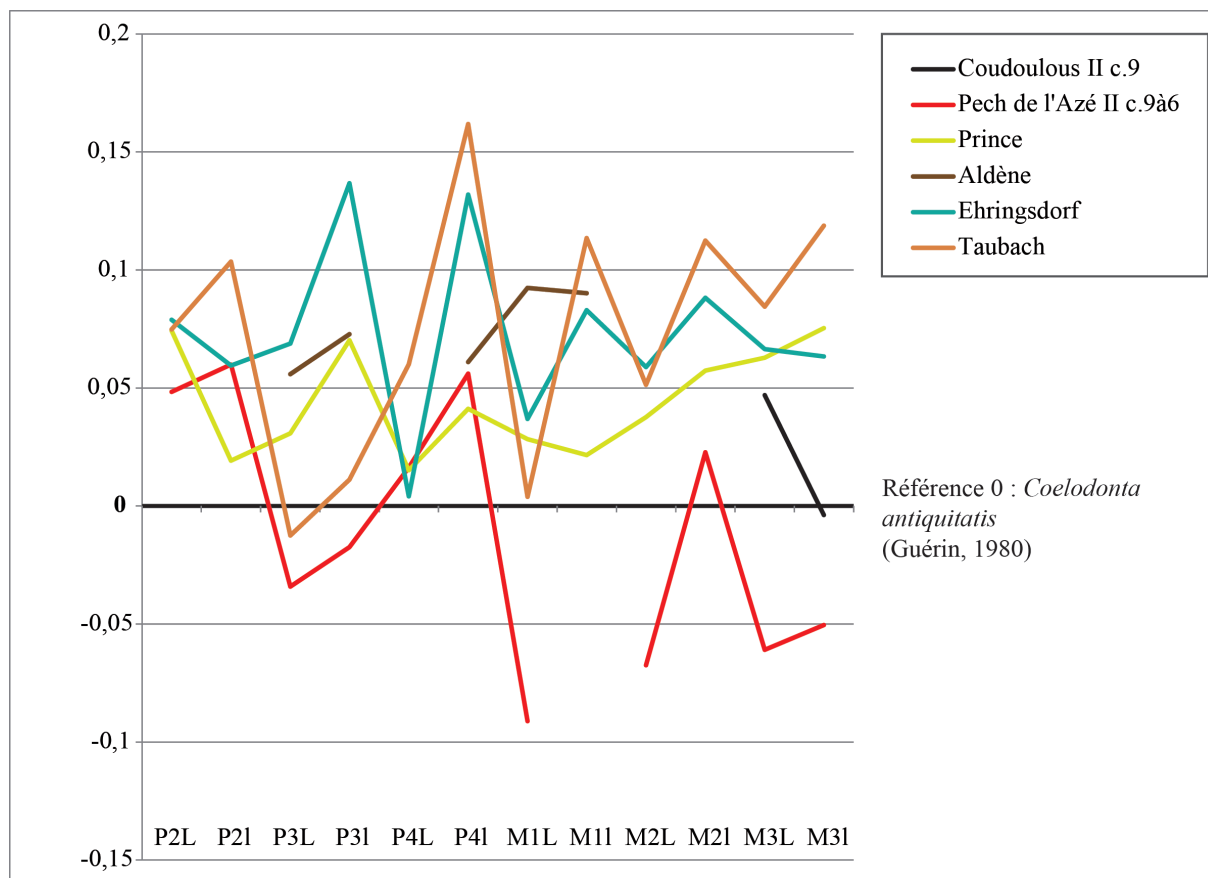
Quatre M2 supérieures ont pu être étudiées. Comme pour les dents précédentes, l'émail est lisse et l'ectolophe assez plat. La crista est toujours présente tout comme le crochet qui est digité sur une dent. L'anticrochet n'est jamais exprimé. La médifossette est toujours ouverte. Le protocône est étranglé dans deux cas sur quatre.

Les trois M3 supérieures proviennent de Pech de l'Azé II c. 9 à 7 (n=2) et de Coudoulous II c. 9 (n=1). Leur émail est lisse et l'ectolophe est faiblement convexe et très émoussé comme sur les M1 et M2. Leur fût est toujours triangulaire. Des stylii verticaux occupent la vallée médiale sur la face linguale de la dent de Coudoulous II. Celle-ci n'est pas assez usée pour permettre plus d'observations morphologiques. A Pech de l'Azé II, la crista et le crochet sont toujours présents. L'anticrochet est présent sur la dent n°488 et absent sur la dent n°278. La médifossette est ouverte et le protocône n'est pas étranglé. L'indice d'hypsodontie de la M3 de Coudoulous II c.9 est égal à 95, elle est donc beaucoup plus basse que la M3 attribuée à *Coelodonta* retrouvée également à Coudoulous II.

Comme pour les autres taxons de rhinocéros, il semble exister peu de variabilité métrique au niveau des dents des *S. kirchbergensis* (cf. annexe p. 189 ; **Fig. 168**). La M3 de Coudoulous II semble particulièrement étroite par rapport aux autres populations. Les molaires des



rhinocéros de Pech de l'Azé II, dont la population est la plus ancienne, ont des dimensions très réduites.



3. Dents inférieures.

Les dents inférieures (n= 62) étudiées ont pu être rapportées à *Coelodonta* (n=35), *S. hemitoechus* (n=4) et *S. kirchbergensis* (n=23) (Tabl. 68).



<i>COELODONTA</i>				<i>HEMITOECHUS</i>				<i>KIRCHBERGENSIS</i>						
Site	Rang	Gauche	Droite	Total	Site	Rang	Gauche	Droite	Total	Site	Rang	Gauche	Droite	Total
Rameaux	P2 inf	1	2	3	Lunel-Viel I	D3 inf	1		1	Pech de l'Azé II c.9 à 7	D3 inf	2	2	4
	P3 inf	1	2	3		P3 inf		1	1		P2 inf	3	3	6
	P4 inf	1	2	3		M1 inf	1	1	2		P3 inf	5	2	7
	M1 inf	1	2	3		TOTAL LUNEL-VIEL	2	2	4		P4 inf	1	2	3
	M2 inf	2	2	4		TOTAL HEMITOECHUS	2	2	4		M1 inf	1		1
	M3 inf	3	3	6							M2 inf	1	1	2
TOTAL RAMEAUX		9	13	22					TOTAL P. DE L'AZE		13	10	23	
Coudoulois II c.9	P2 inf			1						TOTAL KIRCHBERGENSIS	13	10	23	
	P3 inf	2	1	3						TOTAL RHINOCEROS	34	28	62	
	P4 inf	1	1	2										
	M1 inf	2		2										
TOTAL COUDOULOIS		7	3	10										
Pech de l'Azé II c.6 à 4	D2 inf	1		1										
	D3 inf	1		1										
	P2 inf	1		1										
TOTAL P. DE L'AZE		3		3										
TOTAL COELODONTA		19	16	35										

Tableau 68 : Inventaire des dents inférieures des *Coelodonta*, *S. hemitoechus* et *S. kirchbergensis* étudiées.

a) *Les dents déciduales inférieures.*

- *Coelodonta.*

Deux dents déciduales inférieures (une D2 et une D3) attribuées à *Coelodonta* ont été retrouvées dans la couche 4 de Pech de l'Azé II.

La D2 a l'émail assez rugueux. La vallée antérieure est embryonnaire, la vallée postérieure, ouverte et en forme de « U ». Elle ne présente pas de cingulum. L'indice d'hypsodontie pour cette dent est égal à 81,8. Elle rentre dans la variabilité calculée par Guérin (1980 ; 2010) des *Coelodonta* et des *Stephanorhinus hemitoechus*. Ses dimensions au collet sont 24,88 mm de longueur et 15,67 mm. de largeur.

La D3 a le même émail chagriné que la D2. Elle est trop usée pour permettre d'observer un cingulum. La vallée postérieure est creusée en forme de « U ». L'ectolophide semble lisse et ne présente pas de repli. Ses dimensions au collet sont 38,99 mm de longueur 26,01 mm de largeur.



- ***Stephanorhinus hemitoechus*.**

Une unique dent déciduale (D3) de *S. hemitoechus* provient du site de Lunel-Viel I. Les vallées antérieures et postérieures sont en forme de « V » large. Elle présente de plus un cingulum interne. Ses dimensions au collet sont de 42,13 mm de longueur et 19,97 mm de largeur. L'indice d'hypsodontie est de 75,3, qui correspond à la variabilité de *Coelodonta* et *S. hemitoechus* calculée par C. Guérin (1980 ; 2010).

- ***Stephanorhinus kirchbergensis*.**

Toutes les dents déciduales attribuées à *S. kirchbergensis* étudiées (n=4) correspondent à des D3 retrouvées dans les couches 9 à 7 de Pech de l'Azé II. Leur émail est toujours lisse. La différence de hauteur des bases des vallées est toujours très importante. La vallée antérieure est en forme de « U ». La vallée postérieure est en forme de « V » large sur trois dents et de « U » sur la dernière. Aucun cingulum n'a été observé. L'indice d'hypsodontie de 69,2 se rapproche surtout de la variabilité des *S. kirchbergensis* de Guérin (1980 ; 2010).

D'un point de vue métrique, les D3 de Pech de l'Azé II c. 9 à 7 sont plus petites que celles des sites de comparaison. Les *S. kirchbergensis* des sites allemands d'Ehringsdorf et de Taubach ont des D3 de grande taille par rapport aux sites français (cf. annexe p. 190 ; **Fig. 169**)

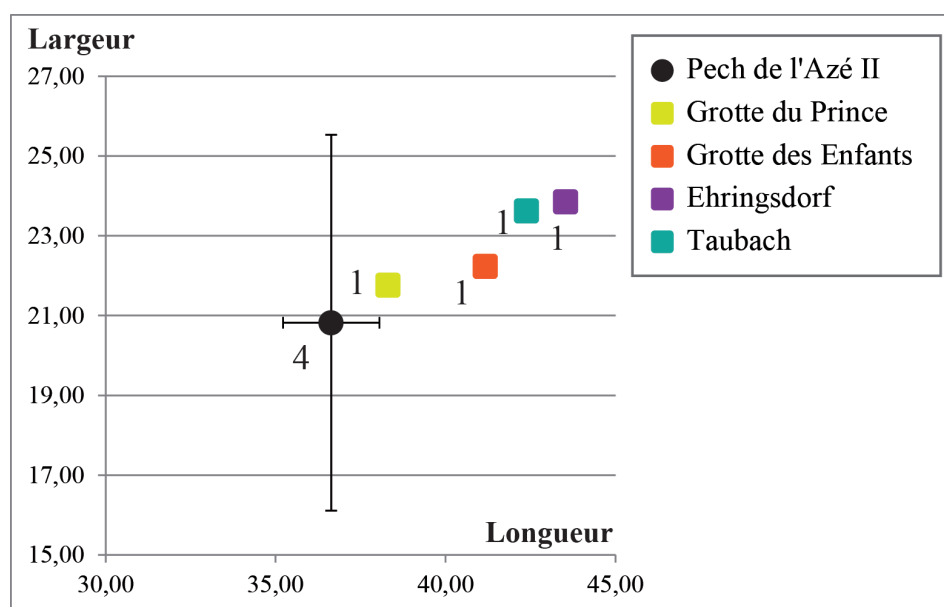


Figure 169 : Nuage de points comparant la longueur par rapport à la largeur des D3 inférieures de *S. kirchbergensis* du Pléistocène moyen et supérieur.



b) *Les dents définitives inférieures.*

- ***Coelodonta.***

Cinq P2 inférieures attribuées à *Coelodonta* proviennent de Coudoulous II c.9 (n=1), de l'Igüe des Rameaux (n=3) et de Pech de l'Azé II c.6 (n=1). Elles ont toutes l'émail assez chagriné et le paraconide bien développé. La vallée postérieure est fermée sur trois des dents et en forme de « U » sur les deux autres (Rameaux : n°4, 142). Il n'y a jamais de cingulum lingual ou labial mais il est toujours présent côtés mésial et latéral.

Six P3 inférieures proviennent de Coudoulous II c. 9 (n=3) et de l'Igüe des Rameaux (n=3). Leur émail est assez rugueux. La vallée postérieure est beaucoup mieux exprimée que sur les P2 et toujours en forme de « V ». Ces dents ne présentent pas de cingulum labial ou lingual mais toujours des cingulums latéraux.

Les cinq P4 inférieures étudiées proviennent de l'Igüe des Rameaux (n=3) et de Coudoulous II c.9 (n=2). Leur morphologie est très proche de celle des P3 et elles s'en distinguent essentiellement par leur taille.

Cinq M1 inférieures proviennent de Coudoulous II (n=2) et de l'Igüe des Rameaux (n=3). Leur émail est chagriné, la vallée postérieure est en forme de « V ». La table d'usure est assez angulaire. Les cingulums latéraux sont présents sur une dent (Coudoulous II c.9 : n°17) et absent sur la deuxième dent permettant cette observation (Rameaux : n° ?).

Les quatre M2 inférieures observées sont issues du site de l'Igüe des Rameaux. Leur émail est chagriné et la table d'usure angulaire. Les cingulum latéraux sont présents. Les vallées postérieures sont ouvertes et en forme de « V ».

Huit M3 inférieures proviennent de Coudoulous II c. 9 (n=2) et de l'Igüe des Rameaux (n=6). Leur émail est chagriné et le dessin de la face occlusale anguleux. Les deux vallées sont très exprimées et en forme de « V ». Les cingulums sont absents sur les dents de Coudoulous II et présents sur la face mésiale des dents des Rameaux. Les dents de Coudoulous II sont très peu



usées permettant de calculer leur indice d'hypsodontie : 102 (n°10456) et 103 (n°85). Ils correspondent à la variabilité des *Coelodonta* et des *S. hemitoechus* calculés par Guérin (1980 ; 2010).

A l'instar des dents supérieures, la taille des prémolaires et des molaires inférieures de *Coelodonta* varie énormément entre les différentes populations par rapport au taxon de référence (cf. annexe p. 191 à 192 ; **Fig. 170**). Les dents de l'igüe des Rameaux sont assez réduites comme celles de Jaurens ou de Pech de l'Azé II c. 6. La taille des molaires et des prémolaires de Coudoulous II c. 9 se rapproche surtout des individus de Tologoj ou de Romain-la-Roche. Les dents des rhinocéros de La Fage sont particulièrement grosses excepté au niveau de la longueur de la M1. L'importante variabilité métrique des dents inférieures de *Coelodonta* ne semble pas déterminée par la période chronologique.

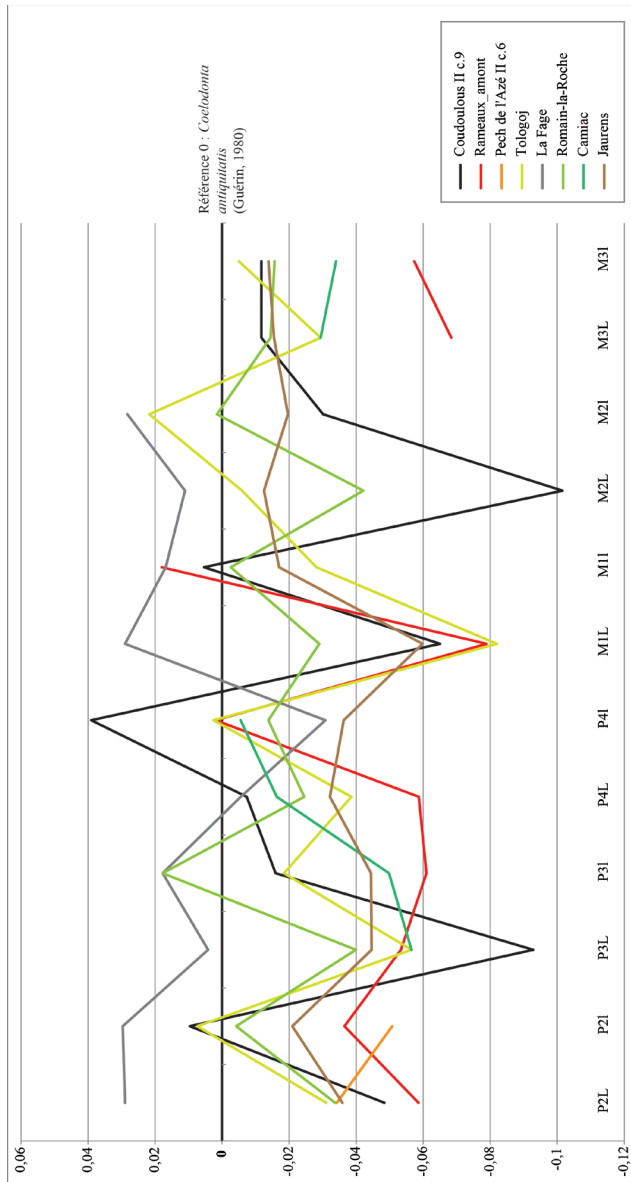


Figure 170 : Diagramme de Simpson comparant des dents définitives inférieures de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980).



- ***Stephanorhinus hemitoechus***

Toutes les dents inférieures définitives attribuées à *S. hemitoechus* proviennent de Lunel-Viel, l'une d'entre elles est une P3 et les deux autres des M1.

La P3 correspond à un individu très âgé et très peu d'observations ont été possibles. L'émail est lisse et un cingulum est visible en face linguale. Les dimensions au collet de la dent sont 36,66 mm de longueur et 19,49 de largeur.

L'émail des deux M1 est lisse, les cingulums distaux et médiaux sont présents. Les deux vallées sont creusées en un « V » large. L'indice d'hypsodontie (dent n°18777) de 116 correspond à la variabilité des *Coelodonta* ou des *S. hemitoechus* selon Guérin (1980 ; 2010).

Comme pour les autres dents, il existe très peu de différences métriques entre chacun des *Stephanorhinus* comparés (cf. annexe p. 193 ; **Fig. 171**). Les *S. hemitoechus* semble avoir des M1 en moyenne plus longue que *S. etruscus* et *S. hundsheimensis* comme, en particulier, à Lunel-Viel.

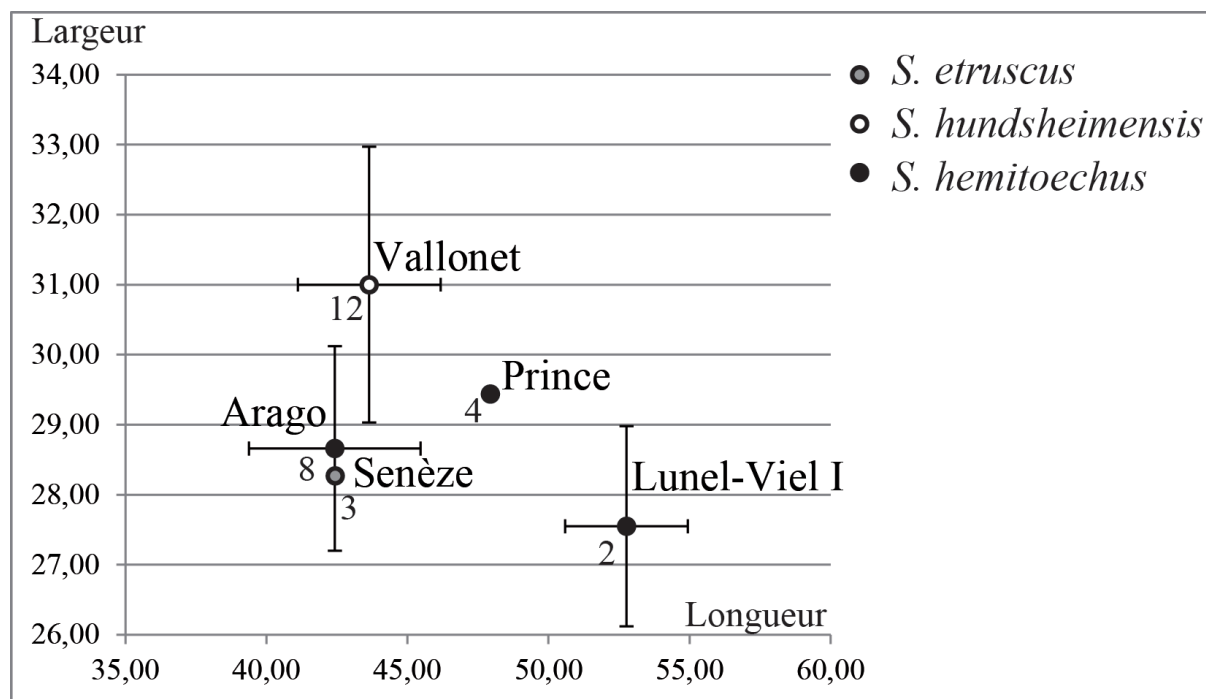


Figure 171 : Nuage de points comparant la longueur par rapport à la largeur des M1 inférieures de *Stephanorhinus etruscus* (Senèze), *S. hundsheimensis* (Vallonnet) et *S. hemitoechus* (Arago et Prince) du Pléistocène moyen et supérieur.



- ***Stephanorhinus kirchbergensis***

Toutes les dents définitives inférieures attribuées à *S. kirchbergensis* proviennent du site de Pech de l'Azé II c. 9 à 7.

Pour les six P2 inférieures, l'émail est assez lisse. La vallée antérieure est à peine visible. La vallée postérieure est intacte sur deux dents et en forme de « V ». Un cas de cingulum mésial a été observé (n° ?). L'indice d'hypsodontie, calculé pour deux dents (n° ? = 100 et n°336bis = 77,6) correspond à la variabilité des *S. kirchbergensis* et *S. hemitoechus* calculée par Guérin (1980 ; 2010).

Pour les sept P3 inférieures, l'émail est toujours lisse. Les deux vallées sont un peu mieux dessinées que sur les P2 ; la postérieure est en forme de « V ». Il existe une importante différence de hauteur entre la base des deux vallées. Les cingulums mésial et distal sont visibles sur une unique dent (n°68). L'indice d'hypsodontie calculé sur trois dents est égal à, en moyenne, 74,8 et rentre dans les variabilités des *S. kirchbergensis* et *S. hemitoechus* calculés par Guérin (1980 ; 2010).

Pour les trois P4 inférieures, l'émail est lisse et la table d'usure assez arrondie. La différence de hauteur entre le fond des deux vallées est très importante. Sur l'une des dents (n° ?), la vallée postérieure est en forme de « U », en « V » sur la deuxième (n°612). La dernière est trop usée pour permettre cette observation. Un cingulum est présent sur une dent (n° ?) sur les faces mésiale et distale.

Une unique M1 inférieure de *S. kirchbergensis* a pu être étudiée. L'émail est lisse, la table d'usure assez arrondie. La différence de hauteur entre les deux vallées est très importante. La vallée antérieure est en forme de « V » et la postérieure en forme de « U ». Aucun cingulum n'est visible sur cette dent.

Pour les deux M2 inférieures, l'émail est lisse, la table d'usure arrondie et la différence de hauteur entre les fonds des deux vallées est très importante. La forme des vallées et la présence des cingulum sont observables sur une seule dent (n° ?), l'autre est trop usée. La vallée antérieure



est en forme de « V » aigu et la postérieure en « U ». Le cingulum n'est présent que sur la face distale. L'indice d'hypsodontie de 82,2 rentre dans la variabilité des *S. kirchbergensis* (79,2 à 98,2) et *S. hemitoechus* (63 à 105,8) calculée pas Guérin (1980 ; 2010).

Comme pour les autres dents, la taille des dents inférieures définitives de *S. kirchbergensis* (cf. annexe p. 194 ; Fig. 172) semble beaucoup varier. Comme pour les dents supérieures, les dimensions des dents inférieures de Pech de l'Azé II sont plus réduites que celles des autres populations. Celles de Santenay et de Taubach sont particulièrement imposantes.

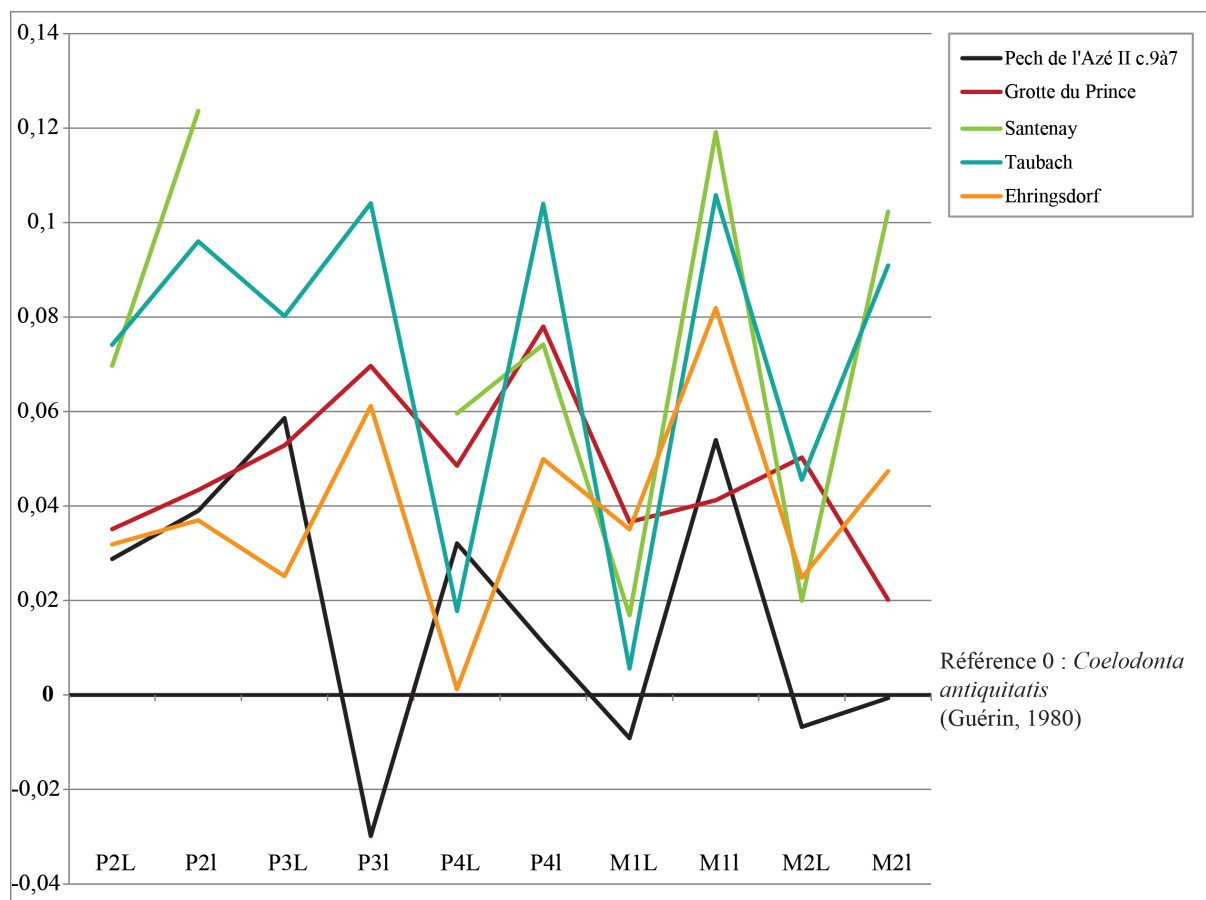


Figure 172 : Diagramme de Simpson comparant des dents définitives inférieures de *Stephanorhinus kirchbergensis* du Pléistocène moyen et supérieur. . Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980).



4. Synthèse des dents supérieures et inférieures de rhinocéros.

Les critères morphologiques relevés dans la littérature (Guérin, 1980 ; 2010 ; Antoine, 2002 ; Lacombat, 2003) permettent de distinguer plutôt facilement les différentes espèces de rhinocéros pléistocènes. En particulier l'importance de la rugosité de l'émail, la forme des vallées sur les dents inférieures et l'aspect plus ou moins anguleux des parois des dents en vue occlusale diffèrent de façon importante entre *Stephanorhinus* et *Coelodonta*. La taille de l'échantillon ne nous autorise pas à discuter en détail des différences morphométriques entre les deux *Stephanorhinus* mais elles semblent assez ténues. En règle générale, les dents de *S. hemitoechus* sont beaucoup plus hypsodontes que celles de *S. kirchbergensis*.

La présence de P1 inférieures et supérieures ont été documentées pour les *S. hemitoechus* de Lunel-Viel et les *S. kirchbergensis* de Pech de l'Azé II c. 9 à 7. Ces dents ont été très rarement observées pour des taxons aussi récents (Guérin, 1980). Elles peuvent donc réapparaître occasionnellement dans certaines populations de *Stephanorhinus* de la fin du Pléistocène moyen.

Très régulièrement, la forme des vallées des dents inférieures du *S. kirchbergensis* de Pech de l'Azé II c. 9 à 7 sont en forme de « V ». Cette morphologie apparaît tardivement, aux alentours du stade isotopique 6, dans la lignée des *S. kirchbergensis*, notamment à Ehringdorf (Made, 2000) ce qui est cohérent avec les datations du site.

D'un point de vue métrique, nous avons vu que les dimensions des dents définitives des *Coelodonta* et *Stephanorhinus* assez homogènes à travers le temps (et les taxons pour *Stephanorhinus*). En revanche, sur les dents supérieures déciduales des *Coelodonta*, il semble exister un gradient de taille : des dents plus petites au Pléistocène moyen et plus grosses au Pléistocène supérieur.



5. Habitudes et alimentation des rhinocéros.

a) Analyses de micro- et de méso-usure dentaire

L'étude de la micro- et de la méso-usure dentaire permet de reconstituer l'alimentation des ongulés avec une résolution d'une saison pour la première et d'une année pour la seconde (cf. chapitre III-partie II-2). L'échantillon récolté pour les rhinocérotidés réunit inégalement les trois taxons connus en Europe de l'Ouest pour la fin du Pléistocène moyen et pour le Pléistocène supérieur : *S. hemitoechus*, *S. kirchbergensis* et *Coelodonta* (Tabl. 69). Il permet cependant de comparer sur deux échelles de temps (quelques mois à quelques jours avant la mort) les habitudes alimentaires des trois taxons de rhinocéros présents en France.

Taxon	Site		Nb de ponctuations moyens	Nb de rayures moyen	Indice de méso-usure	Taxon	Site		Nb de ponctuations moyens	Nb de rayures moyen	Indice de méso-usure		
<i>Coelodonta</i>	Rameaux_ament	n	17	17	11	<i>S. hemitoechus</i>	Lunel-Viel	n	10	10			
		m	17,74	13,06	4,82			m	20,90	18,20			
		s	6,70	2,23	0,40			s	5,08	2,16			
		min	2,84	1,26	4,00			min	15,50	16,00			
		max	32,50	24,00	5,00			max	28,00	22,50			
	Suard	n	1	1			<i>S. kirchbergensis</i>	Rigabe	n	1		1	2
		m	36,00	28,00					m	19,50		16,00	2,00
	Pech de l'Azé II c.6	n	2	2	2				s				0,00
		m	13,25	20,00	6,00				min				2,00
		s	2,47	2,83	0,00				max				2,00
		min	11,50	18,00	6,00	Pech de l'Azé II c.9 à 7n	n	6	6	26			
		max	15,00	22,00	6,00		m	15,50	16,92	4,31			
	Coudoulous II c.9	n	8	8	14		s	2,57	1,50	1,01			
		m	22,31	18,88	5,64		min	10,50	16,00	2,00			
		s	2,09	3,57	0,63		max	17,00	19,50	6,00			
		min	19,50	15,00	4,00								
		max	26,00	26,00	6,00								
	Pech de l'Azé II c.4	n	1	1									
		m	22,00	15,00									
	Peyre	n	1	1	4	EFFECTIF		Micro-usure	Meso-usure				
m		28,50	17,00	3,25	TOTAL COELODONTA		30	31					
s				0,50	TOTAL S. HEMITOECHUS		11	2					
min				3,00	TOTAL S. KIRCHBERGENSIS		6	26					
max				4,00	TOTAL RHINOCEROS		47	59					

Tableau 69 : Effectif et résumé des données des dents de rhinocéros étudiées dans le cadre des analyses de micro- et de méso-usure dentaire. Les rhinocéros ont été classés en fonction de leur attribution spécifique.

En tout, quarante-six dents ont pu être examinées microscopiquement (dont 11 dents de *S. hemitoechus*, 6 dents de *S. kirchbergensis* et 30 dents de *C. antiquitatis*) et cinquante-neuf



dents, macroscopiquement (dont 2 dents de *S. hemitoechus*, 26 dents de *S. kirchbergensis* et 31 dents de *C. antiquitatis*). Les dents de Lunel-Viel, trop peu usées, n'ont pas pu faire l'objet d'analyse de méso-usure dentaire.

Les échantillons ont été séparés en fonction des sites et des espèces observées. Les dents du site de Lunel-Viel ont été réunies dans un seul groupe après qu'un test de Wilcoxon ait montré qu'il n'existait aucune différence significative entre les niveaux inférieurs et supérieurs de la grotte I où ont été retrouvés tous les rhinocéros ($p = 0,22$).

Les études de micro-usure dentaire informent sur l'alimentation des rhinocéros peu avant leur mort (Fig. 173) et permettent de comparer les habitudes alimentaire des différents taxons.

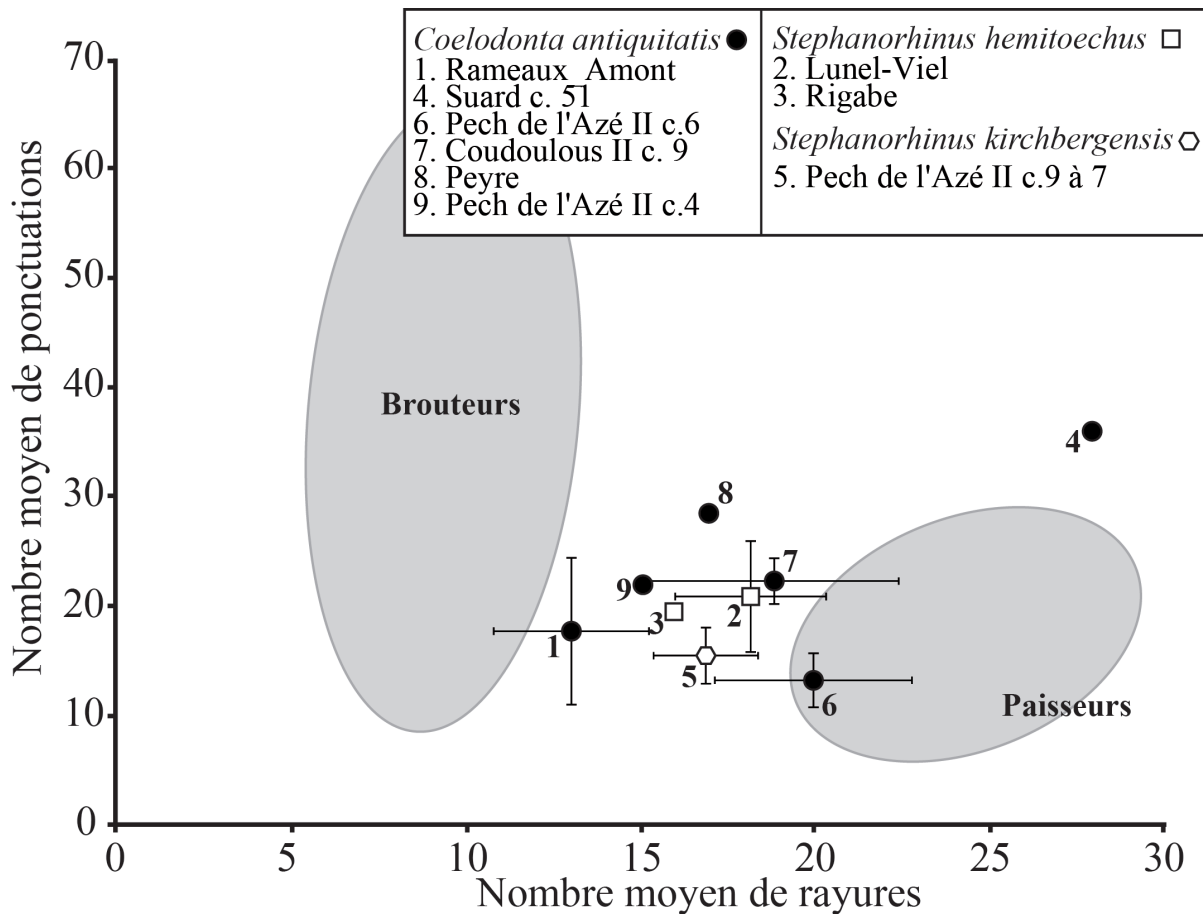


Figure 173 : Graphique bivarié du nombre moyen de ponctuations et de rayures observées sur l'émail des dents des rhinocéros). Les ronds représentent les *Coelodonta*, les carrés, les *Stephanorhinus hemitoechus* et l'octogone, *Stephanorhinus kirchbergensis*. Les aires grises correspondes aux ellipses gaussiennes de confiance ($p = 0,95$) des barycentres de brouteurs et paisseurs actuels, d'après Rivals et Lister, 2016.



Le comportement alimentaire des *Coelodonta* étudiés est particulièrement variable (Fig. 173). Il s'étale entre les rhinocéros laineux de Suard c.51 qui présentent un très grand nombre de rayures (=paisseur) et celui de l'Igue des Rameaux-Amont qui s'approche plutôt du groupe des brouteurs actuels. Le *Coelodonta* de Pech de l'Azé II c. 4 présente également un grand nombre de rayures sans égaler les dents de Suard c. 51. Les individus de Coudoulous II c. 9, Peyre et Pech de l'Azé II c. 4 se placent entre ces deux extrêmes et ne semblent pas avoir d'alimentation particulièrement spécialisée au moment de leur mort. Les deux espèces de *Stephanorhinus* ont également une position intermédiaire semblable à celles des rhinocéros de Coudoulous II c. 9, Peyre et Pech de l'Azé II c. 4, c'est-à-dire une alimentation assez variée (Fig. 174). Sur l'axe des ordonnées, les sites de Suard c. 51 et Peyre diffèrent des autres par le nombre très importants de ponctuations présents sur l'émail des dents. Ce caractère peut être lié à l'ingestion de poussière posée sur les aliments et être un marqueur de la sécheresse du climat (Semprebon et al., 2007).

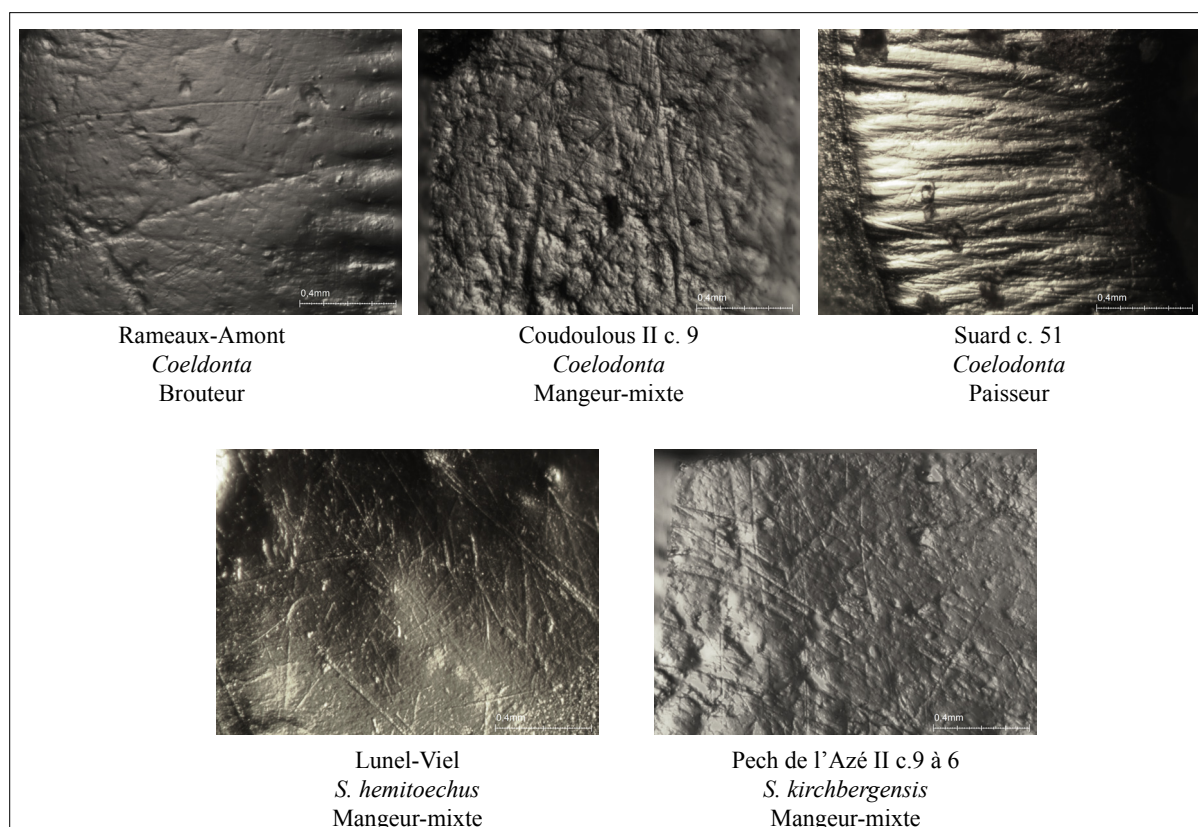


Figure 174 : Rayures et ponctuations observées à la binoculaire (grossissement : x 35) sur les M2 supérieures de rhinocérotidés associées à leur catégorie alimentaire. Sur certaines dents (*Coelodonta* : Rameaux-Amont et Suard et *S. kirchbergensis* : Pech de l'Azé II c. 9 à 6), la forme en octogone de la structure de l'émail des rhinocérotidés est visible.



L'alimentation des différents rhinocéros pléistocènes est très plastique et variée à la fois entre et au sein même des taxons (Fig. 175).

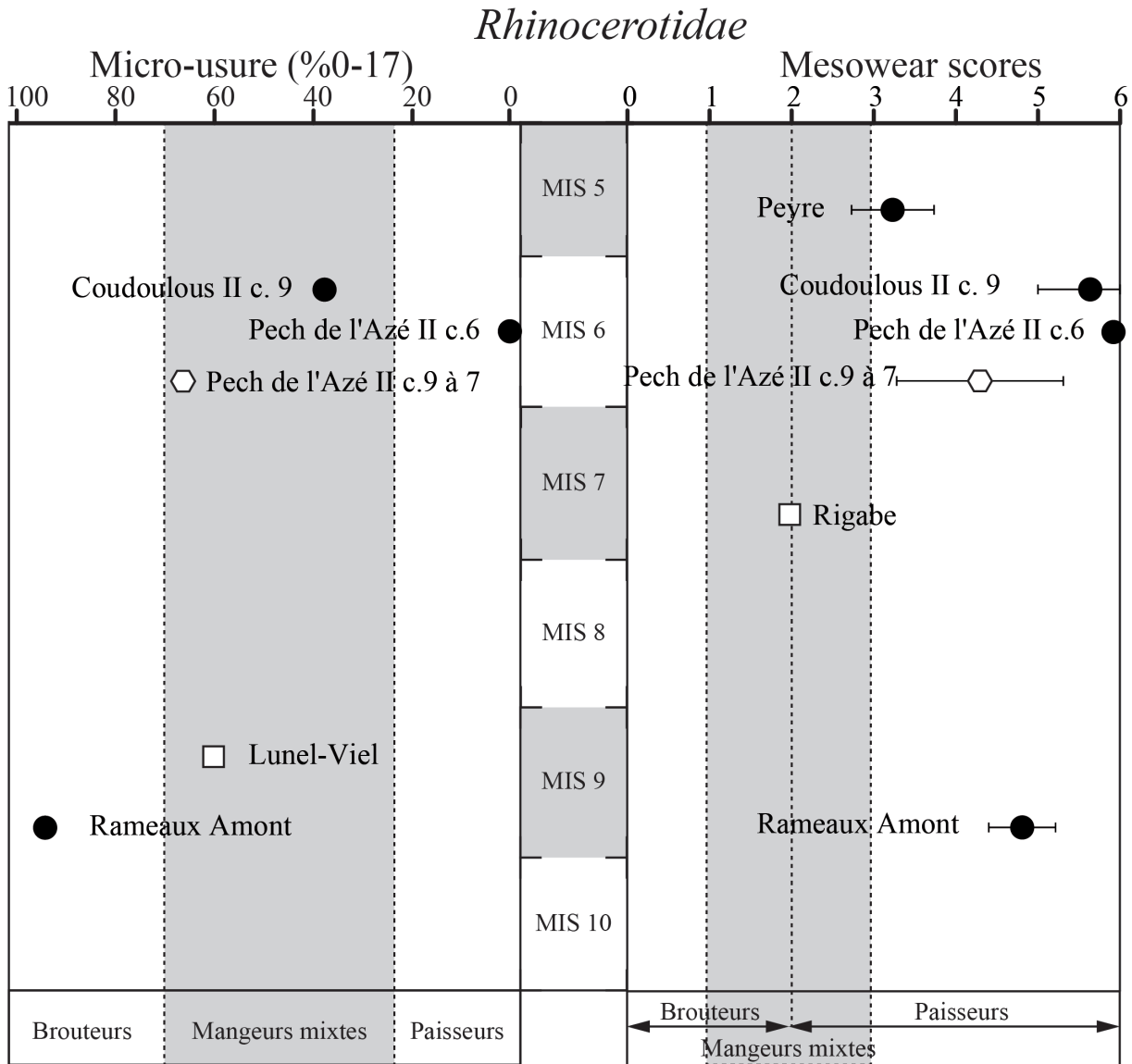


Figure 175 : Pourcentage des dents dotées de peu de rayures (0-17) présentes dans une collection, mesowear score (MWS) et changement de modes d'alimentation des rhinocéros à travers le temps. Les ronds représentent les *Coelodonta*, les carrés, les *Stephanorhinus hemitoechus* et l'octogone, *Stephanorhinus kirchbergensis*. Pour la méso-usure, la ligne en pointillée représente la limite entre les pisseurs et brouteurs actuels (MWS = 2). La zone grise indique l'étendue des valeurs des mangeurs-mixtes actuels qui se superpose en partie avec la variabilité des pisseurs et des brouteurs actuels. D'après Rivals et Lister, 2016.



Les *Stephanorhinus kirchbergensis* de Pech de l'Azé II c. 9 à 7 ont une alimentation qui diffère entre les résultats de l'étude de micro-usure dentaire et celle de méso-usure dentaire : si, à l'échelle de plusieurs mois, ces rhinocéros sont majoritairement paisseurs, ils avaient une alimentation mixte à tendance brouteur au moment de leur mort.

Les données des *S. hemitoechus* de Rigabe et de Lunel-Viel ne sont pas complètes. Seules deux dents de rhinocéros ont été retrouvées à Rigabe dont une était trop altérée pour fournir des informations sur leur alimentation au moment de leur mort. On peut toutefois dire que ces individus n'avaient pas d'alimentation spécialisée durant leurs derniers mois de vie. A Lunel-Viel l'usure des dents de rhinocéros est très peu avancée ne permettant pas d'études de méso-usure dentaire. Mais l'étude de micro-usure montre qu'ils n'étaient pas spécialisés (mangeur-mixtes) dans les jours précédant leur mort.

Les quatre populations de *Coelodonta* étudiées ont des tendances alimentaires diversifiées. Les individus de l'Igue des Rameaux-Amont étaient brouteurs au moment de leur mort tandis que sur les derniers mois de leur vie, ils consommaient essentiellement des graminées (paisseurs). Les rhinocéros de Pech de l'Azé II c. 6 sont les seuls à présenter une alimentation très spécifique tout au cours du temps basée sur la consommation de plantes très abrasives (paisseurs). A Coudoulous II c. 9, les *Coelodonta* avaient une alimentation très variée au moment de leur mort (mangeurs-mixte) alors que durant l'année ils mangeaient surtout des graminées comme les rhinocéros de Pech de l'Azé II c. 6 (paisseurs). Les données concernant l'alimentation des rhinocéros de Peyre sont limitées en raison de l'effectif restreint de dents conservées dans ce site. Le *mesowear score* de ces animaux est moyennement élevé et correspond à une alimentation plastique, plutôt tournée vers les graminées.

L'analyse des modes d'alimentation de trois taxons de rhinocéros souligne l'amplitude de leurs capacités d'adaptation à différents types de ressources de nourriture. En effet, seuls les *Coelodonta* de Pech de l'Azé II c. 6 ont une alimentation hyper-spécialisée alors que celle des autres change en fonction de la saison. Certaines tendances existent néanmoins en fonction des taxons. Ainsi, tous les *Coelodonta* étudiés mangent majoritairement des graminées alors que les *S. hemitoechus* de Rigabe conserve une alimentation très peu sélective sur une échelle de temps de plusieurs mois. Ces données soulignent l'absence de sélection alimentaire chez *S. hemitoechus* quand *Coelodonta*, capable également d'une grande plasticité saisonnière, choisi



plutôt les graminées disponibles dans son environnement.

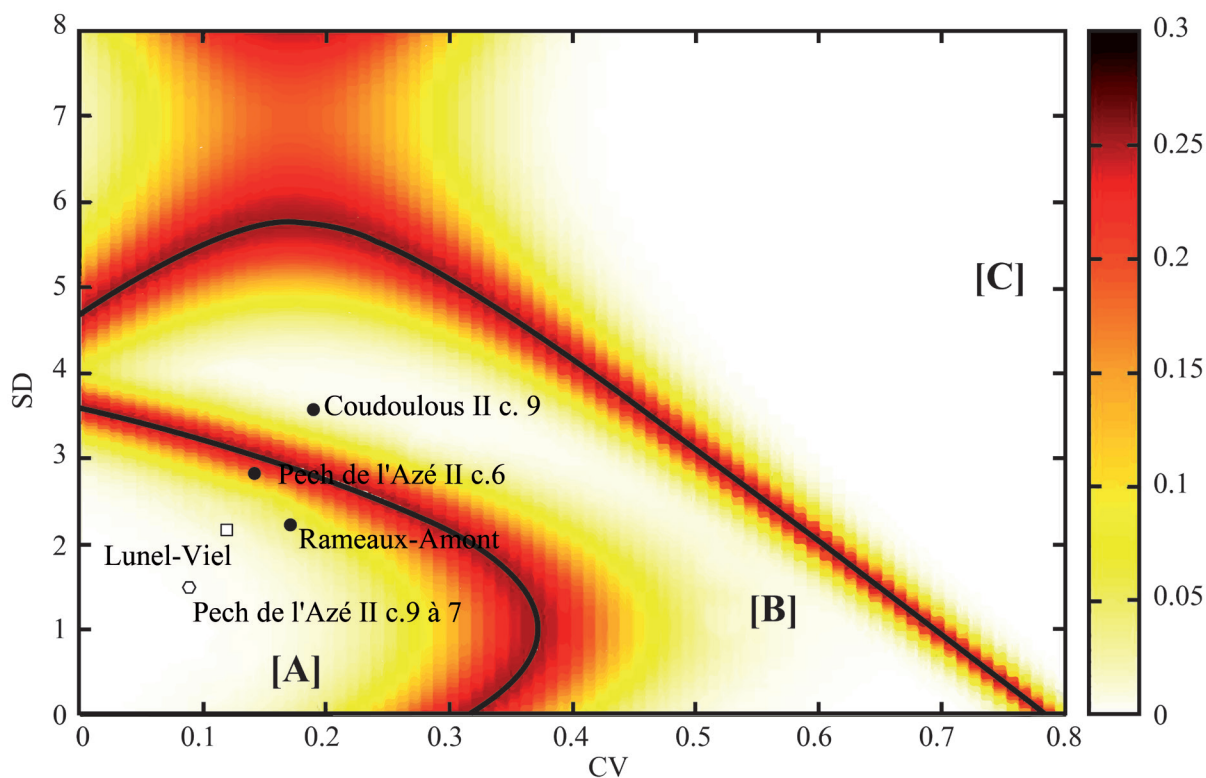


Figure 176 : Graphique bivarié comparant les écarts-types et les coefficients de variation du nombre moyen de rayures par gisement et taxons représenté une carte thermique (probabilité d'erreur) délimitant trois zones. Zone A : occupation courte (une saison ou moins), zone B : occupation longue (quelques mois à une année), zone C : occupation entrecoupée (petits événements non-contigus à l'échelle d'une année). D'après Rivals et al., 2015b.

L'évaluation du temps d'accumulation des sites permet de préciser les questions de saisonnalité abordées avec l'alimentation. Seuls quatre des gisements étudiés disposent de données suffisamment complètes pour aborder ces questions : Pech de l'Azé II c. 9 à 7, Lunel-Viel, l'Igüe des Rameaux-Amont et Coudoulous II c. 9 (**Fig. 176**). Le point de Pech de l'Azé II c. 6 se situe dans la zone d'erreur ; sa position ne peut donc pas être interprétée. La plupart des gisements se placent dans la zone A du graphique et correspondent donc à des événements d'accumulation d'une saison ou moins. Seul le site de Coudoulous II c.9 est situé dans la zone B du graphique, les rhinocéros qui s'y trouvent sont donc morts sur un temps plus long de plusieurs saisons contiguës.



b) Synthèse des données de micro- et de méso-usure dentaire.

Les trois taxons de rhinocéros principaux de la fin du Pléistocène moyen et du Pléistocène supérieur ont pu être abordés ici. Les études de micro- et de méso-usure dentaire montrent que ces animaux parviennent à s'adapter à des environnements et à des ressources alimentaires très variées tout en suivant des stratégies distinctes.

- *Stephanorhinus kirchbergensis* : un seul groupe de ces rhinocéros a pu être observé dans les couches 9 à 7 de Pech de l'Azé II. Cette accumulation correspond à une unique saison. Durant les derniers mois de leur vie, ils mangeaient surtout des graminées (passeur) tandis qu'au moment de leur mort, ces animaux avaient une alimentation mixte à tendance de brouteur. L'amplitude de ces différences souligne les capacités adaptatives de *Stephanorhinus kirchbergensis* à des milieux et/ou à des stocks alimentaires variés.

- *Stephanorhinus hemitoechus* : aucune donnée complète n'a pu être récoltée pour ce taxon présent à Lunel-Viel et Rigabe. Selon l'étude de macro-usure dentaire, les rhinocéros de Rigabe sélectionnent très peu leurs aliments. A l'échelle d'une saison, les données observées sur une unique dent laissent supposer que c'était également le cas (**Fig. 173**). A Lunel-Viel, les *S. hemitoechus* avaient également une alimentation variée et opportuniste au moment de leur mort, durant une unique saison. Très peu de données sont disponibles sur ce taxon mais toutes vont dans le sens d'un ongulé à l'alimentation très diversifiée et opportuniste (mangeur mixte).

- *Coelodonta* : de nombreux comportements alimentaires ont pu être observés chez ce rhinocéros. Durant l'année, tous les rhinocéros sur lesquels les données étaient disponibles avaient une alimentation spécialisée de type passeur (Igue des Rameaux-amont, Pech de l'Azé II c. 6, Coudoulous II c. 9 et Peyre). Au moment de leur mort, ils ont pu consommer des aliments tendres (Igue des Rameaux-Amont), des aliments abrasifs (Pech de l'Azé II c. 6 et probablement Suard c. 51, cf. **Fig. 173**) ou avoir une alimentation variée et peu sélective (Coudoulous II c. 9 et probablement Peyre et Pech de l'Azé II c. 4, cf. **Fig. 173**). Le temps d'occupation des sites peut changer d'une population à l'autre. En effet, les événements d'accumulation de mortalité des sites de l'Igue des Rameaux-Amont et à Pech de l'Azé II c. 6 n'ont duré qu'une saison tandis qu'à Coudoulous II c. 9, ils ont eu lieu durant plusieurs saisons consécutives. Ainsi, les changements



alimentaires des rhinocéros de l'Igue des Rameaux et à Pech de l'Azé II c. 6 peuvent être imputés à des variations climatiques ou à des déplacements des groupes tandis qu'à Coudoulous II, ils traduisent l'impact des changements saisonniers. Les changements périodiques d'alimentation chez les *Coelodonta* sont également documentés par l'étude isotopique des cornes conservées dans le permafrost (Tiunov et Kirillova, 2010).

Plusieurs types de comportements alimentaires des rhinocéros pléistocènes européens ont été mis en évidence. Les trois taxons étudiés présentent tous une certaine capacité d'adaptation à divers environnements et stocks alimentaires. *Coelodonta* semble avoir l'alimentation la plus spécialisée puisqu'en général, il a tendance à manger des plantes abrasives comme les graminées. Il sait néanmoins s'adapter aux contraintes géographiques ou saisonnières. Les deux exemples de *S. hemitoechus* montrent une grande plasticité alimentaire et semblent être essentiellement opportunistes. Enfin, *S. kirchbergensis* est traditionnellement considéré comme un brouteur spécialisé mais des études ont déjà montré que ce rhinocéros était capable de s'adapter à des environnements très divers et notamment des milieux ouverts de plaines et de graminées (Van Asperen et Kahlke, 2015). Les trois espèces de rhinocéros correspondent donc grossièrement aux catégories alimentaires auxquelles ils avaient été associés : *Coelodonta*, pisseur, *S. kirchbergensis*, brouteur et *S. hemitoechus*, mangeur mixte à tendance pisseur (Guérin, 1980 ; Guérin et Patou-Mathis, 1996, Made et Grube, 2010) mais leur alimentation est beaucoup plus variée que supposée et ils ne peuvent pas constituer des indicateurs environnementaux fiables sans étude préliminaire de l'alimentation à l'aide de l'usure dentaire ou des isotopes par exemple (Van Asperen et Kahlke, 2015).



6. Le squelette post-crânien.

a) Humérus.

Les humérus observés sont très peu nombreux et assez fragmentaires (**Tabl. 70**). Au total, cinq humérus attribués à *Coelodonta* (Igue des Rameaux : n=1 ; Suard : n=3 ; Coudoulous II : n=1) et un, attribué à *S. hemitoechus* (Lunel-Viel) font partie du corpus d'étude. Leurs dimensions sont données en annexe p. 195 à 196.

Site	Gauche	Droit	Total
<i>Coelodonta</i>			
Rameaux	1		1
Suard	1	2	3
Coudoulous II c.9	1		1
<i>S. hemitoechus</i>			
Lunel-Viel IV	1		1
Total	4	2	6

Tableau 70 : Inventaire des humérus de rhinocéros du corpus d'étude.

- *Coelodonta*.

Trois extrémités proximales attribuées à *Coelodonta* sont observables. L'articulation proximale est conservée sur deux d'entre elles (Suard : n°20 ; Rameaux : n°113). Elle est très vaste, arrondie, légèrement convexe comme on la connaît chez les *Coelodonta* (Borsuk-Bialynicka, 1973 ; Guérin, 1980).

Un fragment de diaphyse provenant de Suard (n°4) a été mesuré. Il était trop altéré pour permettre des observations morphologiques mais a été rapporté à *Coelodonta* dans la mesure où c'est la seule espèce de rhinocéros connu par ailleurs dans ce site.

L'extrémité distale est observable sur deux os (Coudoulous II : n°914 ; Suard : n°29). Les caractéristiques morphologiques observées correspondent au genre *Coelodonta* (Borsuk-Bialynicka, 1973 ; Guérin, 1980 ; Antoine, 2002). Leur fosse olécranienne est basse et profonde. La gouttière est invisible sur la face antérieure de l'épicondyle distal mais apparaît sur l'arrière de la



surface articulaire. La crête antéro-postérieure est puissante sur l'individu de Suard et brisée sur celui de Coudoulous II.

Sur la diaphyse, les rhinocéros du Pléistocène se séparent grossièrement en deux groupes (**Fig. 177**) : les individus du Pléistocène moyen de La Fage, Romain-la-Roche, Coudoulous II et Suard ont une diaphyse moins épaisse que ceux du Pléistocène supérieur de Camiac et de Jaurens. *C. tologijiensis*, pourtant assez ancien et rapproché par Kahlke et Lacomat (2008) des *C. a. praecursor* s'en distingue en raison de l'épaisseur de sa diaphyse comparable aux individus de Camiac et Jaurens.

Sur l'extrémité distale (**Fig. 178**), les rhinocéros de Romain-la-Roche correspondant à une forme très tardive de *C. a. praecursor* et de Jaurens sont très massifs tandis que ceux de La Fage, une forme classique de *C. a. praecursor* et de Suard sont plus réduits. A Tologoj, l'extrémité distale est très gracile.

Les *Coelodonta* se distinguent également sur la longueur de leurs humérus : ils sont beaucoup plus réduits chez *C. tologijiensis* que chez les *C. a. praecursor* et chez les *C. a. antiquitatis*.

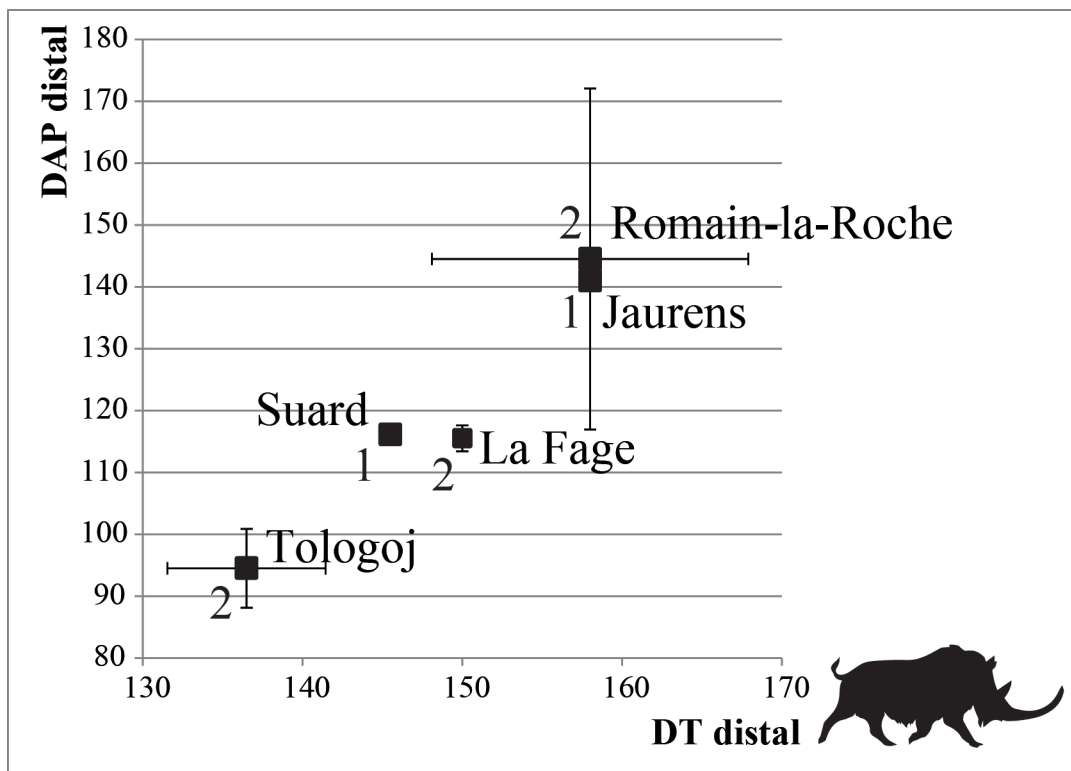


Figure 177 : Nuage de points comparant la largeur de la diaphyse par rapport à son épaisseur de l'humérus des *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Les chiffres représentent les effectifs.



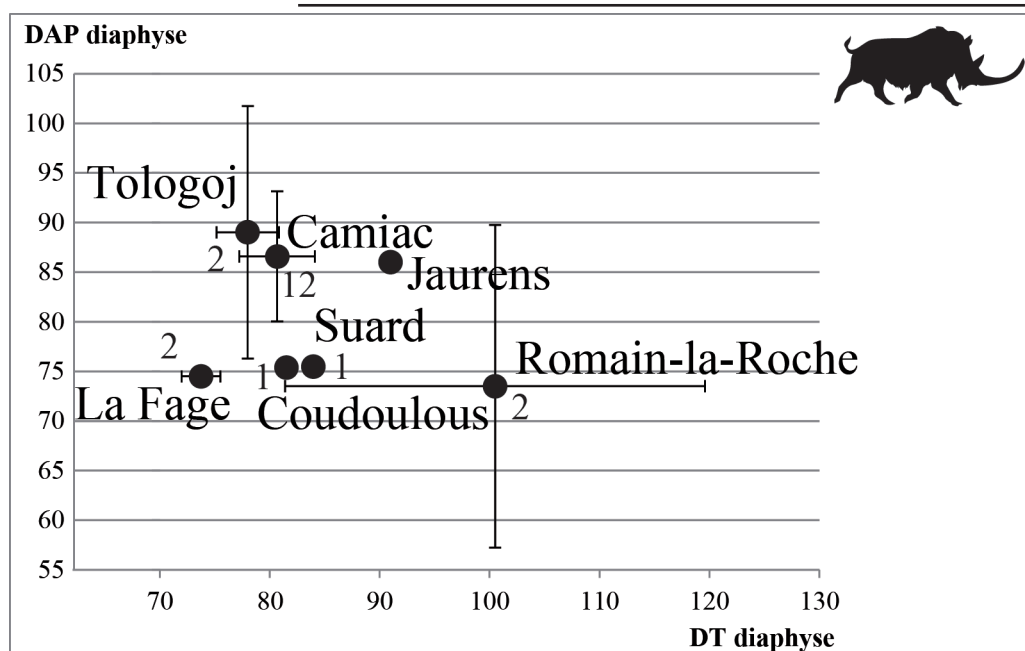


Figure 178 : Nuage de points comparant la largeur de l'extrémité distale par rapport à son épaisseur de l'humérus des *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Les chiffres représentent les effectifs.

- ***Stephanorhinus hemitoechus***

Le seul humérus de *S. hemitoechus* observé provient de Lunel-Viel IV. Il est réduit à un cylindre de diaphyse et a été attribué à ce taxon car aucun autre n'a été identifié dans ce site.

La proximité des dimensions des humérus des *S. hemitoechus* par rapport aux autres *Stephanorhinus* est discutée : certains la considère importante (Guérin, 1980) d'autres considère les humérus de *S. hemitoechus* comme significativement plus gros que ceux de *S. hundsheimensis*, principalement au niveau de l'extrémité distale (Lacombat, 2003). A partir des données utilisées (Fig. 179), la diaphyse des humérus des *S. hemitoechus* de Lunel-Viel et de la grotte de Mars semble bien plus épaisse que celle des *S. hundsheimensis* de Soleilhac et du Vallonnet. Les *S. etruscus* de Senèze occupent une place intermédiaire.



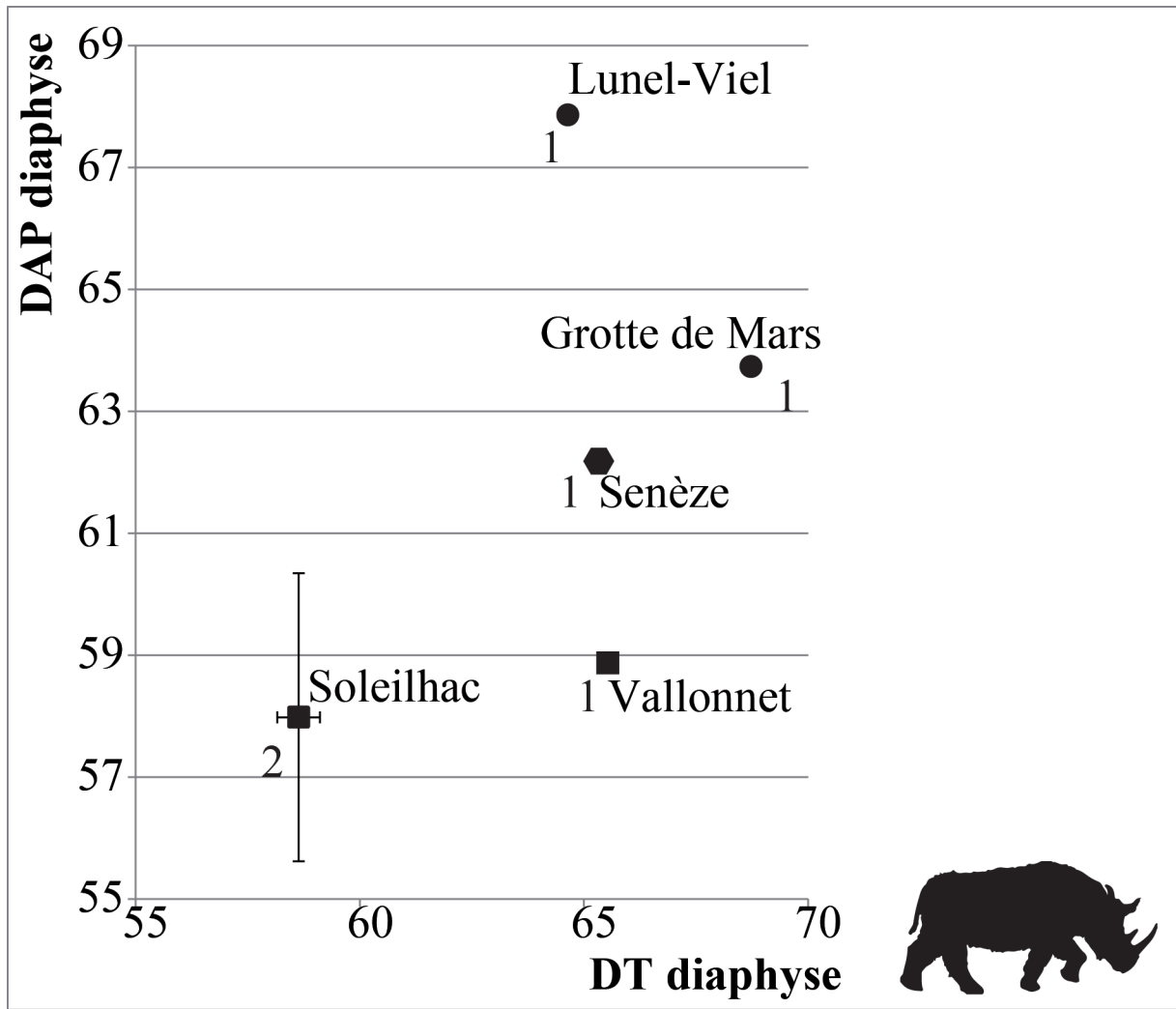


Figure 179 : Nuage de points comparant la largeur de la diaphyse par rapport à son épaisseur de l'humérus de *S. etruscus* (Senèze), *S. hundsheimensis* (Vallonnet, Soleilhac) et *S. hemitoechus* (Grotte de Mars) du Pléistocène moyen et supérieur. Les chiffres représentent les effectifs.

b) Radius.

Au total, dix radius de rhinocéros ont été étudiés (Tabl. 71) : huit d'entre eux attribués à *Coelodonta* et provenant de Suard et les deux derniers, de Lunel-Viel I et correspondant à *S. hemitoechus*. Les dimensions sont données en cf. annexe p. 197 à 198.

Tableau 71 : Inventaire des radius de rhinocéros du corpus d'étude

Site	Gauche	Droit	Total
<i>Coelodonta</i>			
Suard	3	5	8
<i>S. hemitoechus</i>			
Lunel-Viel I	1	1	2
Total	4	6	10



- ***Coelodonta***.

L'extrémité proximale de quatre os a été observée (n°17, 115, ?, 119). Le bord postérieur de l'articulation qui répond à l'humérus, forme un « V » très ouvert (**Fig. 182**). Le bord antérieur est quant à lui assez rectiligne comme l'observe Antoine (2002). Comme pour *Coelodonta* (Borsuk-Bialynicka, 1973) la partie médiale de la facette articulaire proximale est projetée en avant par rapport à la partie latérale. Les facettes proximales pour l'ulna sont fusionnées. La tubérosité latérale est ovale, puissante et dans la continuité de l'articulation proximale.

Sur la diaphyse des radius n°17 et 115, le trou nourricier se situe à l'emplacement décrit par Guérin (1980) pour *Coelodonta* : assez haut sur la diaphyse et proche de son bord latéral.

Sur l'extrémité distale (n=3 : n°8, 169, 207), aucune facette articulaire ne vient répondre à l'ulna. Les tubérosités de la face antérieure sont séparées par une gouttière verticale large et peu profonde. La limite postérieure de la facette répondant au scaphoïde est haute comme chez *Coelodonta* (Antoine, 2002).

Le diagramme de Simpson montre qu'il existe un gradient de taille entre les *Coelodonta* français du Pléistocène moyen et supérieur (**Fig. 180**). En effet, l'extrémité proximale et la diaphyse du radius des rhinocéros de Jaurens sont beaucoup plus épaisses que celles des rhinocéros de La Fage, Romain-la-Roche et Suard. Le rhinocéros de Tologoj est lui aussi assez gracile, principalement au niveau des extrémités proximales et distales par rapport aux *C. a. praecursor*. En outre, chez ce taxon, le radius est beaucoup plus long en comparaison aux individus de La Fage ou de Romain-la-Roche (cf. annexe p. 197 à 198).



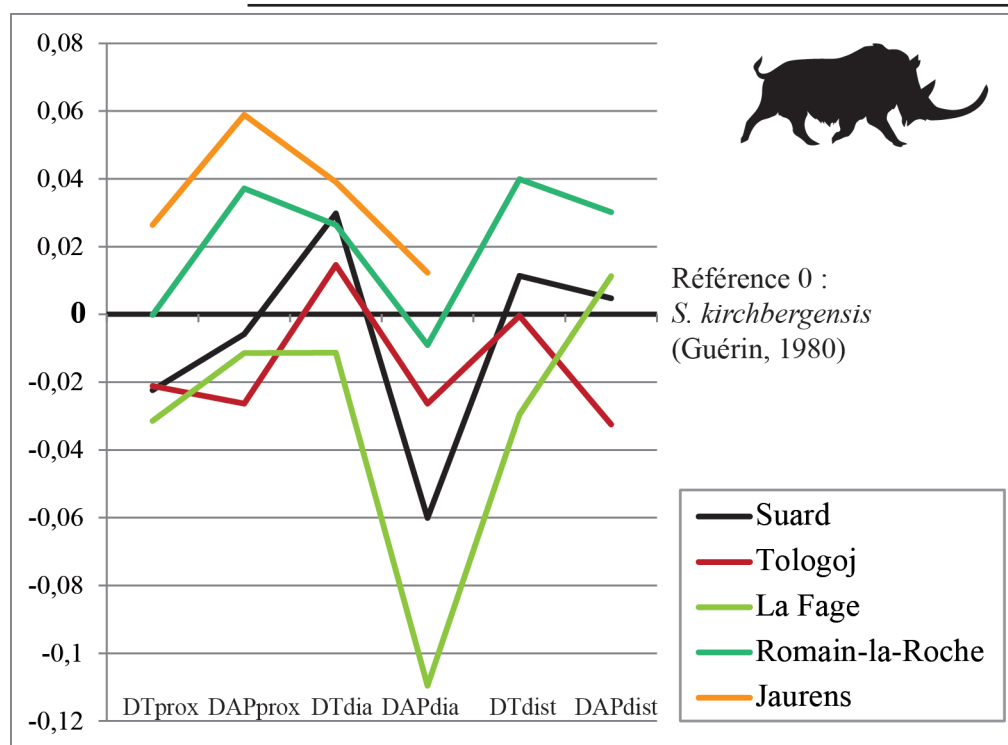


Figure 180 : Diagramme de Simpson comparant les radius de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *S. kirchbergensis* (Guérin, 1980).

- ***Stephanorhinus hemitoechus*.**

Le bord postérieur de l'articulation proximale forme un « V » très obtus (Fig. 182). Le bord antérieur est quant à lui fortement ondulé et doté d'un processus coronoïde très développé. La tubérosité latérale est très développée formant une pente douce depuis l'articulation.

Sur la diaphyse, l'un des radius (n° 23070) est doté un trou nourricier à l'endroit décrit par Guérin (1980), c'est-à-dire, assez haut sur la diaphyse et situé sur le bord latéral. Le second n'en présente pas (n°1839).

Sur l'extrémité distale, le sillon pour l'extenseur radial du carpe est très large et peu profond. La portion antérieure de l'articulation ne présente pas de replat.

D'un point de vue métrique (Fig. 181), les extrémités proximale et distale sont toutes les deux très massives tandis que chez les *S. hundsheimensis* du Vallonet, seule la proximale est de taille importante alors qu'à Pietrafitta, il s'agit de la distale. La taille du radius du *S. etruscus* du



Valdarno est toujours inférieure aux *S. hemitoechus* de Lunel-Viel ou de Villavieja. La diaphyse semble toujours assez grêle quel que soit le taxon. Sur le radius, la taille du rhinocéros de Lunel-Viel du Pléistocène moyen est légèrement inférieure à celle du rhinocéros de Villavieja du Pléistocène supérieur.

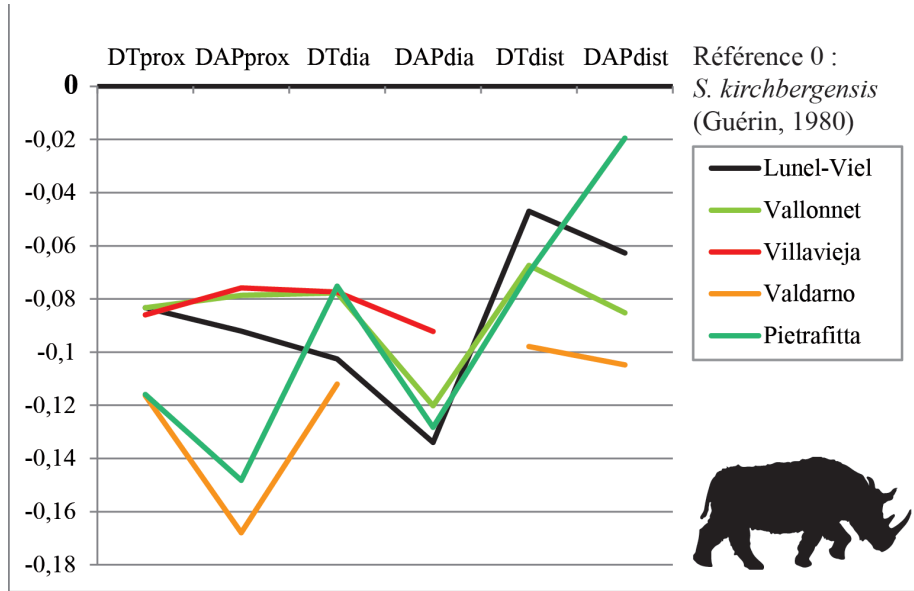


Figure 181 : Diagramme de Simpson comparant les radius de *S. etruscus* (Valdarno), *S. hundsheimensis* (Vallonnet, Pietrafitta) et *S. hemitoechus* (Villavieja) du Pléistocène inférieur, moyen et supérieur. Référence 0 : *S. kirchbergensis* (Guérin, 1980).

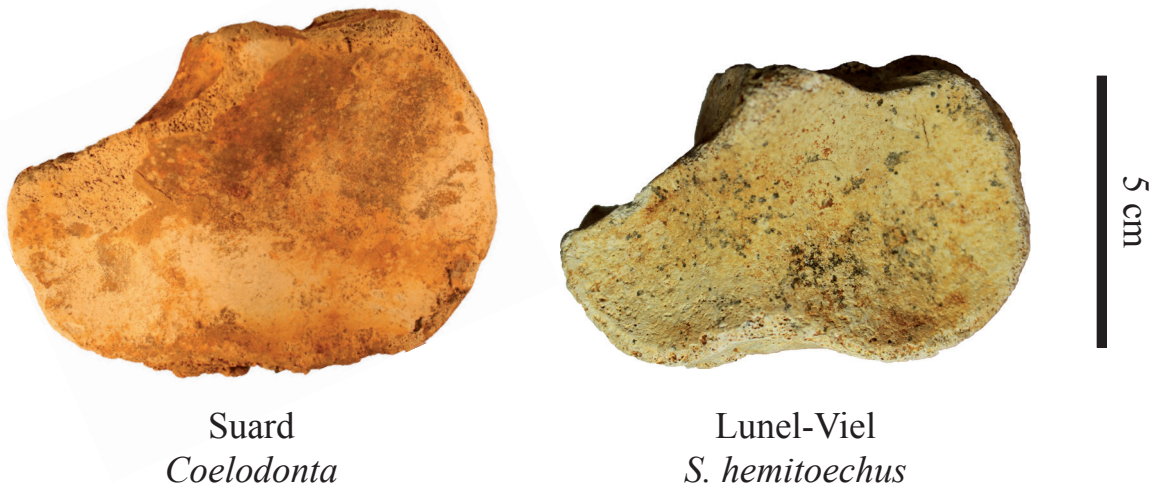


Figure 182 : Anatomie comparée de la vue supérieure de la surface articulaire proximale des radius droits de *Coelodonta* (Suard c. 52) et de *S. hemitoechus* (Lunel-Viel I, n°1839)



c) *Ulna*.

Dix ulna ont pu être étudiés (**Tabl. 72**) dont six attribués à *Coelodonta* (Suard), trois à *S. hemiteochus* (Lunel-Viel) et un à *S. kirchbergensis* (Pech de l'Azé II c.9 à 7). Ils sont tous assez fragmentés ce qui limite fortement l'étude.

Site	Gauche	Droit	Total
<i>Coelodonta</i>			
Suard	3	3	6
<i>S. hemiteochus</i>			
Lunel-Viel		3	3
<i>S. kirchbergensis</i>			
Pech de l'Azé II c.9 à 7	1		1
Total	4	6	10

Tableau 72 : Inventaire des ulna de rhinocéros du corpus d'étude.

Sur l'extrémité proximale des ulna attribués à *Coelodonta*, le bec est très exprimé et une profonde dépression est creusée à la base de l'articulation. Sur l'exemplaire correspondant à *S. kirchbergensis*, le bec est marqué mais la dépression est inexistante. Enfin, chez *S. hemiteochus*, le bec est assez modeste et la dépression présente bien que moins creusée que chez *Coelodonta* (**Fig. 183**).

L'extrémité distale n'est connue que chez *Coelodonta* et *S. kirchbergensis*. Chez les deux taxons, en avant de la surface articulaire pour le triquetum, il existe une petite facette pour le lunatum. Elle n'est néanmoins pas exprimée de la même façon : à Pech de l'Azé II c. 9 à 7, la facette est bien dessinée et complètement dans la continuité de la facette pour le triquetum. A Suard, la facette est extrêmement réduite et elle est séparée de la facette pour le triquetum par une dépression bien délimitée.

D'un point de vue métrique (cf. annexe p. 197 à 198), les ulna de Suard semblent assez graciles par rapport à ceux du *Coelodonta* de Jaurens sans être aussi réduite que ceux de Tologoj. Les dimensions des ulna de Lunel-Viel sont quant à eux surtout très proches de ceux de la Caune de l'Arago.



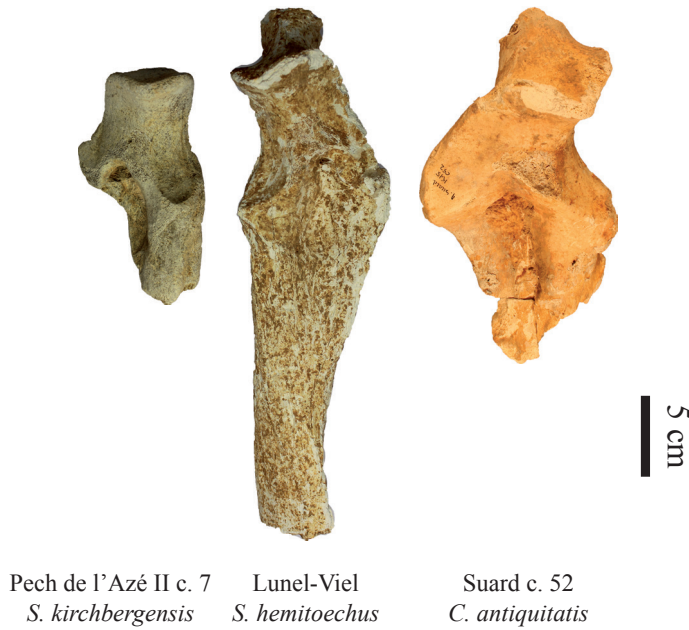


Figure 183 : Anatomie comparée de la vue antérieure de l'extrémité proximale des ulnas de *S. kirchbergensis* (gauche, Pech de l'Azé II c. 7 n°247), *S. hemitoechus* (droit, Lunel-Viel I n°3446) et *C. antiquitatis* (droit, Suard c. 52)

d) *Carpiens.*

Les carpiens étudiés appartiennent au trois taxons de rhinocéros de la fin du Pléistocène (Tabl. 73). *Coelodonta* est le mieux représenté avec un total de 28 os puis *S. kirchbergensis* avec 4 os et enfin *S. hemitoechus* pour lequel seul un hamatum a été observé.

Des pisiformes sont connus dans le site de Coudoulous II c.9 mais ils n'ont pas été joints à l'étude puisqu'ils sont particulièrement mal représentés dans le corpus d'étude.

Os	Site	Taxon	Gauche	Droit	Total
Scaphoïde	Suard	<i>Coelodonta</i>		2	2
	Pech de l'Azé II c.9 à 7	<i>S. kirchbergensis</i>		1	1
	Coudoulous II c.9	<i>Coelodonta</i>	1		1
Lunatum	Suard	<i>Coelodonta</i>	1		1
	Coudoulous II c.9	<i>Coelodonta</i>	1	2	3
Triquetrum	Suard	<i>Coelodonta</i>		1	1
	Pech de l'Azé II c.9 à 7	<i>S. kirchbergensis</i>	1		1
	Coudoulous II c.9	<i>Coelodonta</i>	1	1	2
Trapézoïde	Suard	<i>Coelodonta</i>	1	1	2
	Coudoulous II c.9	<i>Coelodonta</i>		3	3
Capitatum	Suard	<i>Coelodonta</i>		1	1
	Coudoulous II c.9	<i>Coelodonta</i>		3	3
	Peyre	<i>Coelodonta</i>	1		1
Hamatum	Lunel-Viel	<i>S. hemitoechus</i>		1	1
	Suard	<i>Coelodonta</i>		2	2
	Pech de l'Azé II c.9 à 7	<i>S. kirchbergensis</i>		2	2
	Coudoulous II c.9	<i>Coelodonta</i>	2	2	4
	Pech de l'Azé II c.6	<i>Coelodonta</i>		1	1
	Peyre	<i>Coelodonta</i>	1		1
Total <i>Coelodonta</i>			9	19	28
Total <i>S. hemitoechus</i>				1	1
Total <i>S. kirchbergensis</i>			1	3	4
Total rhinocéros			10	23	33

Tableau 73 : Inventaire des carpiens de rhinocéros du corpus d'étude.



- **Scaphoïde.**

Des scaphoïdes de *Coelodonta* retrouvés à Suard (n=2) et Coudoulous II c. 9 (n=1) et de *S. kirchbergensis* de Pech de l'Azé II c.9 à 7 (n=1). Ils présentent globalement les critères morphologiques-types décrits pour chacun de ces taxons par Guérin (1980 ; 2010).

La face articulaire proximale forme un large triangle aux bords arrondis chez les *Coelodonta* tandis qu'ils sont plus aigus chez *S. kirchbergensis*.

Le bord médial des scaphoïdes de *Coelodonta* est arrondi et très convexe. Son point d'inflexion maximum est situé assez haut. Pour l'exemplaire de *S. kirchbergensis*, le bord médial est assez haut et plus faiblement convexe que chez *Coelodonta*.

Le bord latéral des scaphoïdes de *Coelodonta*, est assez court et faiblement convexe tandis que chez *S. kirchbergensis*, il est concave.

Antoine (2002) note que chez *Coelodonta*, la hauteur antérieure de l'os est largement plus importante que la longueur postérieure. Chez *S. kirchbergensis*, cette différence existe mais est moins marquée comme l'illustre l'indice : Hauteur antérieure/Hauteur postérieure*100 (cf. annexe p. 199). Chez les *Coelodonta*, il est égal ou légèrement supérieur à 80 tandis que pour *S. kirchbergensis* il est égal à 93.

La taille des scaphoïdes des *Coelodonta* varie selon les gisements (**Fig. 184**). Ceux de La Fage sont beaucoup plus bas et étroits que ceux des *C. a. antiquitatis* de Jaurens. Ceux de Suard occupent une place intermédiaire tandis que les scaphoïdes des sites de Coudoulous II c. 9 et de Romain-la-Roche de la toute fin du stade isotopique 6 ont une taille plus comparable au *Coelodonta* du Pléistocène supérieur.



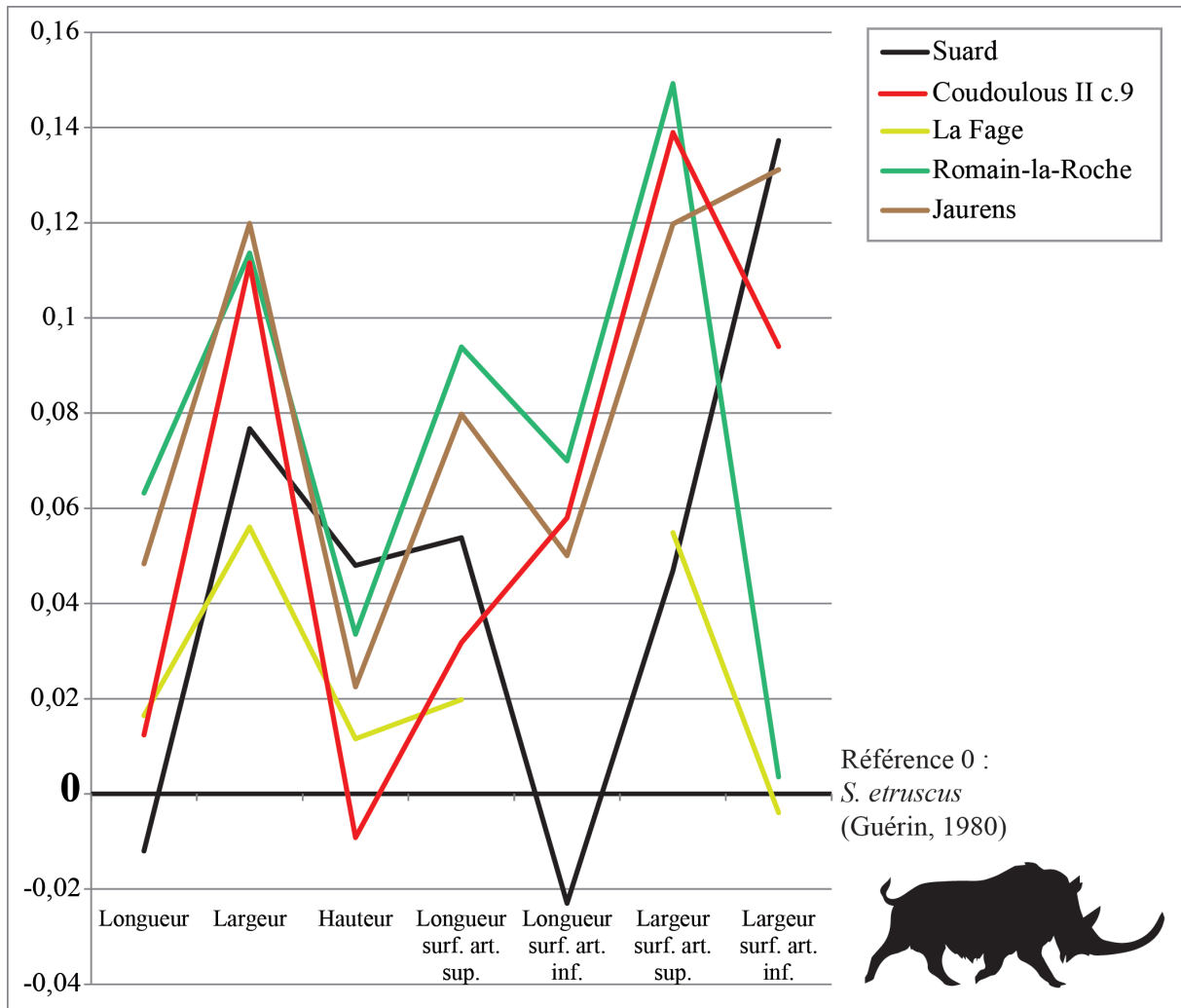


Figure 184 : Diagramme de Simpson comparant les scaphoïdes de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *S. etruscus* (Guérin, 1980).

D'un point de vue morphométrique (Fig. 185), les *S. kirchbergensis* de Taubach et de Vergranne, gisements de stades isotopiques tempérés, ont des dimensions beaucoup plus modestes que les individus de Pech de l'Azé II c. 9 à 7 et d'Ehringsdorf qui correspondent à un stade glaciaire (MIS 6).



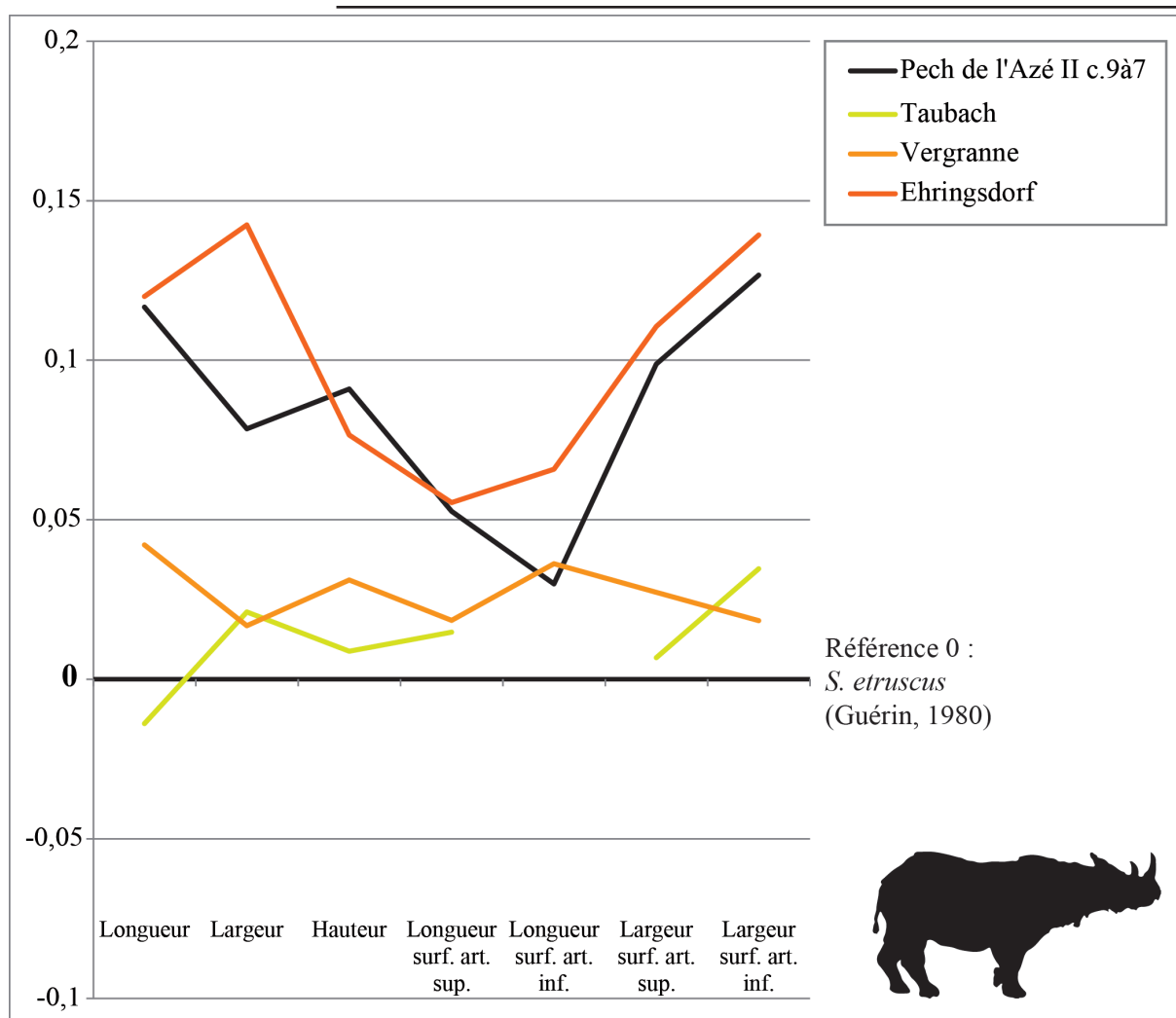


Figure 185 : Diagramme de Simpson comparant les scaphoïdes de *Stephanorhinus* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *S. etruscus* (Guérin, 1980).

- **Lunatum.**

Quatre os lunatum attribués à *Coelodonta* ont été étudiés : trois proviennent de Suard et un de Coudoulous II c. 9. Les critères morphologiques observés précédemment permettent cette attribution taxinomique (Borsuk-Bialynicka, 1973 ; Guérin, 1980 ; 2010 ; Antoine, 2002).

Sur l'extrémité distale de la face antérieure, la pointe est assez peu saillante. Sur son extrémité latérale, la facette qui répond à l'ulna est bien exprimée.

Sur la face latérale, la facette distale forme une longue bande unie et n'est pas divisée en plusieurs facettes comme chez les *Stephanorhinus*.



D'un point de vue métrique, les dimensions des lunatum des *Coelodonta* (*C. tologoijensis*, *C. a. praecursor* et *C. a. antiquitatis*) sont assez homogènes (cf. annexe p. 200 ; **Fig. 186**). Les *C. a. praecursor* les plus anciens de La Fage et de Suard ont des lunatum beaucoup plus étroits que les *C. a. praecursor* de la toute fin du stade isotopique 6 et que les *C. a. antiquitatis*. *C. tologoijensis* ne se différencie pas métriquement sur cet os de ce second groupe.

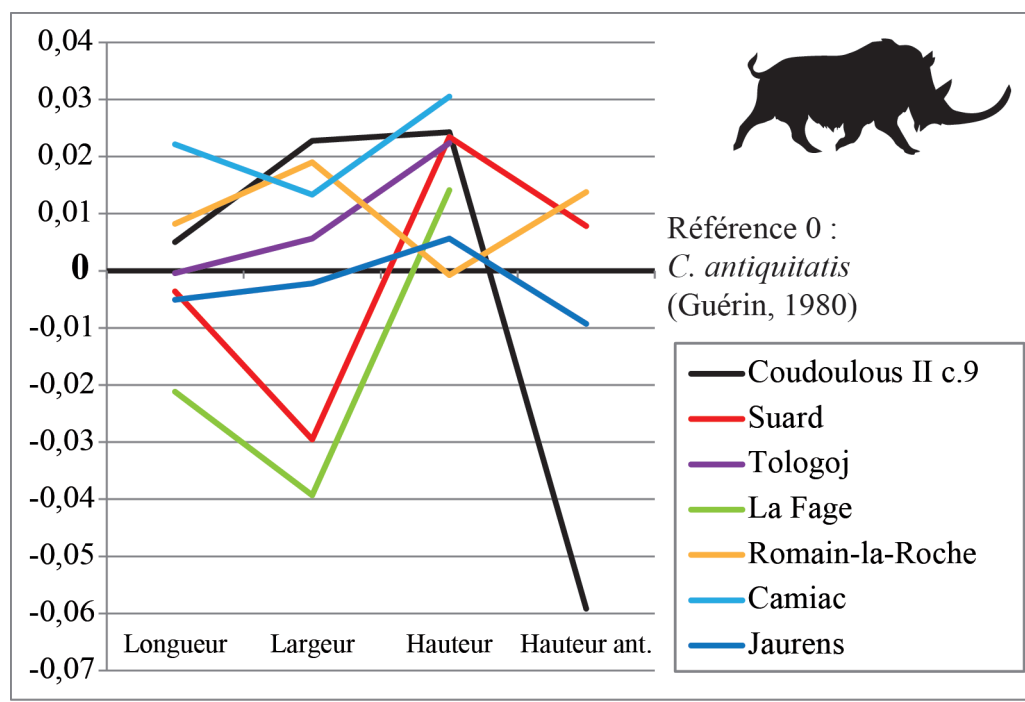


Figure 186 : Diagramme de Simpson comparant les lunatum de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980).

- **Triquetrum.**

Quatre os triquetrum ont été étudiés : trois attribués à *Coelodonta* (Coudoulous II c. 9 : n=2 ; Suard : n=1) et un à *S. kirchbergensis* (Pech de l'Azé II c.9 à 7) en fonction de critères énoncés dans la littérature (Borsuk-Bialynicka, 1973 ; Guérin, 1980 ; 2010 ; Antoine, 2002).

La face antéro-externe des triquetrum des *Coelodonta* est très souvent plus large que haute tandis que chez *S. kirchbergensis* cette face est souvent bien plus haute que large. L'indice Hauteur max/Largeur max*100 permet de mesurer cette différence (cf. annexe p. 201) : il est toujours inférieur à 100 pour les *Coelodonta* et presque toujours supérieur à 100 pour les *S. kirchbergensis*.



Comme pour les lunatum, la taille des triquetrum des *Coelodonta* est très homogène (Fig. 187). Pour les *S. kirchbergensis*, les dimensions des triquetrum des rhinocéros de Vergranne et de Pech de l'Azé II c. 9 à 7 sont assez proches. Bien que les proportions du lunatum de Vergranne sont surprenantes par rapport aux autres *S. kirchbergensis*. Néanmoins, la variabilité morphométrique des carpiens de cette espèce est encore mal connue. En revanche, ceux des individus de Taubach ou d'Ehringsdorf sont proportionnellement beaucoup plus étroits (Fig. 188).

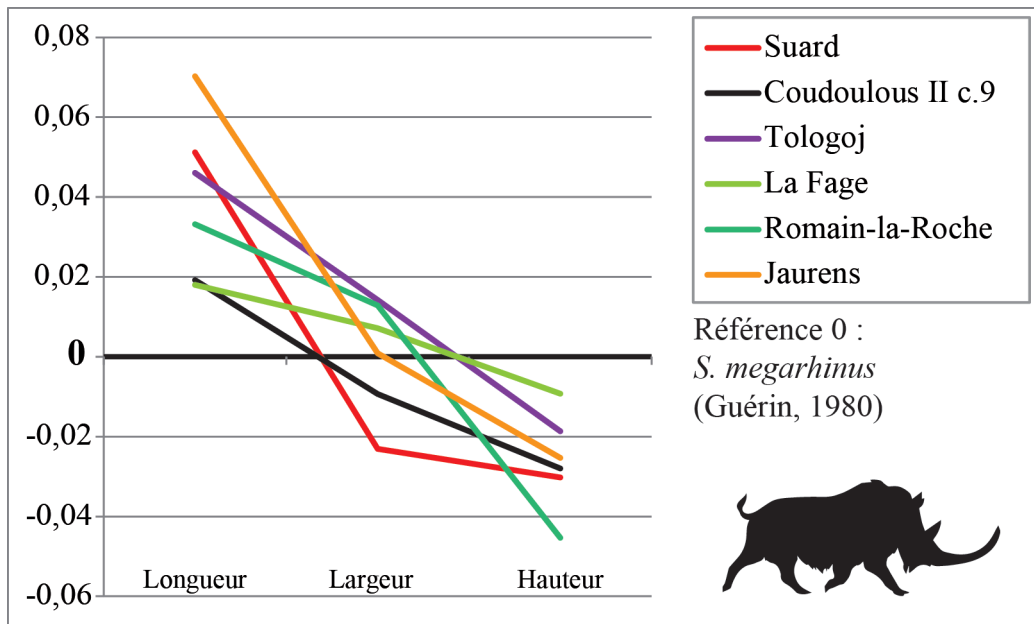


Figure 187 : Diagramme de Simpson comparant les triquetrum de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *S. megarhinus* (Guérin, 1980).

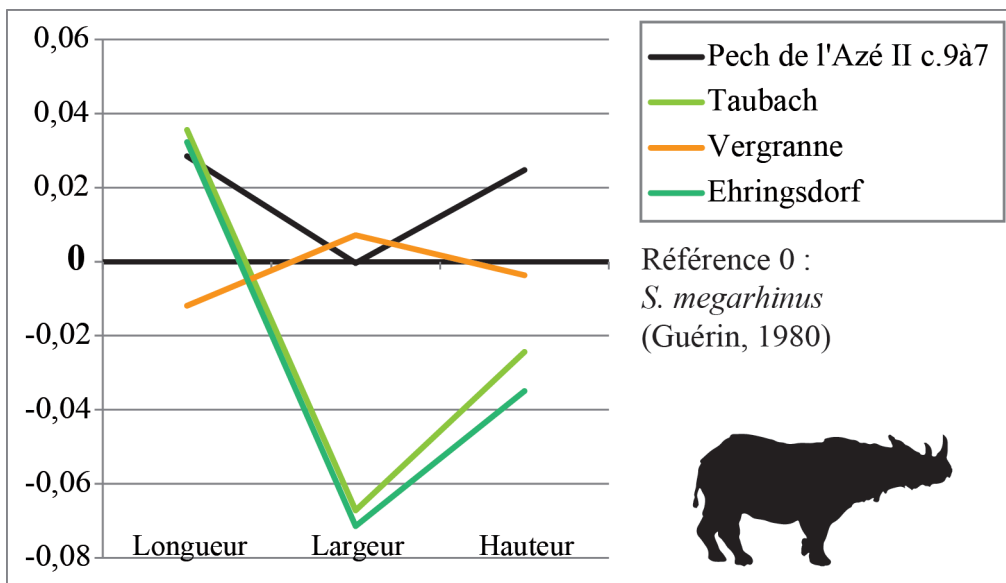


Figure 188 : Diagramme de Simpson comparant les triquetrum de *S. kirchbergensis* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *S. megarhinus* (Guérin, 1980).



- **Trapézoïde**

Cinq trapézoïdes attribués à des *Coelodonta* ont été étudiés (Coudoulous II c.9 : n=3 et Suard : n=2) à l'aide des critères observés précédemment (Borsuk-Bialynicka, 1973 ; Guérin, 1980 ; 2010 ; Antoine, 2002).

Sur la face médiale, la facette pour le trapèze est très étendue vers le bord proximal. A Coudoulous II et Suard, la surface touche complètement le bord distal également. La face supérieure forme un rectangle où le bord antérieur est légèrement plus étendu que le bord postérieur. La face inférieure forme une large ellipse très régulière.

Les dimensions des trapézoïdes des différents *Coelodonta* sont assez similaires. Seul le rhinocéros de Romain-la-Roche se distingue légèrement par sa taille globalement plus importante (**Fig. 189**).

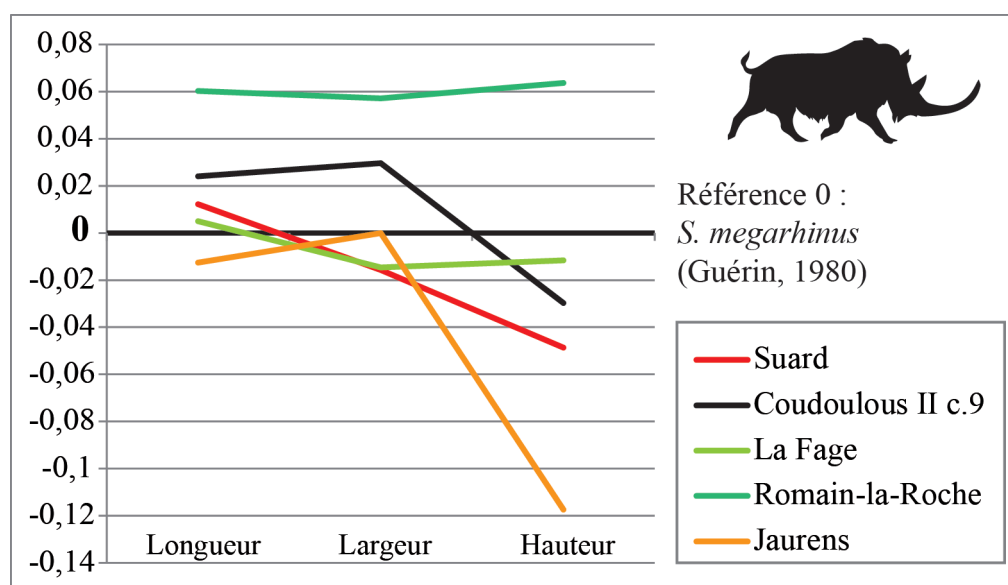


Figure 189 : Diagramme de Simpson comparant les trapézoïdes de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *S. megarhinus* (Guérin, 1980).

- **Capitatum**

Cinq capitatum attribués à *Coelodonta* à partir des critères établis en bibliographie (Borsuk-Bialynicka, 1973 ; Guérin, 1980 ; 2010 ; Antoine, 2002) ont été étudiés. Ils proviennent des



sites de Suard (n=1), Coudoulous II c.9 (n=3) et Peyre (n=1).

Le bord proximal de la face antérieure est rectiligne et la tubérosité postérieure est étendue et recourbée. Sur la face latérale, la facette qui répond à l'hamatum est carrée et étendue vers l'arrière. L'articulation distale est très large et son bord latéral est continu, rectiligne, sans échancrure.

Comme la plupart des autres carpiens, les dimensions des capitatum sont assez proches entre les différentes populations de *Coelodonta* (Fig. 190). Les capitatum des rhinocéros de La Fage Suard, Coudoulous II c. 9 et Peyre sont proportionnellement plus étroits et plus hauts que ceux de Jaurens et de Romain-la-Roche.

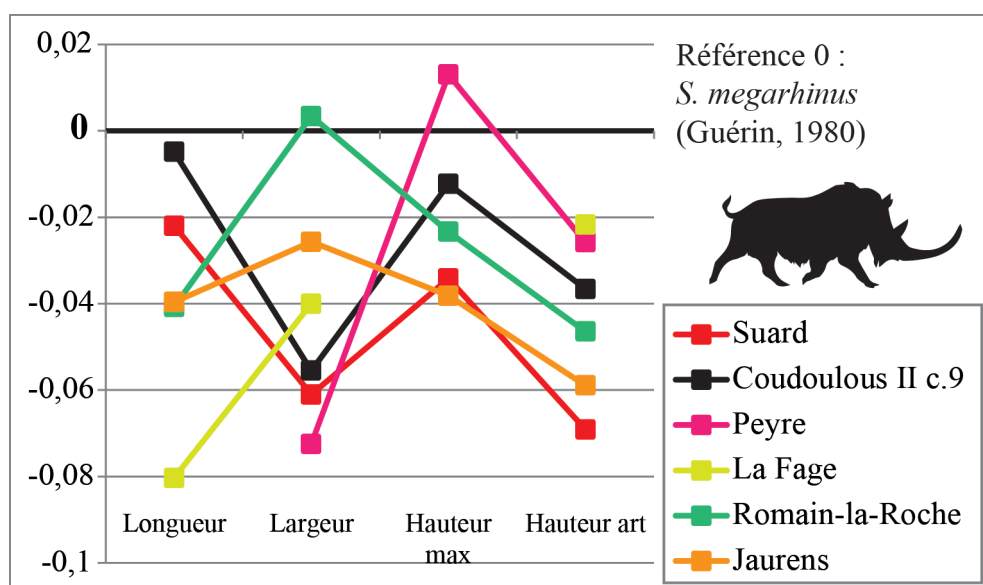


Figure 190 : Diagramme de Simpson comparant les capitatum de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *S. megarhinus* (Guérin, 1980).

- **Hamatum.**

Onze hamatum de rhinocéros ont été étudiés à partir d'observations morphométriques antérieures (Borsuk-Bialynicka, 1973 ; Guérin, 1980 ; 2010 ; Antoine, 2002 ; Lacombat, 2003). Un a pu être attribué à *S. hemitoechus* (Lunel-Viel), deux à *S. kirchbergensis* (Pech de l'Azé II c. 9 à 7) et huit à *Coelodonta* (Coudoulous II c. 9 : n=4 ; Pech de l'Azé II c. 6 : n=1 ; Peyre : n=1 et Suard : n=2).



Sur la face antérieure, le bord latéral est plus haut que le bord médial chez *S. hemitoechus*, chez *S. kirchbergensis* et *Coelodonta* la différence de hauteur est beaucoup plus marquée. Le bord distal de cette face est convexe chez *S. kirchbergensis* et *Coelodonta* et plus plate chez *S. hemitoechus*. L'angle médial est plus pointu et mieux marqué chez *Coelodonta* que chez les *Stephanorhinus* (Fig. 191).

En vue supérieure, les facettes pour le triquetrum et le métacarpe V sont clairement séparées sur l'os de Lunel-Viel alors qu'elles sont collées à Pech de l'Azé II c. 9 à 7. Pour les *Coelodonta*, ce contact existe presque toujours (absent sur un hamatum sur 8 – Suard n° ?) mais il se fait très en retrait.

La taille du hamatum des *Coelodonta* et des *S. hemitoechus* varie très peu comme l'avait déjà observé Lacombat, 2003 (Fig. 192, et 193). L'os de Lunel-Viel est métriquement et proportionnellement particulièrement proche de ceux de La Fage. Pour le *S. kirchbergensis* de Pech de l'Azé II c. 9 à 7, un seul os a été considéré, l'autre étant trop altéré. La taille de l'individu de Pech de l'Azé II c. 9 à 7 est très importante, égalant presque ceux de Taubach (Fig. 194). Par rapport à ce site, il est beaucoup plus large et se rapproche proportionnellement plus d'Ehringsdorf.

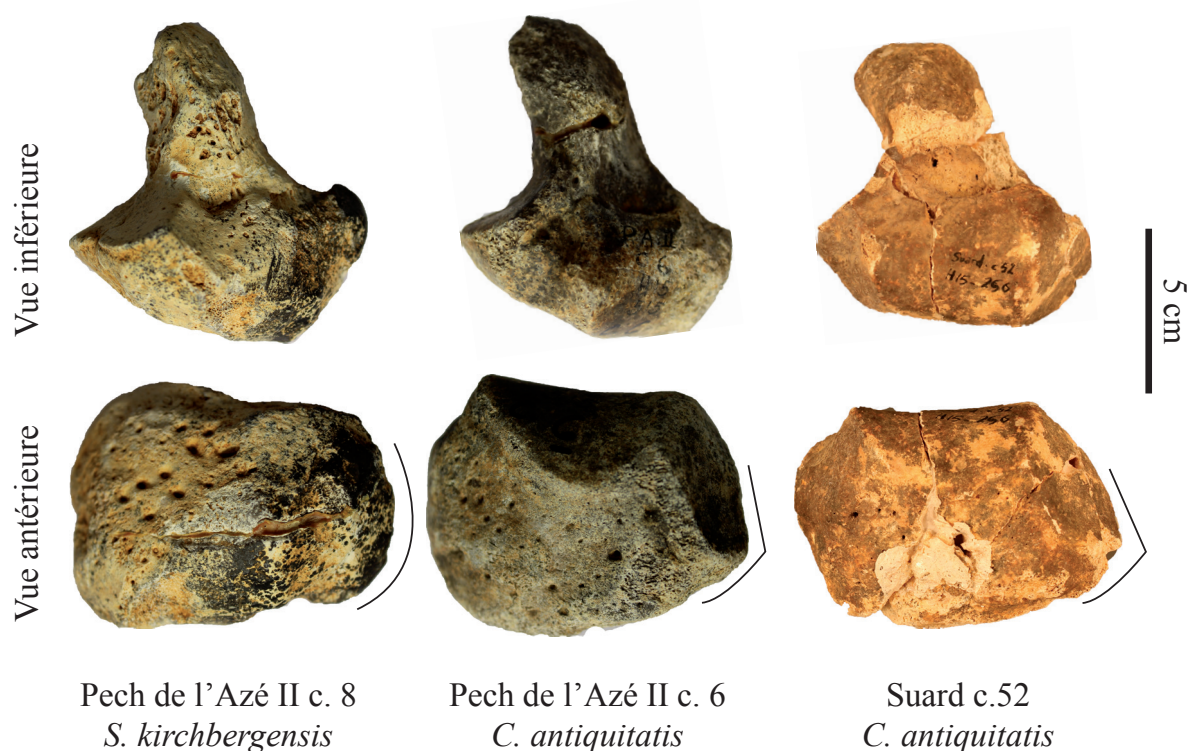


Figure 191 : Anatomie comparée des hamatum droits de *S. kirchbergensis* (Pech de l'Azé II c. 8 n°645) et *C. antiquitatis* (Pech de l'Azé II c. 6 n°515 ; Suard c. 52 n°H15-256) .



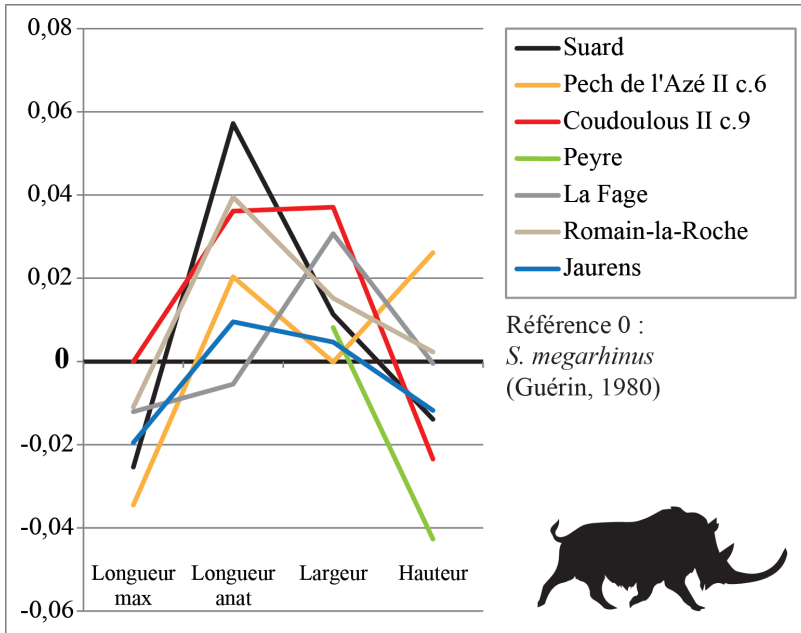


Figure 192 : Diagramme de Simpson comparant les hamatum de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *S. megarhinus* (Guérin, 1980).

Figure 193 : Diagramme de Simpson comparant les hamatum de *S. hemitoechus* (Arago, La Fage, Cova del Gegant), *S. etruscus* (Senèze) et *S. hudsheimensis* (Isernia) du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *S. megarhinus* (Guérin, 1980).

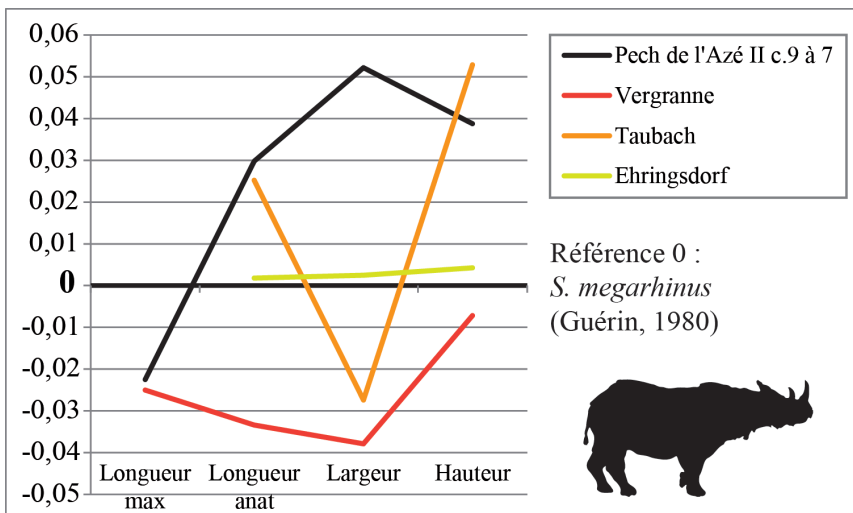
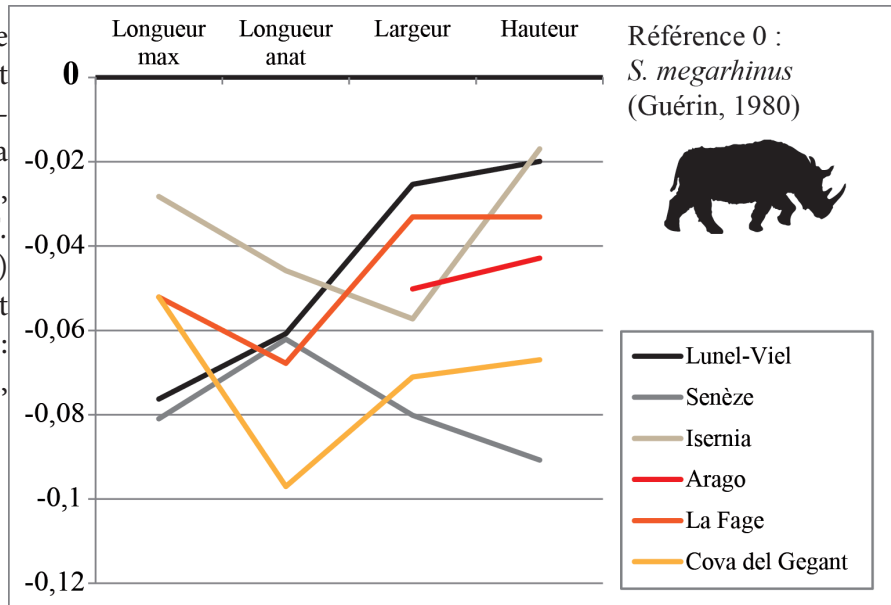


Figure 194 : Diagramme de Simpson comparant les hamatum de *S. kirchbergensis* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *S. megarhinus* (Guérin, 1980).



e) *Métacarpiens.*

Les métacarpiens de rhinocéros sont généralement retrouvés en bon état de conservation. Tous les métacarpiens de *Coelodonta* et de *S. hemitoechus* sont représentés tandis que pour *S. kirchbergensis* seuls les métacarpiens II sont connus dans le corpus (Tabl. 74). L'effectif de ces os est toujours très restreint, limitant fortement les études statistiques.

Os	Site	Taxon	Gauche	Droit	Total
Métacarpiens II	Lunel-Viel I	<i>S. hemitoechus</i>	1	2	3
	Suard	<i>Coelodonta</i>	3	2	5
	Coudoulous II c.9	<i>Coelodonta</i>	1	1	2
	Coudoulous II c.9	<i>S. kirchbergensis</i>	1	1	2
Métacarpiens III	Lunel-Viel I	<i>S. hemitoechus</i>	1	1	2
	Suard	<i>Coelodonta</i>	2	1	3
	Coudoulous II c.9	<i>Coelodonta</i>	2	1	3
Métacarpiens IV	Lunel-Viel I	<i>S. hemitoechus</i>		1	1
	Suard	<i>Coelodonta</i>	1	3	4
	Coudoulous II c.9	<i>Coelodonta</i>	1	1	2
Total <i>Coelodonta</i>			10	9	19
Total <i>S. hemitoechus</i>			2	4	6
Total <i>S. kirchbergensis</i>			1	1	2
Total rhinocéros			13	14	27

Tableau 74 : Inventaire des métacarpiens de rhinocéros du corpus d'étude.

Les critères morphologiques permettant de distinguer les différents rhinocéros pléistocènes sont principalement centrés sur l'extrémité proximale sur les métacarpiens ont déjà été discuté par Borsuk-Bialynicka, 1973, Guérin (1980 ; 2010), Antoine (2002) et Lacombat (2003).

- **Métacarpiens II.**

La tubérosité postérieure de l'extrémité proximale est très peu développée chez les *Coelodonta* (Suard n=4 ; Coudoulous II n=2) tandis qu'elle est plus marquée sur deux des métacarpiens II de *S. hemitoechus* de Lunel-Viel I voire très exprimée sur le dernier (n°16002). Sur les deux exemplaires de *S. kirchbergensis* de Coudoulous II c. 9 (n°10520a et 20793) la tubérosité est beaucoup plus proéminente que chez les deux taxons précédents (Fig. 195).

La surface articulaire latérale est généralement constituée de deux facettes articulaires



formant un angle plus ou moins marqué selon les taxons. Ainsi les facettes articulaires latérales de *Coelodonta* de Suard (n=5) et de Coudoulous II c. 9 (n=2) forment un angle assez fermé tandis que chez *S. kirchbergensis* (Coudoulous II n°10520a et 20793) il est bien moins marqué. A Lunel-Viel I (n=3), la jonction entre les deux facettes est très faiblement échancrée comme chez les *S. hemitoechus*.

Sur la face médiale, la facette pour l'os trapézoïde est souvent bien exprimée chez *Coelodonta* (sur trois os sur les quatre permettant cette observation). Tandis que sur le seul métacarpien II suffisamment intact de *S. hemitoechus* (Lunel-Viel n° 1490) elle est très réduite. Sur les deux exemplaires de *S. kirchbergensis* de Coudoulous II c. 9, cette facette est complètement absente.

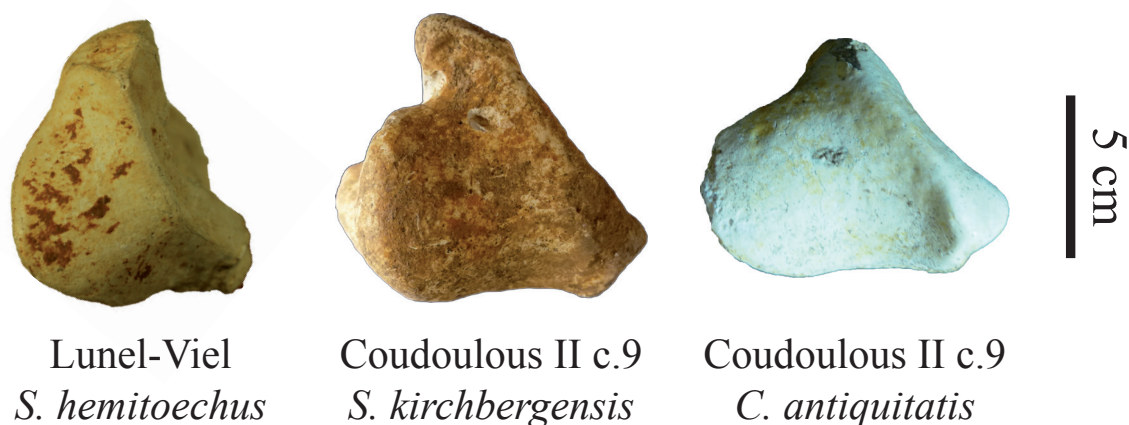


Figure 195 : Anatomie comparée de la vue supérieure de l'extrémité proximale des métacarpiens II gauches de *S. hemitoechus* (Lunel-Viel IV n°14413), *S. kirchbergensis* (Coudoulous II c. 9 n°10520a) et *C. antiquitatis* (Coudoulous II c. 9 n°P20-932).

Les métacarpiens II des *Coelodonta* du Pléistocène moyen de Coudoulous II c.9, de Romain-la-Roche et de Suard sont plus longs que ceux du Pléistocène supérieur de Jaurens. Ceux de Suard sont néanmoins plus courts que les *Coelodonta* de référence mesurés par Guérin (1980). De façon générale, les métacarpiens II de Romain-la-Roche, Coudoulous II c.9 et Suard ont des largeurs de la surface articulaire de l'extrémité proximale, de la diaphyse et de l'articulation de l'extrémité distale beaucoup plus étroites que ceux de Jaurens ou de la référence 0. Les métacarpiens de Suard se distinguent des autres populations par une diaphyse et une extrémité distale particulièrement grêles par rapport à une extrémité proximale comparable à celle des individus de Romain-la-Roche et de Coudoulous II c.9 (Fig. 196).



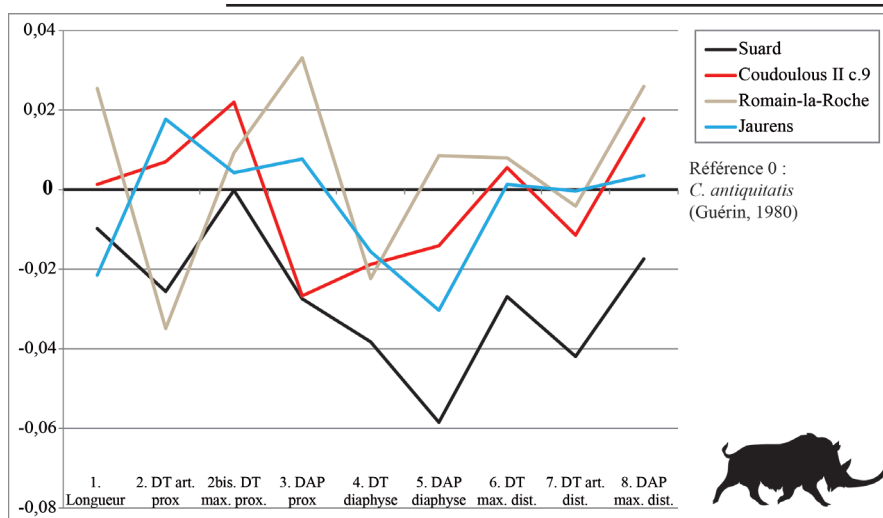


Figure 196 : Diagramme de Simpson comparant les métacarpiens II de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980).

De façon générale, les métacarpiens II des *Coelodonta* du Pléistocène moyen sont plus longs et plus graciles que ceux du Pléistocène supérieur (Fig. 197). Les individus de Jaurens se distinguent de ceux de Suard, Coudoulous II c.9 et de Romain-la-Roche à la fois sur l'extrémité proximale, l'extrémité distale et la diaphyse, toujours plus robustes. Les métacarpiens II de Romain-la-Roche sont très longs mais partagent globalement les mêmes proportions que ceux de Suard et de Coudoulous II c. 9.



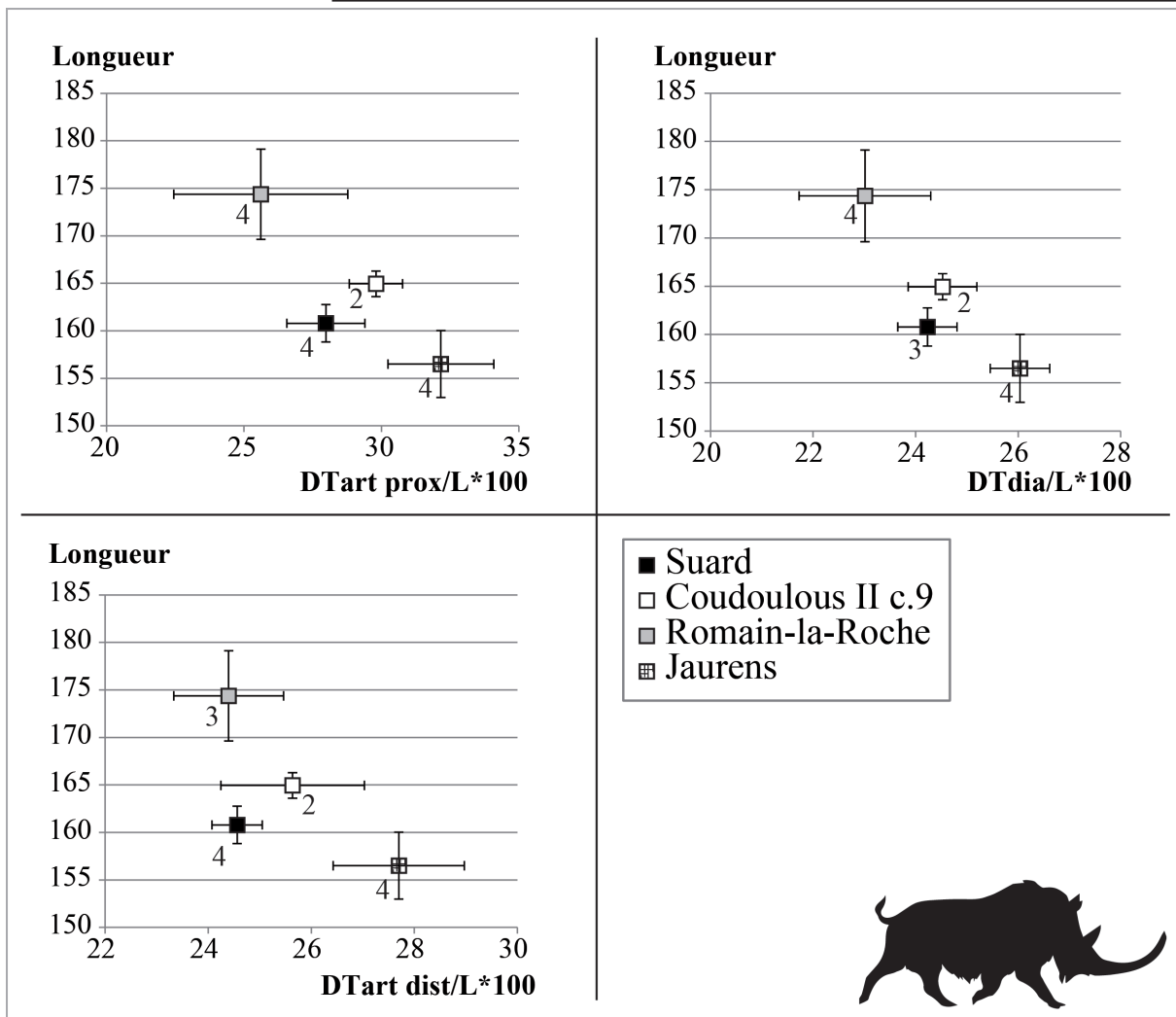


Figure 197 : Rapport de la longueur du métacarpien II par rapport à l'indice de robustesse de son articulation proximale (en haut à gauche), de sa diaphyse (en haut à droite) et de son articulation distale (en bas à gauche) chez plusieurs populations de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur.

Comme le remarque Lacombat (2003), les proportions des extrémités proximales et distales de *S. hemitoechus* sont assez semblables à celles de *S. hundsheimensis* (Soleilhac) et *S. etruscus* (Valdarno supérieur). En revanche, comme on peut le voir sur les individus de Pinilla del Valle et de la grotte de l'Observatoire, le métacarpien II des *S. hemitoechus* est plus court et doté d'une diaphyse plus large que ses prédécesseurs (Fig. 197).



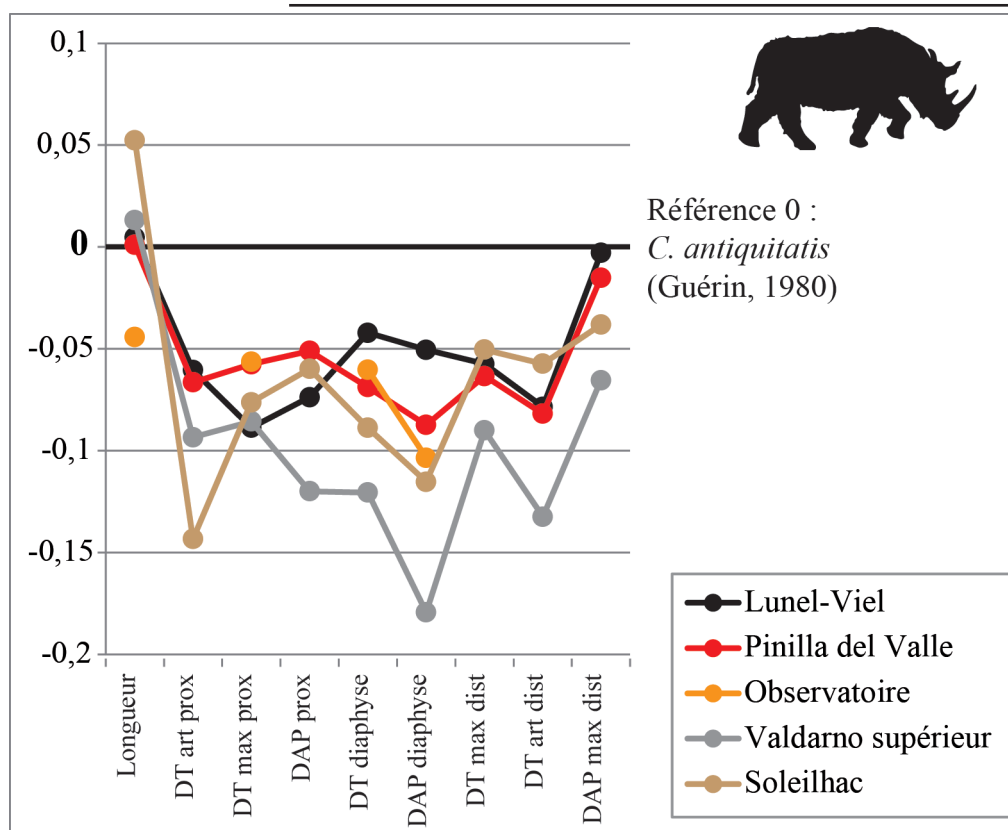


Figure 198 : Diagramme de Simpson comparant les métacarpiens II de *S. etruscus* (Valdarno), *S. hundsheimensis* (Soleilhac) et *S. hemitoechus* (Observatoire, Pinilla del Valle) du Pléistocène inférieur, moyen et supérieur. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980).

Les différents *Stephanorhinus* se distribuent sur le graphique comparant la longueur des métacarpiens II à la robustesse de la diaphyse ($DT_{dia}/Longueur \times 100$). Les métacarpiens II de Lunel-Viel I sont très semblables au *S. hemitoechus* de la Pinilla del Valle (Fig. 198). Ils se placent en bas à droite du graphique avec les individus de l'Observatoire encore plus petits et robustes. Les *S. etruscus* du Valdarno occupent une position intermédiaire entre *S. hemitoechus* et *S. hundsheimensis*. Ces derniers sont représentés à Soleilhac et sont beaucoup plus grands et graciles que *S. hemitoechus* atteignant presque les valeurs de *S. kirchbergensis*. Ces derniers rhinocéros présentent différents types de morphologie : à La Fage, ils sont très grands et élancés, à Taubach, la longueur des métacarpiens II est bien moins importante mais ils sont tout autant graciles. Les individus de Vergranne sont de taille plus modeste et de gabarit plus important.



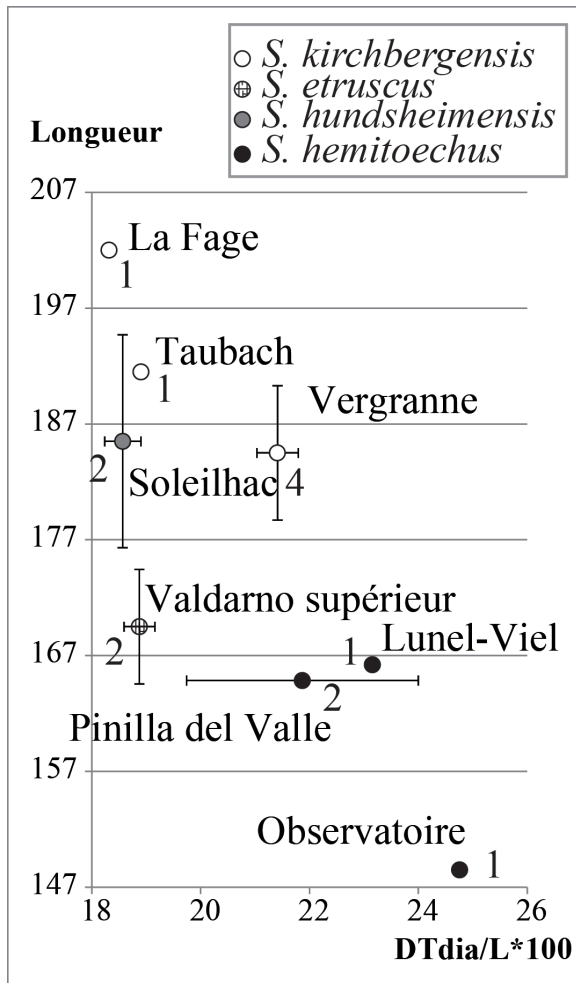


Figure 199 : Rapport de la longueur du métacarpien II par rapport à l'indice de robustesse de la diaphyse ($DT \text{ diaphyse} / \text{Longueur} * 100$) chez plusieurs taxons de *Stephanorhinus* du Pléistocène inférieur, moyen et supérieur. Les chiffres représentent les effectifs.

La taille des *S. kirchbergensis* varie énormément d'un site à l'autre (**Fig. 199**). L'extrémité proximale des métacarpiens II de Coudoulous II c.9 a des proportions proches d'Ehringsdorf ou de Taubach mais leur taille est beaucoup plus importante. A Vergranne, cette portion est globalement plus étroite et plus étirée en arrière que les autres populations.

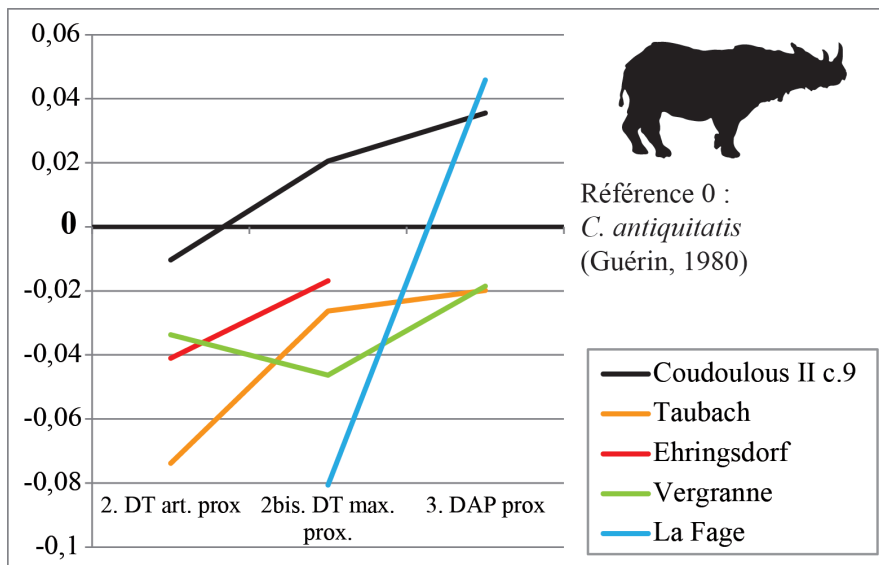


Figure 200 : Diagramme de Simpson comparant les métacarpiens II de *S. kirchbergensis* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980).



• **Métacarpiens III.**

Le bord antérieur de l'extrémité proximale est légèrement et régulièrement ondulé sur les six métacarpiens III étudiés attribués à *Coelodonta* (Suard : n° ?, ? et 14 ; Coudoulous II c.9 : n°10296, 20450 et 12341). Sur les deux os de *S. hemitoechus* (Lunel-Viel : n° 2870 et 3164) il est beaucoup plus ondulé (Fig. 201).

Sur la face latérale, les deux surfaces articulaires sont toujours séparées chez *Coelodonta*. La facette antérieure est toujours plus vaste que la postérieure. Sur les deux métacarpiens III de *S. hemitoechus*, les facettes sont également séparées avec une facette antérieure plus vaste que la postérieure mais celle-ci est plus arrondie que chez *Coelodonta*.

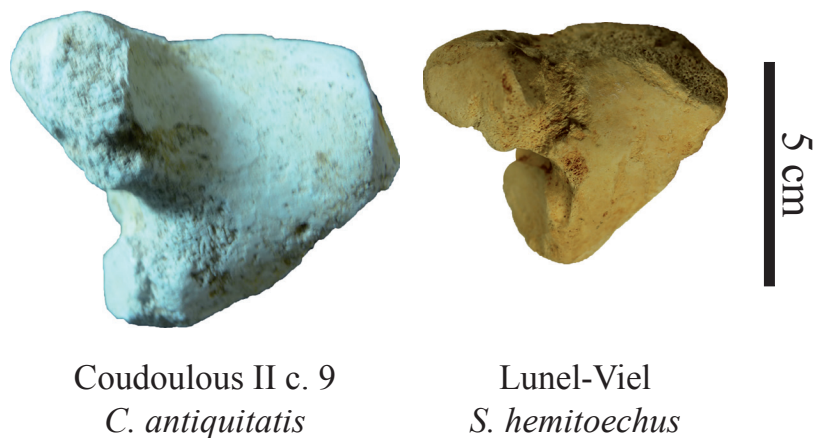


Figure 201 : Anatomie comparée de la vue supérieure de l'extrémité proximale des métacarpiens III gauches de *S. hemitoechus* (Lunel-Viel I c.8 n°2870) et *C. antiquitatis* (Coudoulous II c.9 n°P19-50).

D'un point de vue métrique, les métacarpiens III des *Coelodonta* du Pléistocène moyen sont généralement plus longs et plus étroits. En effet, les largeurs (DT sur le graphique) des rhinocéros de Suard, Coudoulous II c.9, Romain-la-Roche et La Fage sont toujours proportionnellement plus faibles par rapport aux rhinocéros de Camiac, de Jaurens et de l'individu de référence (*Coelodonta* mesurés par Guérin, 1980). Les métacarpiens III de Suard se rapprochent le plus de ceux de La Fage qui sont particulièrement étroits et plats. Ceux de Coudoulous II c.9 sont plus proches de Romain-la-Roche, plus robustes que les précédents (Fig. 202).



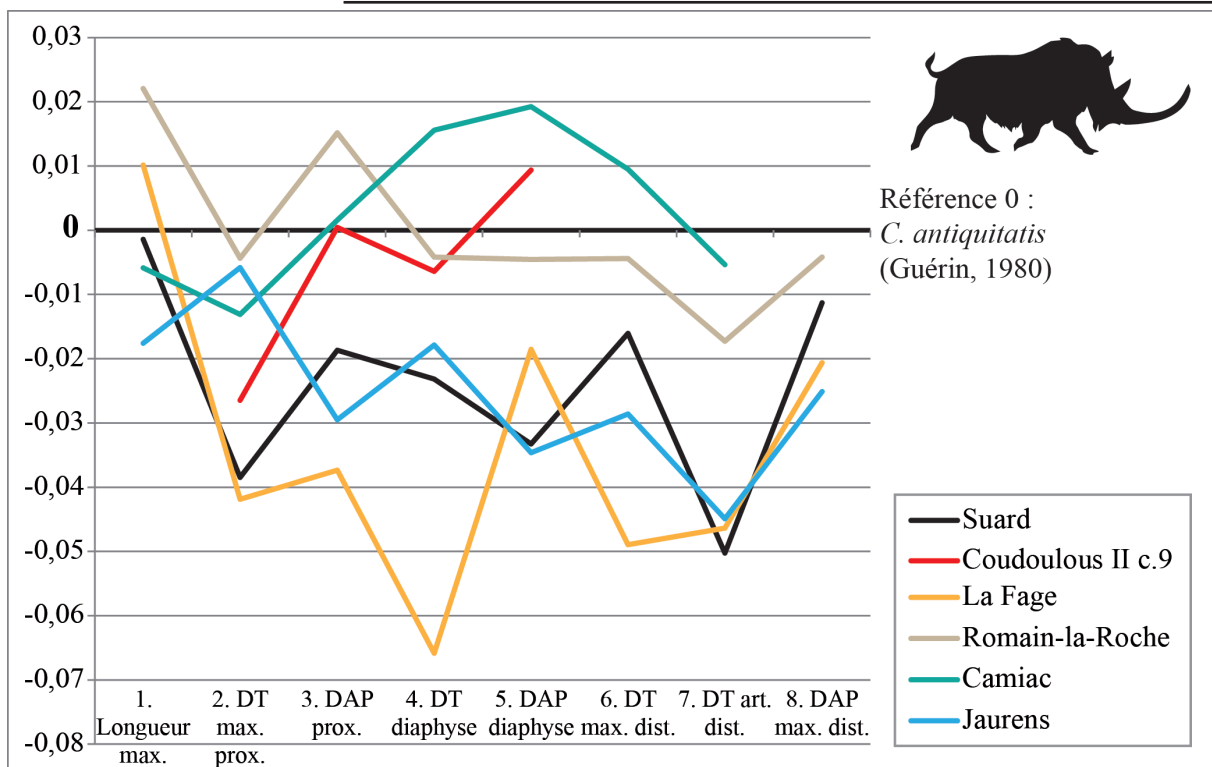


Figure 202 : Diagramme de Simpson comparant les métacarpiens III de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980).

La comparaison des longueurs des métacarpiens III des *Coelodonta* par rapport à l'indice de robustesse de l'extrémité proximale, distale et de la diaphyse les sépare en deux groupes chronologiques (**Fig. 203**). Les rhinocéros du Pléistocène moyen ont des métacarpiens III en moyenne plus longs et plus graciles que leurs homologues du Pléistocène supérieur.



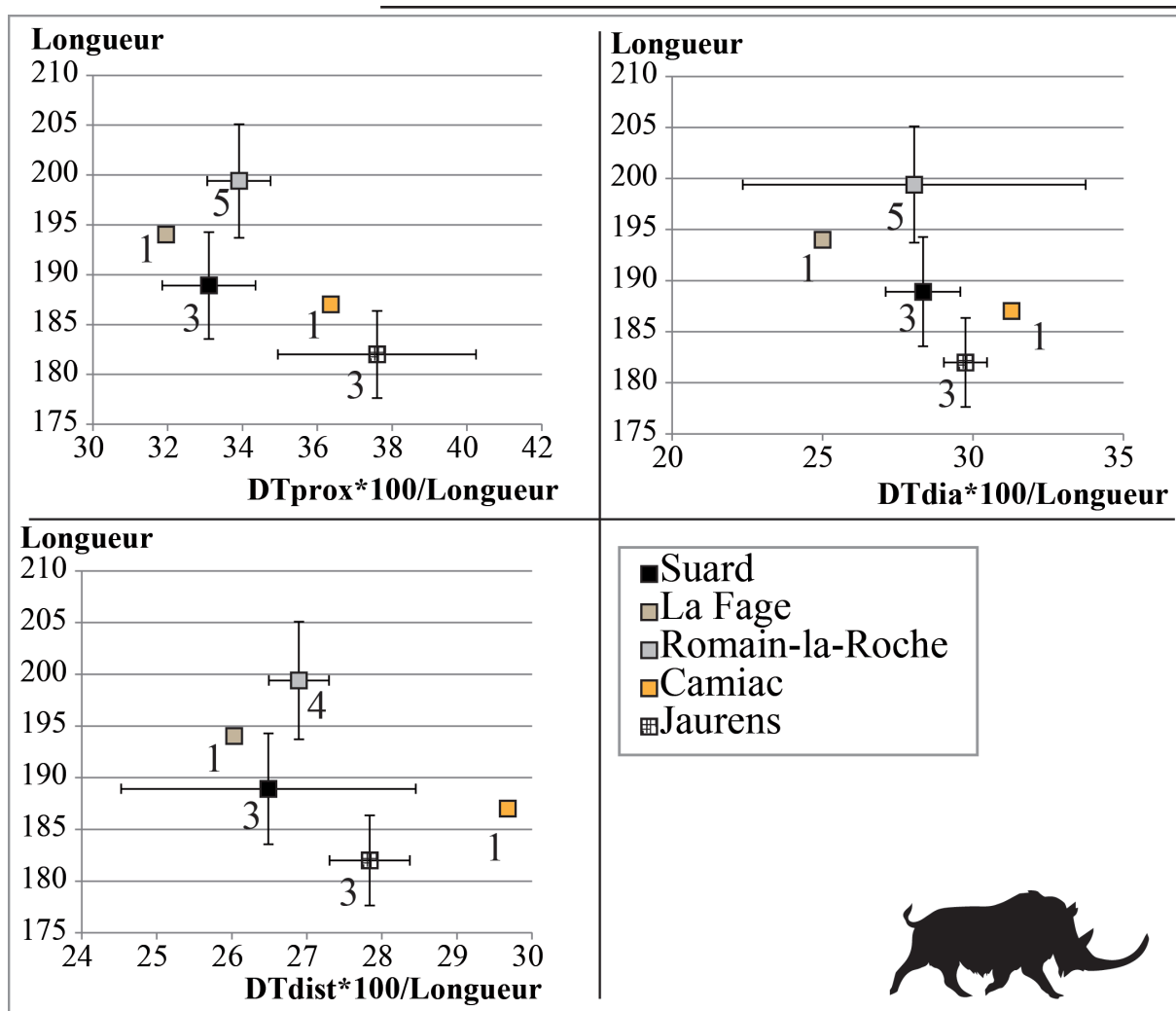


Figure 203 : Rapport de la longueur du métacarpien III par rapport à l'indice de robustesse de son articulation proximale (en haut à gauche), de sa diaphyse (en haut à droite) et de son articulation distale (en bas à gauche) chez plusieurs populations de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Les chiffres représentent les effectifs.

Pour *S. hemitoechus*, Lacombe (2003) ne remarque pas de différence métrique majeure entre *S. etruscus*, *S. hundsheimensis* et *S. hemitoechus* si ce n'est la robustesse plus importante de cette dernière espèce. A Lunel-Viel, la largeur de la diaphyse est proportionnellement très importante et comparable aux *S. hemitoechus* de la grotte de l'Observatoire, Pinilla del Valle et de La Fage (**Fig. 204**). La taille des métacarpien III de Lunel-Viel se rapproche surtout de ceux du stade isotopique 5 de Pinilla del Valle.



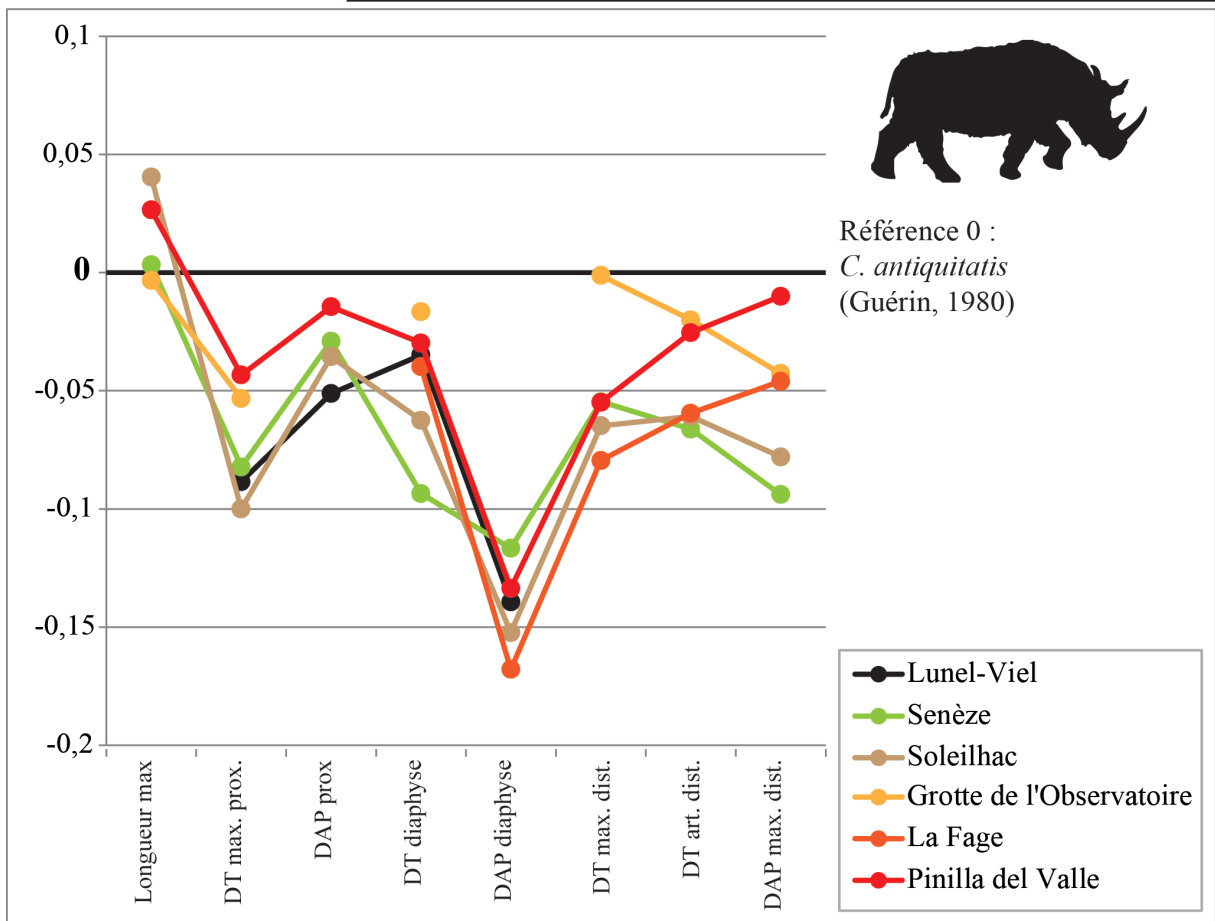


Figure 204 : Diagramme de Simpson comparant les métacarpiens III de *S. etruscus*, *S. hundsheimensis* et *S. hemitoechus* du Pléistocène inférieur, moyen et supérieur. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980).

- **Métacarpiens IV.**

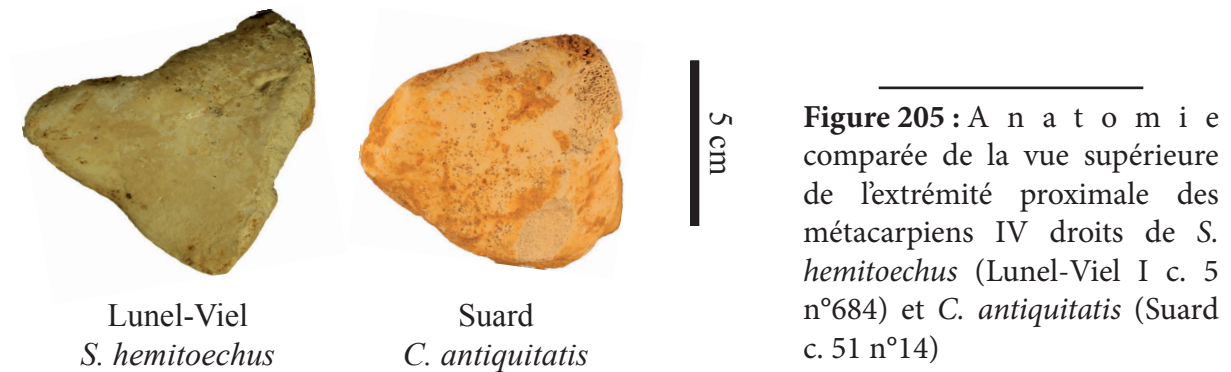
Sept métacarpiens IV ont été étudiés : six d'entre eux attribués à *Coelodonta* (Suard : n=4 ; Coudoulous II c. 9 : n=2) et un à *S. hemitoechus* (Lunel-Viel).

L'extrémité proximale est toujours très élargie en arrière. Chez *S. hemitoechus*, le bord postérieur est légèrement sinueux tandis que chez *Coelodonta*, il forme un « V » très ouvert en arrière et la surface en forme de triangle presque isocèle (**Fig. 205**).

La facette répondant au métacarpien V est à peine perceptible sur le métacarpien IV de Lunel-Viel, mais toujours très bien exprimée sur ceux de Coudoulous II c.9 et de Suard.



Chez *S. hemitoechus*, les facettes répondant au troisième métacarpien sont assez rapprochées ; la facette antérieure est étroite et allongée tandis que la postérieure est beaucoup plus vaste. Contrairement aux observations de Guérin (1980), les facettes observées sur les métacarpiens IV attribués à *Coelodonta* sont toujours très rapprochées mais nettement distinctes. La facette antérieure est allongée et plus haute que la postérieure ; la facette postérieure est plus vaste et forme un rectangle aux bords arrondis.



Métriquement, les rhinocéros de Romain-la-Roche et de Coudoulous II c. 9 sont de taille assez comparable tandis que celui de Suard est un peu plus petit (Fig. 206). Comme pour les autres métacarpiens, ils se distinguent du rhinocéros du Pléistocène supérieur de Jaurens et des *Coelodonta* de référence mesurés par Guérin (1980) par la gracilité des extrémités et de la diaphyse des os (Fig. 207).

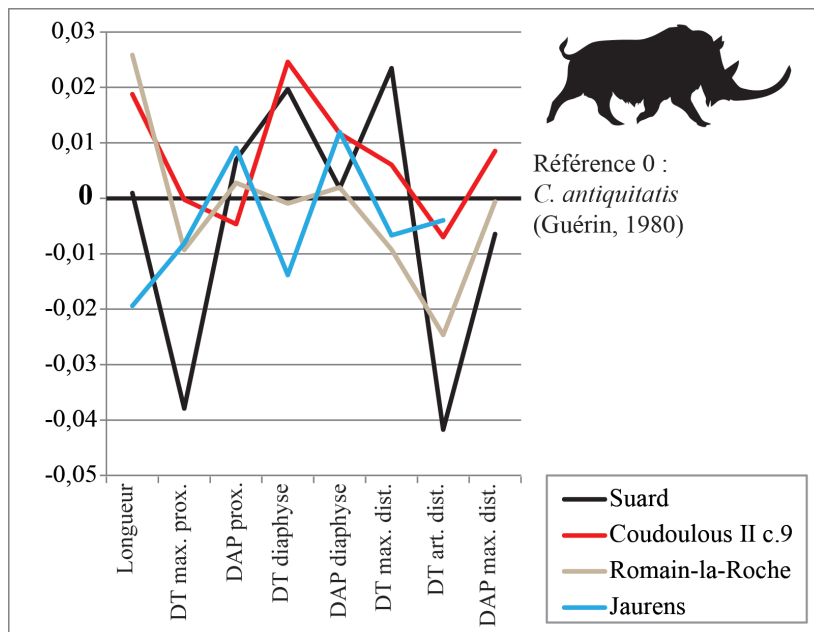


Figure 206 : Diagramme de Simpson comparant les métacarpiens IV de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980).



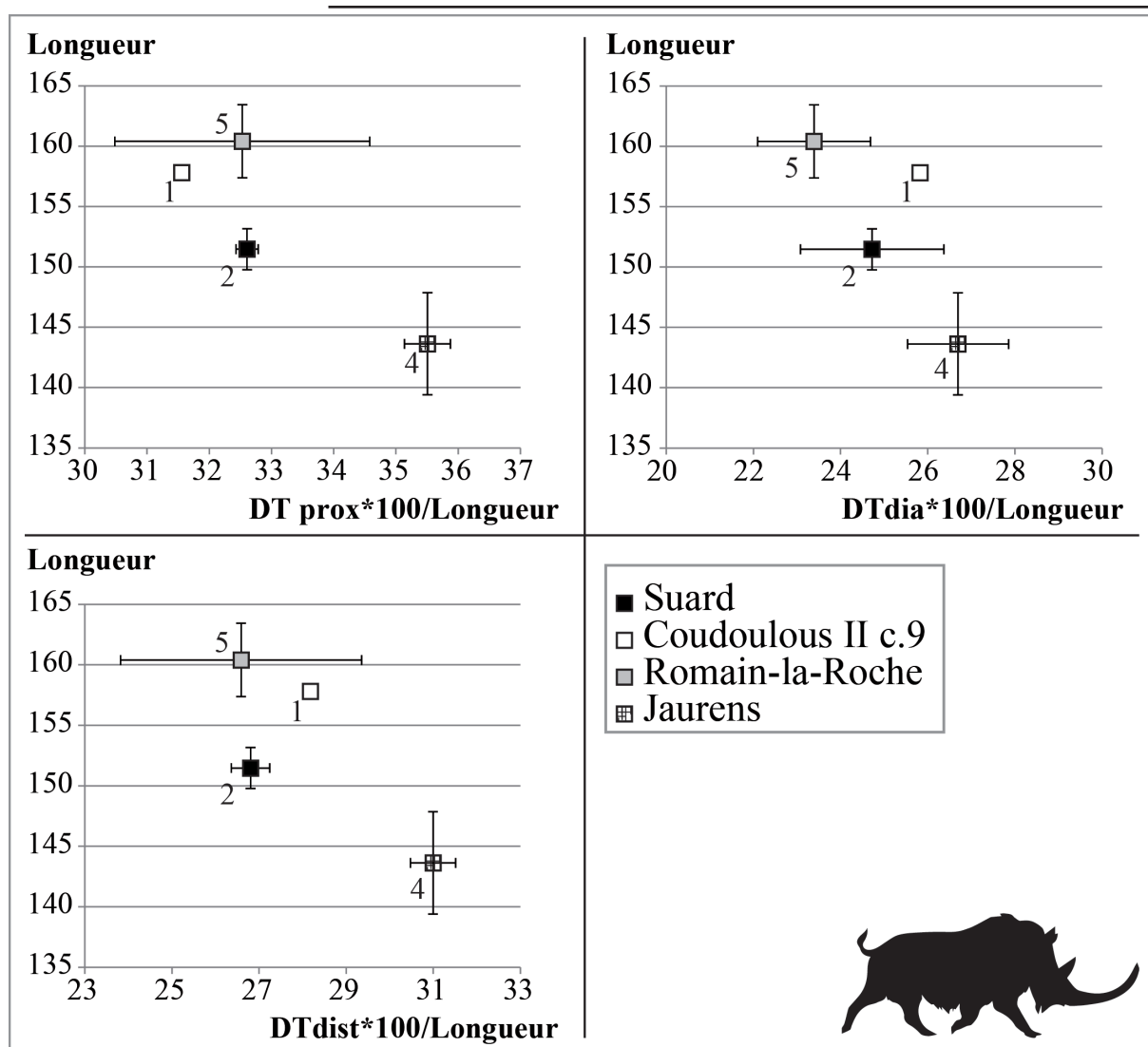


Figure 207 : Rapport de la longueur du métacarpien IV par rapport à l'indice de robustesse de son articulation proximale (en haut à gauche), de sa diaphyse (en haut à droite) et de son articulation distale (en bas à gauche) chez plusieurs populations de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Les chiffres représentent les effectifs.

Lacombat (2003) note qu'il existe très peu de différence métrique entre les *Stephanorhinus* excepté au niveau de l'extrémité proximale, beaucoup plus robuste chez *S. hemitoechus*. En effet, les *S. hemitoechus* de Lunel-Viel, Cova del Gegant et de la grotte de l'Observatoire ont un indice de robustesse beaucoup plus important que les autres taxons (**Fig. 208**). La longueur des métacarpiens IV des rhinocéros de Lunel-Viel et de Cova del Gegant est similaire alors que celui de la Grotte de l'Observatoire est beaucoup plus long. La largeur et l'épaisseur des os de Lunel-Viel sont, néanmoins, proportionnellement beaucoup plus développées qu'à Cova del Gegant (**Fig. 209**).



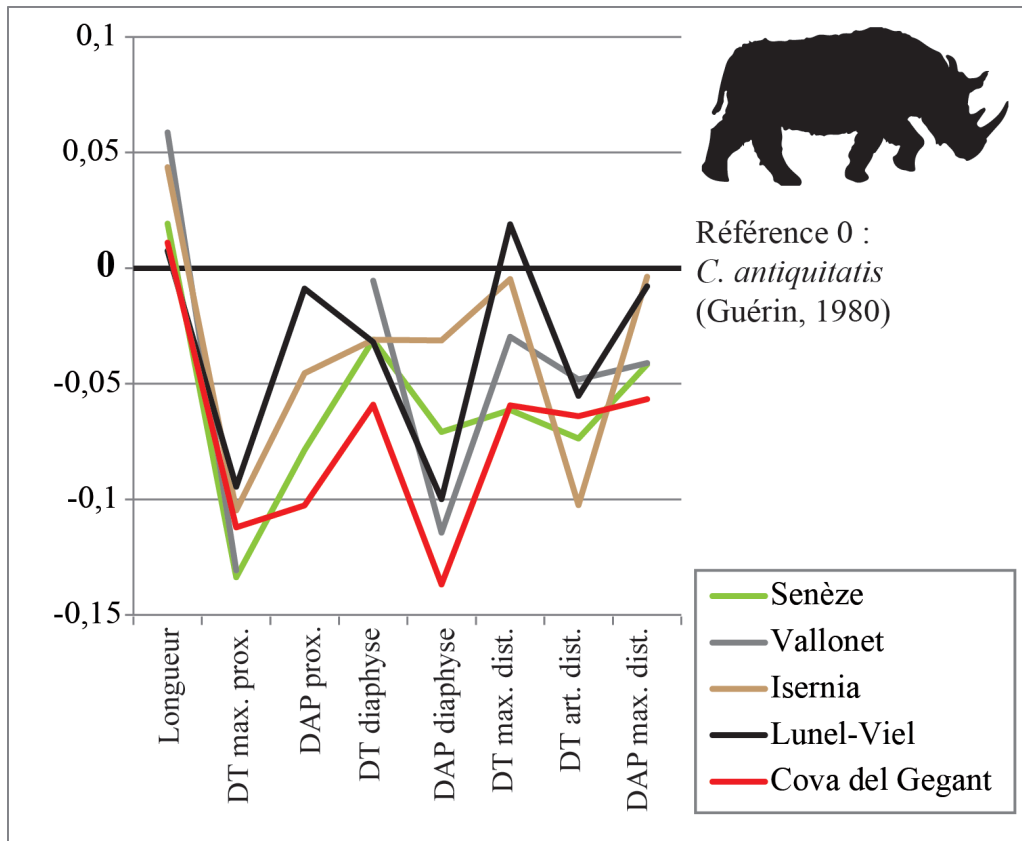


Figure 208 : Diagramme de Simpson comparant les métacarpiens IV de *S. etruscus*, *S. hundsheimensis* et *S. hemitoechus* du Pléistocène inférieur, moyen et supérieur. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980).

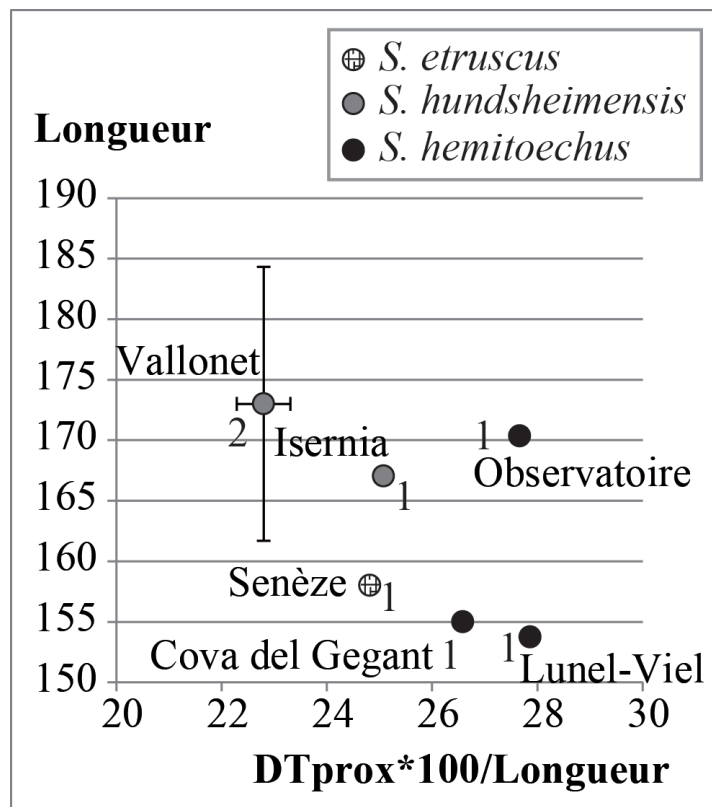


Figure 209 : Rapport de la longueur du métacarpien IV par rapport à l'indice de robustesse de l'extrémité proximale (DT proximal/Longueur*100) chez plusieurs taxons de *Stephanorhinus* du Pléistocène inférieur, moyen et supérieur.



f) *Fémur.*

Six fémurs dans un état de conservation assez mauvais ont été étudiés (Tabl. 75). Deux d'entre eux, provenant de Suard, ont été attribués à *Coelodonta* et les quatre autres correspondent à *S. hemitoechus*. Parmi eux, deux ont été retrouvés dans la grotte I de Lunel-Viel et les deux autres dans la grotte IV. Les dimensions des deux lots de fémurs de Lunel-Viel sont très proches ; ils seront considérés ici comme une population homogène.

Site	Gauche	Droit	Total
<i>Coelodonta</i>			
Suard	1	1	2
<i>S. hemitoechus</i>			
Lunel-Viel I	1	1	2
Lunel-Viel IV	1	1	2
Total	3	3	6

Tableau 75 : Inventaire des fémurs de rhinocéros du corpus d'étude.

- *Coelodonta.*

Les deux fémurs de Suard sont très fragmentés et seul l'un d'eux a conservé des portions exploitables pour l'attribution taxinomique. Le second est considéré comme un *Coelodonta* dans la mesure où aucun autre taxon de rhinocéros n'a été décrit dans ce site.

La tête fémorale est très massive et hémisphérique. Elle est dotée d'une fossette ligamenteuse nette, large et profonde assez basse. Ces critères sont connus chez *Coelodonta* (Borsuk-Bialynicka, 1973 ; Guérin, 1980 ; 2010 ; Antoine, 2002).

Les *Coelodonta* du Pléistocène moyen de La Fage, Romain-la-Roche et Suard sont très graciles par rapport au rhinocéros de Camiac du Pléistocène supérieur et les individus de références (*Coelodonta* mesurés par Guérin, 1980). Ils n'atteignent pas, pour autant, les dimensions du *C. tologojensis* de Tologoj chez qui le fémur est particulièrement court et fin (Fig. 210).



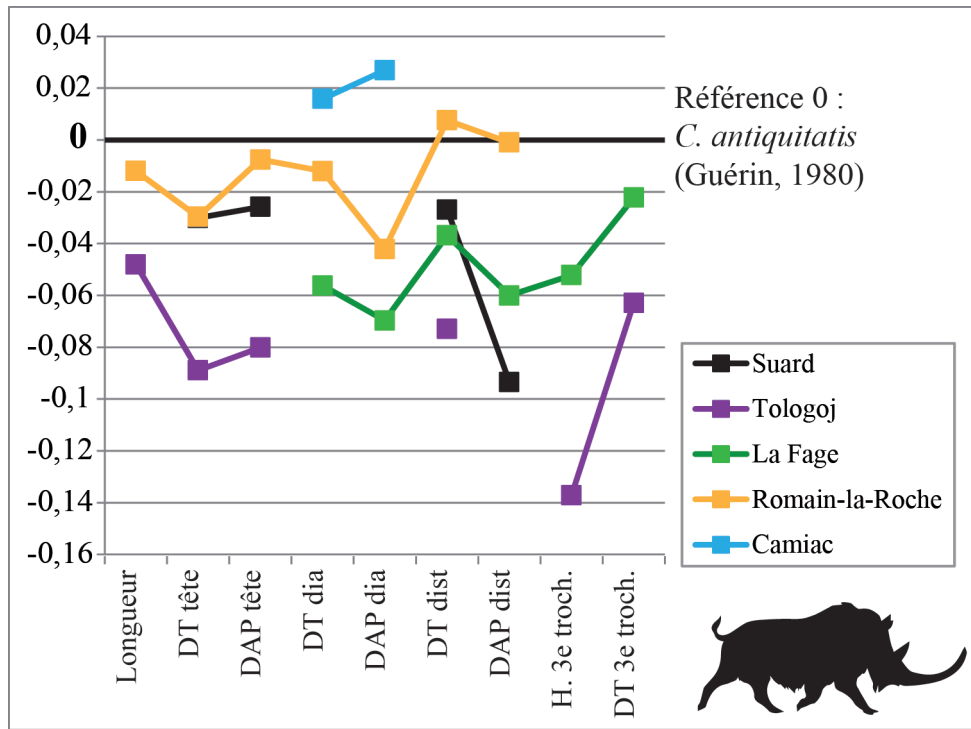


Figure 210 : Diagramme de Simpson comparant les fémurs de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980).

- *S. hemitoechus*.

Les observations morphologiques des fémurs des rhinocéros de Lunel-Viel I et IV correspondent aux critères décrits par Guérin (1980) et Lacombar (2003) pour *S. hemitoechus* (Fig. 211).

Sur l'extrémité proximale, sur le seul fémur permettant cette observation, la tête fémorale est bien dégagée et la fossette ligamenteuse est bien marquée.

Sur la diaphyse, le trochantin est très long et bien séparé de la diaphyse et de la tête du fémur. Le troisième trochanter se situe au milieu de la diaphyse et est légèrement oblique vers le haut.



Figure 211 : Vue antérieure du fémur droit n°14398 de Lunel-Viel IV.

Lunel-Viel
S. hemitoechus



Le dessin de l'extrémité distale est très dissymétrique avec un fort décalage en avant de la portion médiale. La portion postérieure de l'articulation est très large avec des tubérosités médiale et latérale fortes.

D'un point de vue biométrique, Lacomat (2003) montre que le diamètre antéro-postérieur de l'extrémité distale des *S. hemitoechus* est proportionnellement beaucoup plus puissant que chez *S. hundsheimensis* et *S. etruscus*. Il propose un indice (DAPdist/DTdist) qui discrimine les trois taxons. A Lunel-Viel, l'indice est égal à 1,13 (cf. annexe p. 211 à 212). Il se situe ainsi entre les plages de variations de *S. hundsheimensis* et *S. hemitoechus*. L'extrémité distale des *S. hemitoechus* de Lunel-Viel est donc légèrement moins puissante qu'à la grotte de Mars et à l'Arago.

g) *Tibia*

Treize tibias de rhinocéros ont été étudiés (Tabl. 76). Trois d'entre eux, provenant des grottes I et IV de Lunel-Viel ont été attribués à *S. hemitoechus* et considérés comme une population métriquement homogène. Les dix autres ont été déterminés comme *Coelodonta*. Ils ont été retrouvés dans les sites de Suard (n=8) et de Peyre (n=2). Ces deux derniers correspondent à des individus juvéniles et ont donc été exclus de l'étude métrique.

Site	Gauche	Droit	Total
<i>Coelodonta</i>			
Suard	4	4	8
Peyre	2		2
<i>S. hemitoechus</i>			
Lunel-Viel I	2		2
Lunel-Viel IV		1	1
Total	8	5	13

Tableau 76 : Inventaire des tibias de rhinocéros du corpus d'étude.



• *Coelodonta*.

Plusieurs auteurs ont déjà décrit différents critères morphologiques récurrents chez *Coelodonta* (Borsuk-Bialynicka, 1973 ; Guérin, 1980 ; 2010 ; Antoine, 2002).

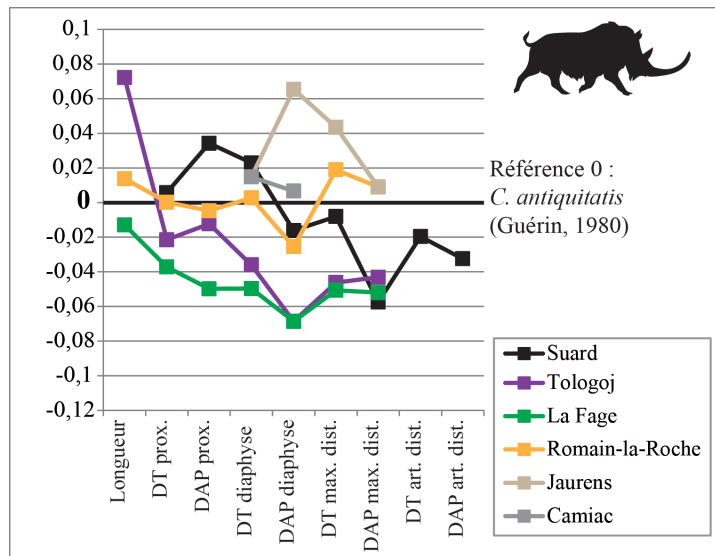
Sur les deux extrémités proximales conservées (Suard : n°245 et 59), les deux lèvres de l'épine tibiale sont assez émoussées. La tubérosité tibiale est courte, épaisse et très massive.

Sur la face postérieure de la diaphyse, l'échancrure poplitée est assez plane et le trou nourricier est positionné au centre de la surface sur les quatre tibias permettant l'observation (Peyre : n°230 et 521 ; Suard : n°8 et 245).

Sur les cinq extrémités distales conservées (Suard : n°24, 132, 52, 245, 262 et 5), l'apophyse postérieure est assez basse et très arrondie. La coulisse médiale est toujours présente mais toujours elle demeure toujours basse et superficielle (**Fig. 215**).

C. tologoijensis se différencie des *C. a. praecursor* de La Fage et de Romain-la-Roche et de l'individu de référence (*C. antiquitatis* mesurés par Guérin, 1980) par la longueur beaucoup plus importante de leur tibia (**Fig. 212**). *C. a. praecursor*, *C. tologoijensis* et le rhinocéros de Suard sont proportionnellement très proches sur les autres portions de l'os. En revanche, la largeur et surtout l'épaisseur de la diaphyse et de l'extrémité distale du tibia des *Coelodonta* du Pléistocène supérieur de Jaurens et Camiac sont plus importantes.

Figure 212 : Diagramme de Simpson comparant les tibias de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980).



La comparaison de l'épaisseur et de la largeur de la diaphyse et de l'extrémité distale des tibias des *Coelodonta* montre que ces valeurs sont en règle générale plus faibles chez les rhinocéros du Pléistocène moyen et *C. tologojensis* par rapport aux *Coelodonta* du Pléistocène supérieur (Fig. 213). Comme pour les autres os longs, les rhinocéros laineux gagneraient en robustesse au fil du temps.

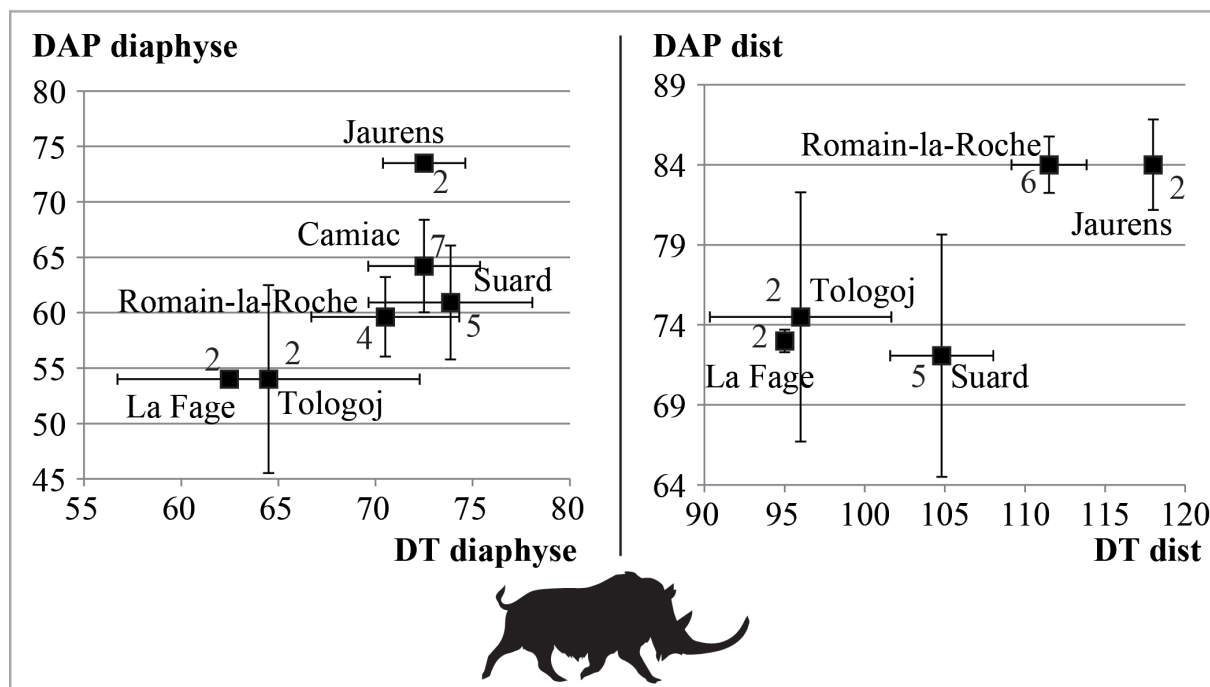


Figure 213 : Rapport de la longueur du tibia par rapport à l'indice de robustesse de de sa diaphyse (à gauche) et de son articulation distale (à droite) chez plusieurs populations de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Les chiffres représentent les effectifs.

- *S. hemitoechus*.

Aucune tubérosité tibiale suffisamment bien conservée n'a pu être observée.

Sur la face postérieure de la diaphyse, l'échancre poplitée est légèrement creusée et le trou nourricier se situe au milieu de la surface sur les trois tibias de Lunel-Viel (n°2647, 3116 et 14505).

Sur l'extrémité distale, la malléole médiale est bien développée. L'incision pour la fibula est vaste et très bien exprimée sur les trois tibias comme l'observe Guérin (1980) et Lacomat (2003) (Fig. 215).



Lacombat (2003) remarque que les proportions des tibias de *S. etruscus*, *S. hundsheimensis* et *S. hemitoechus* sont très proches excepté au niveau de l'extrémité distale. Celle-ci est beaucoup plus développée chez ce taxon. Les tibias de Lunel-Viel ont des dimensions comparables aux *S. hemitoechus* de l'Arago (Fig. 214).

Figure 214 : Rapport de la largeur (DT) en fonction de l'épaisseur (DAP) des extrémités distales des tibias chez plusieurs taxons de *Stephanorhinus* du Pléistocène inférieur, moyen et supérieur. Les chiffres représentent les effectifs.

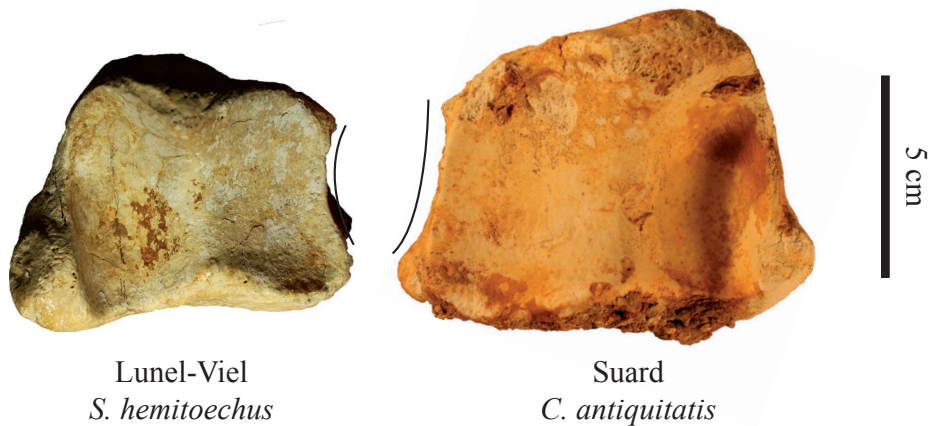
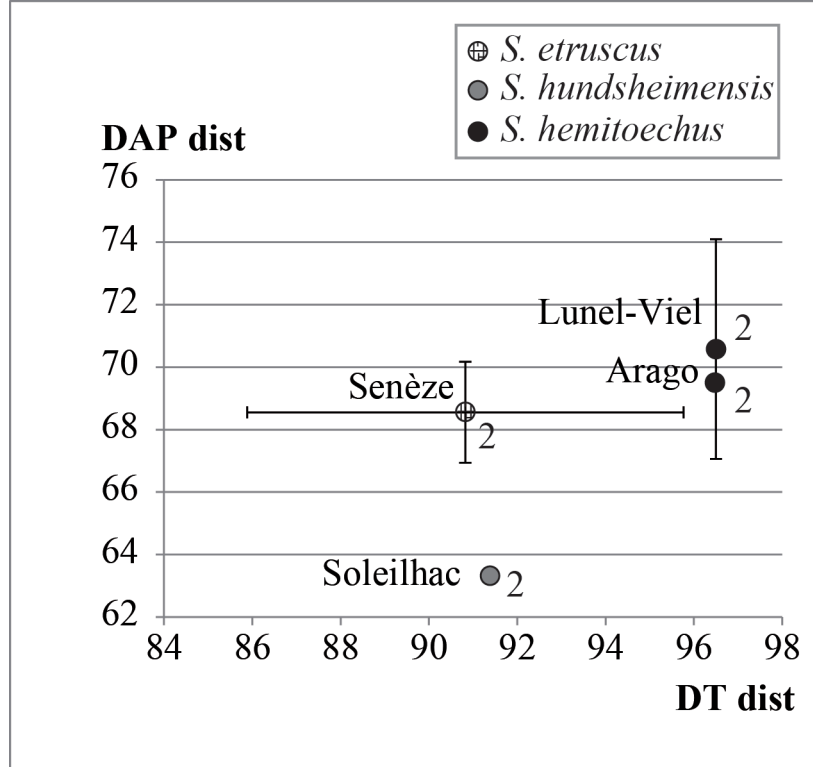


Figure 215 : Anatomie comparée de la vue inférieure de l'extrémité distale des tibias de *S. hemitoechus* (droit, Lunel-Viel IV n°14505) et *C. antiquitatis* (gauche, Suard c. 51 n°52). L'incision pour la fibula est soulignée.



h) Tarsiens.

Les tarsiens des trois taxons de rhinocéros européens pléistocènes ont été étudiés (Tabl. 77). *Coelodonta* et *S. hemitoechus* sont les mieux représentés avec respectivement quatorze et treize os. Les premiers proviennent des sites de Suard, Coudoulous II c. 9 et Peyre et les seconds uniquement des grottes I et IV de Lunel-Viel. Seuls deux tarsiens (talus et naviculaire) de *S. kirchbergensis* ont pu être observés. Ils ont été retrouvés dans la grotte V de Lunel-Viel et dans le site de Pech de l'Azé II c. 9 à 7.

Des 1er, 2ème et 3ème cunéiformes de *Coelodonta* sont par ailleurs connus à Coudoulous II c. 9. Ils n'ont pas été inclus dans l'étude étant donné leur très faible représentation.

Os	Site	Taxon	Gauche	Droit	Total
Talus	Lunel-Viel I et IV	<i>S. hemitoechus</i>	3	2	5
	Lunel-Viel V	<i>S. kirchbergensis</i>		1	1
	Suard	<i>Coelodonta</i>	1		1
	Coudoulous II c.9	<i>Coelodonta</i>	1	1	2
	Peyre	<i>Coelodonta</i>	1		1
Calcanéum	Lunel-Viel I et IV	<i>S. hemitoechus</i>	4	3	7
	Suard	<i>Coelodonta</i>	1		1
	Coudoulous II c.9	<i>Coelodonta</i>		2	2
Naviculaire	Suard	<i>Coelodonta</i>	2		2
	Pech de l'Azé II c.9 à 7	<i>S. kirchbergensis</i>	1		1
	Coudoulous II c.9	<i>Coelodonta</i>		1	1
Cuboïde	Lunel-Viel I et IV	<i>S. hemitoechus</i>		1	1
	Suard	<i>Coelodonta</i>		2	2
	Coudoulous II c.9	<i>Coelodonta</i>		2	2
Total <i>Coelodonta</i>			6	8	14
Total <i>S. hemitoechus</i>			7	6	13
Total <i>S. kirchbergensis</i>			1	1	2
Total rhinocéros			14	15	29

Tableau 77 : Inventaire des tarsiens de rhinocéros du corpus d'étude.

- **Talus.**

Nous avons pu observer dix talus dont quatre attribués à *Coelodonta* (Suard : n=1 ; Coudoulous II c.9 : n=2 ; Peyre : n=1), cinq à *S. hemitoechus* (Lunel-Viel I et IV) et un à *S. kirchbergensis* (Lunel-Viel V). Les observations morphologiques sont basées sur les travaux de Borsuk-Bialynicka, 1973 ; Guérin, 1980 ; 2010 ; Antoine, 2002.



Sur la face antérieure (**Fig. 216**), la poulie des talus de *Coelodonta* et *S. kirchbergensis* est très large, très profonde dotée de lèvres très dissymétrique en raison de la pente importante de la lèvre interne. Chez *S. hemitoechus*, la poulie est plus étroite mais reste dissymétrique et profonde.

La poulie est limitée vers le bas par un surplomb suivi d'une dépression sur les talus de *Coelodonta*, *S. kirchbergensis* et deux os sur cinq de *S. hemitoechus* (n°14079 et 9028). Guérin (1980) et Lacombat (2003) n'observent normalement pas ce type de morphologie chez ce taxon.

Sur la face médiale, le tubercule distal est bien individualisé sur les talus de *Coelodonta* et de *S. kirchbergensis* et il se situe au milieu de la face, au-dessus du bord distal. Sur les talus de *S. hemitoechus*, la transition entre le tubercule et le corps est plus progressive. De plus, il est placé plus postérieurement que chez les taxons précédents.

Sur la face distale (**Fig. 216**), le bord antérieur de l'articulation est assez rectiligne chez *S. hemitoechus* tandis qu'il est concavo-convexe chez *S. kirchbergensis* et *Coelodonta*.

L'échancrure au niveau des facettes du naviculaire et du cuboïde est très discrète chez *S. hemitoechus* alors qu'elle est très large chez *Coelodonta*. Cette portion n'a pas pu être observée chez *S. kirchbergensis*.

La facette pour le cuboïde est très allongée et son bord antérieur dépasse la facette pour le naviculaire chez *Coelodonta* et *S. kirchbergensis*. Chez *S. hemitoechus*, la facette est décalée mais est aussi longue que celle du naviculaire.

L'attribution morphologique du talus de la grotte V de Lunel-Viel à *S. kirchbergensis* a également été testée statistiquement par la méthode des K plus proches voisins. Les mesures utilisées étaient celles disponibles pour le plus de populations de comparaison, soit la largeur maximale, la hauteur médiale, l'épaisseur articulaire distale et la largeur maximale distale. Le talus a ainsi été comparé à plusieurs populations :

- *S. hemitoechus* : composé des talus des grottes I et IV de Lunel-Viel.
- *Coelodonta* : composé des talus de Suard, Coudoulous II c. 9 et Peyre.
- *S. etruscus* : composé des talus de Senèze (Lacombat, 2003).
- *S. kirchbergensis* : composé des talus de Taubach (Kahlke, 1977) et d'Ehringsdorf (Kahlke, 1975).



Le reclassement des populations de référence par validations croisées permet de considérer le test fiable à 70,8% avec trois voisins. Le test classe ainsi le talus de Lunel-Viel V parmi les *S. kirchbergensis* avec une probabilité de 66%.

Les taux de confiance du test sont, certes, assez faibles mais ils reposent malheureusement sur des effectifs très restreints y compris parmi les populations de référence. Néanmoins, le résultat du test statistique associé aux observations morphologiques confirmerait bien la présence de *S. kirchbergensis* dans la grotte V de Lunel-Viel.

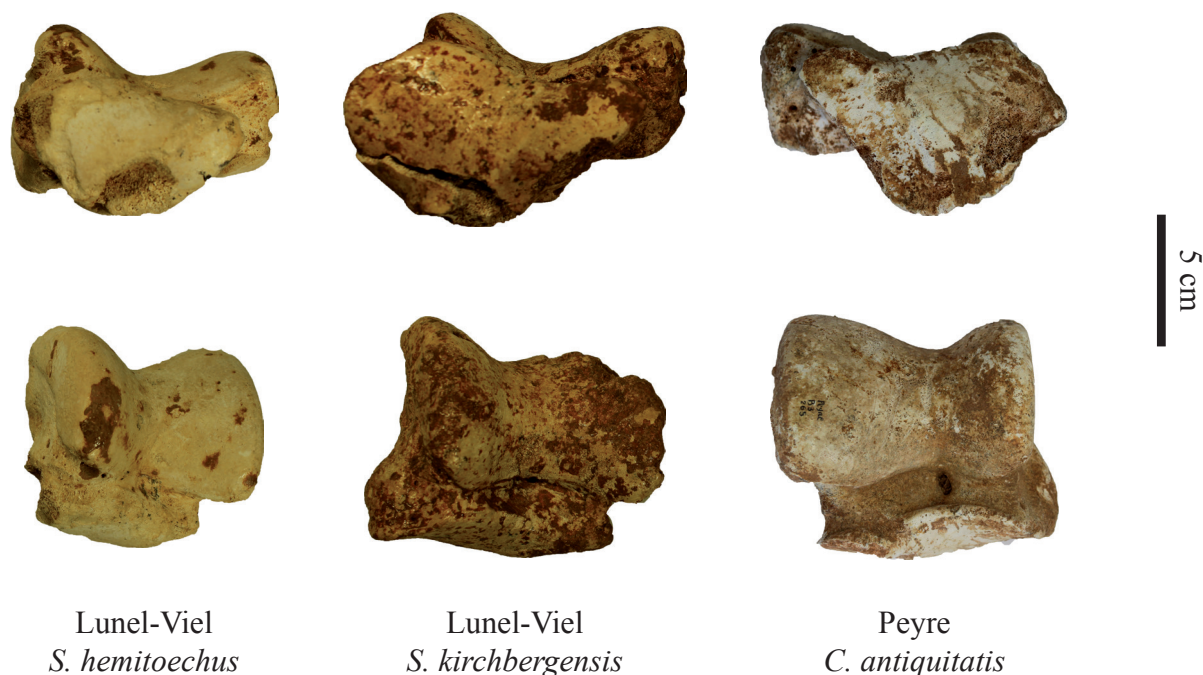


Figure 216 : Anatomie comparée de la face distale et de la face antérieure de talus de *S. hemitoechus* (gauche, Lunel-Viel I n°2740), *S. kirchbergensis* (gauche, Lunel-Viel V n°10089) et *C. antiquitatis* (droit, Peyre n°265).

Les *C. a. praecursor* et les *C. a. antiquitatis* semblent très proches métriquement et proportionnellement. En revanche, les talus de *C. tologijensis* semble beaucoup plus petits (**Fig. 217**).



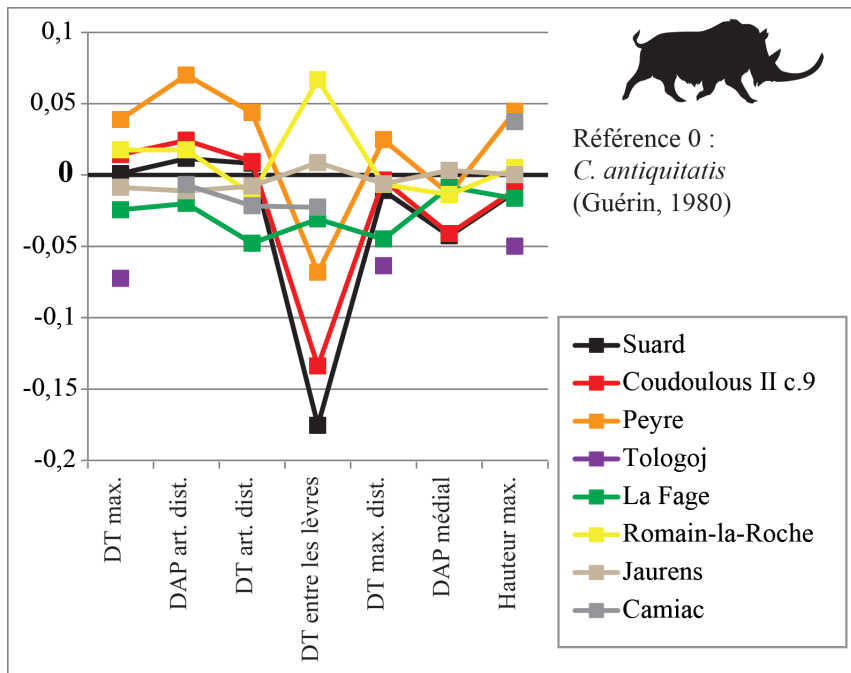


Figure 217 : Diagramme de Simpson comparant les talus de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980).

En effet, la hauteur et la largeur des talus des *C. antiquitatis* semblent assez homogène excepté à Peyre où le talus retrouvé est de grande taille. *C. tologojensis* se sépare nettement des rhinocéros précédent : leur talus est beaucoup plus bas et étroit (Fig. 218).

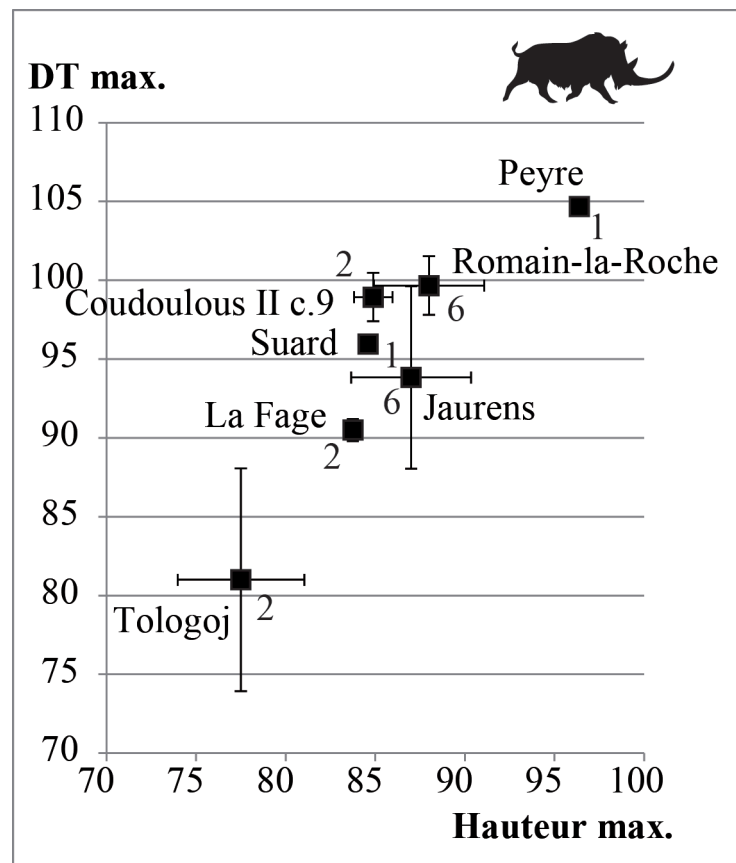


Figure 218 : Rapport de la hauteur du talus par rapport à la largeur chez plusieurs populations de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Les chiffres représentent les effectifs.



C'est l'importance de la hauteur médiale des talus qui permet de discriminer les talus des différents taxons des *Stephanorhinus* (Lacombat, 2003). En effet, les os des *S. etruscus* (Senèze) et des *S. hundsheimensis* (Le Vallonet) sont assez bas, chez *S. hemitoechus*, ils se développent en hauteur comme à l'Arago dont se rapproche Lunel-Viel I- IV. Enfin, les *S. kirchbergensis* de Taubach et Ehringsdorf ont des talus très haut comme à Lunel-Viel V (Fig. 219).

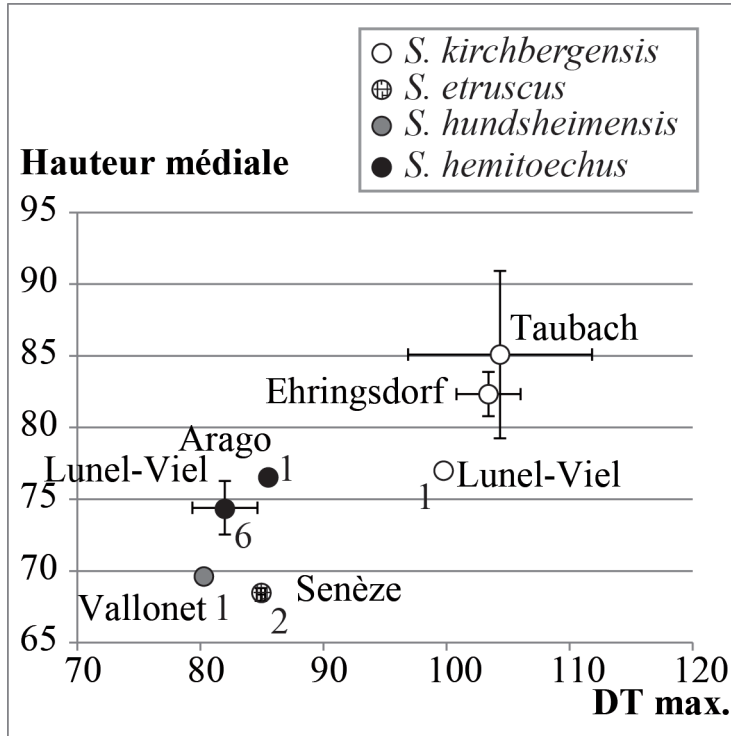


Figure 219 : Rapport de la largeur du talus par rapport à la hauteur médiale chez plusieurs populations de *Stephanorhinus* du Pléistocène inférieur, moyen et supérieur. Les chiffres représentent les effectifs.

Sur le diagramme de Simpson (Fig. 220), le talus de Lunel-Viel V se détache bien de ceux de Lunel-Viel I-IV. Sur la largeur maximale de l'os et l'épaisseur articulaire distale, il se rapproche surtout de Taubach. Les talus de *S. hemitoechus* de Lunel-Viel sont courts comme ceux de La Fage (*S. hemitoechus*) et donc plus réduits que ceux de l'Arago ou de Pinilla del Valle. Ils sont néanmoins un peu plus robustes qu'à La Fage, et donc plus proches de l'Arago.



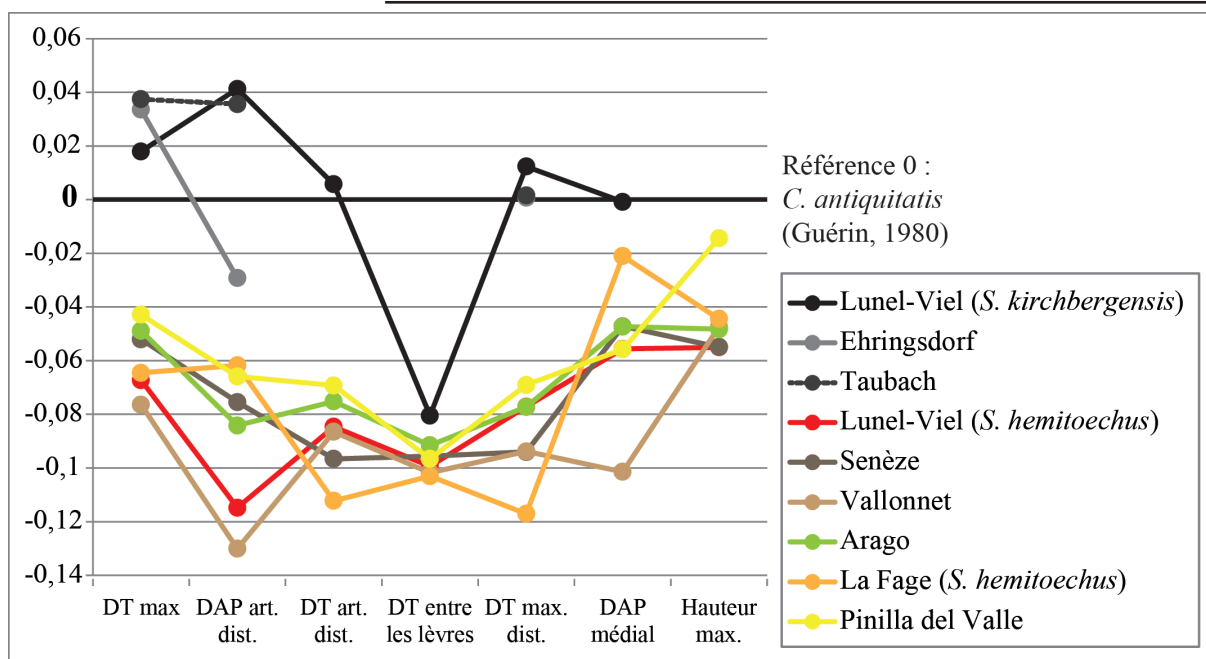


Figure 220 : Diagramme de Simpson comparant les talus de *S. etruscus*, *S. hundsheimensis*, *S. kirchbergensis* et *S. hemitoechus* du Pléistocène inférieur, moyen et supérieur. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980).

- **Calcanéum**

Dix calcanéums ont été observés : trois d'entre eux ont été attribués à *Coelodonta* (Suard : n=1 ; Coudoulous II c.9 : n=2) et sept à *S. hemitoechus* (Lunel-Viel I et IV). Les déterminations anatomiques correspondent aux observations d'auteurs précédents (Borsuk-Bialynicka, 1973 ; Guérin, 1980 ; 2010 ; Antoine, 2002).

Sur la face latérale, la différence de hauteur entre le point le plus proximal de l'os et l'avant de la tubérosité est très forte chez *S. hemitoechus* : elle égale le développement du bec du calcanéum. Chez *Coelodonta*, cette extension est moins forte et toujours inférieure en longueur au bec.

Comme l'observe Guérin (1980), le bord postérieur de la face latérale est convexe dans sa moitié supérieure et concave dans sa moitié inférieure à la fois sur les calcanéums de *Coelodonta* et ceux de *S. hemitoechus*.



En face postérieure, l'axe du *sustentaculum tali* oblique toujours vers le bas et forme un angle obtus avec le corps de l'os des *Coelodonta*. Chez *S. hemitoechus*, la jonction entre les deux portions forme toujours un angle droit.

La facette répondant au cuboïde sur la face distale a pu être observée sur quatre calcanéums de *S. hemitoechus* (Lunel-Viel : n°1965, 3504, 4323 et 14093) et un de *Coelodonta* (Suard : n°233). Sur les premiers, la facette est assez courte et forme une demi-ellipse tandis que sur le dernier, elle est beaucoup plus large, allongée et dessine un triangle.

Les dimensions des calcanéums de *C. tologoijensis* et des *C. a. praecursor* sont assez semblables. Les individus de La Fage se distinguent des autres populations par la faible épaisseur du sommet et du bec de leurs calcanéums. Les individus de Jaurens ont des calcanéums très trapus et épais par rapport aux *C. a. praecursor* (Fig. 221).

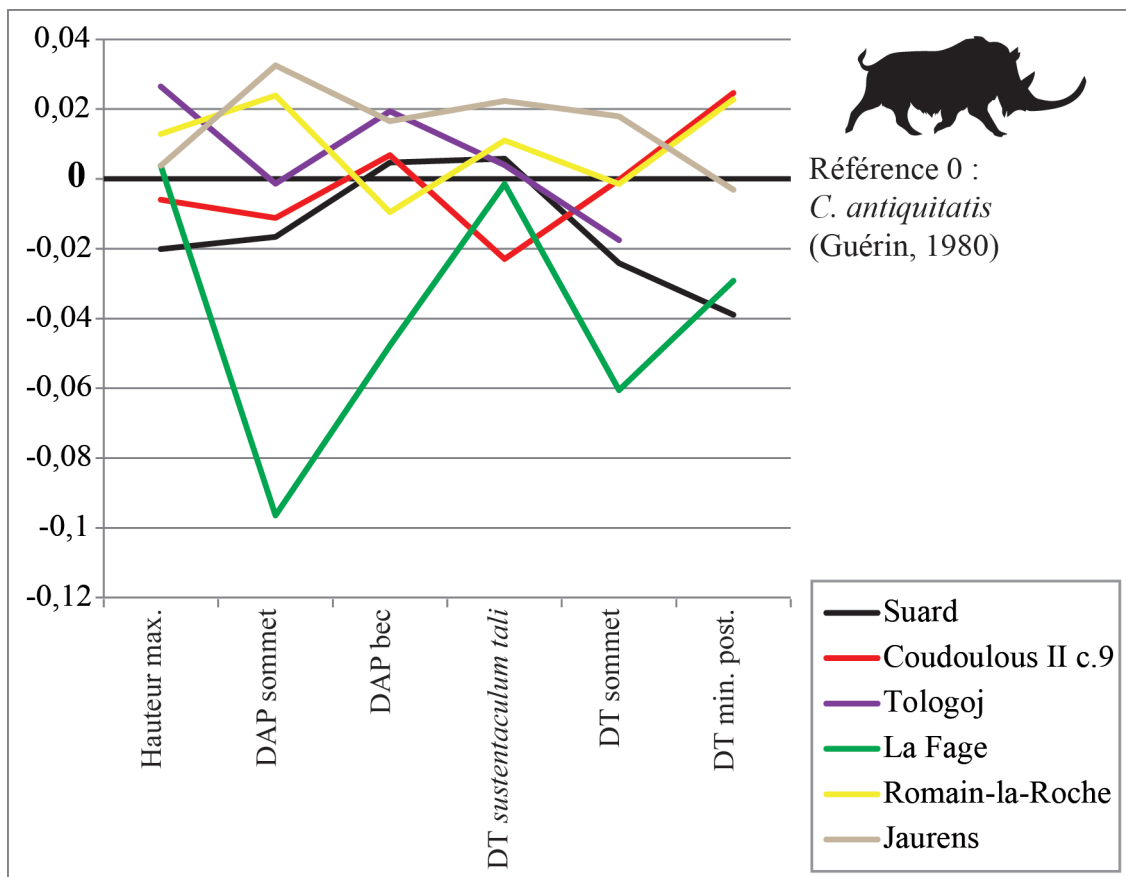


Figure 221 : Diagramme de Simpson comparant les calcanéums de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980).



Lacombat (2003) indique qu'il existe très peu de différences métriques entre *S. etruscus*, *S. hundsheimensis* et *S. hemitoechus*. Seul le diamètre transversal du *sustentaculum tali* se développe au cours du temps et marque une différence entre les taxons (Fig. 222). Les individus de Lunel-Viel ont des dimensions comparables aux *S. hemitoechus* de La Fage et de la Grotte de Mars.

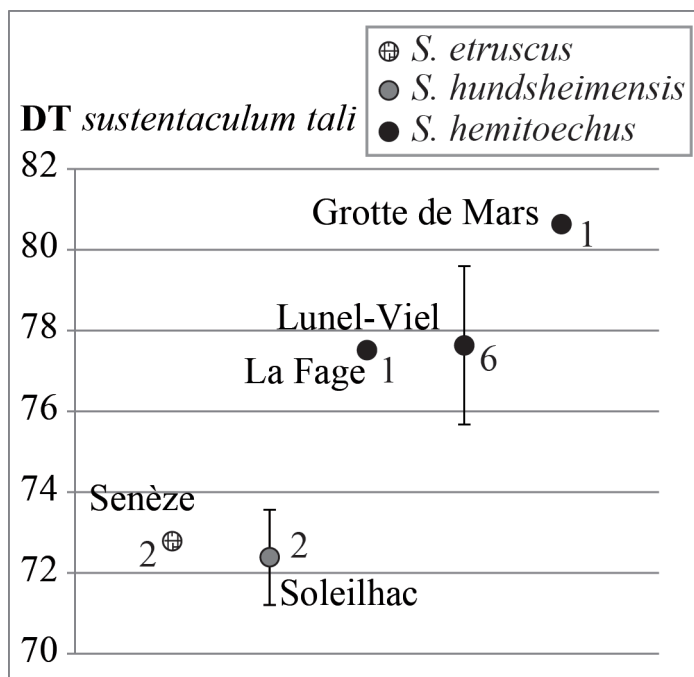


Figure 222 : Comparaison de la largeur du *sustentaculum tali* de plusieurs populations de *Stephanorhinus* du Pléistocène inférieur, moyen et supérieur. Les chiffres représentent les effectifs.

- **Naviculaire.**

Nous disposons de quatre os naviculaire, dont trois attribués à *Coelodonta* (Suard : n=2 ; Coudoulous II c. 9 : n=1) et un à *S. kirchbergensis* (Pech de l'Azé II c. 9 à 7).

La pointe antéro-externe est très développée et épaisse chez les deux taxons (Guérin, 1980).

En face latérale, les facettes articulaires sont complètement fusionnées chez *Coelodonta* et elles n'atteignent pas le bord postérieur de la face comme le note Guérin (1980). Chez *S. kirchbergensis*, elles sont séparées et la facette haute touche entièrement le bord postérieur de l'os.

Le naviculaire est par ailleurs très large chez *S. kirchbergensis*. Le calcul de l'indice : largeur*100/longueur de l'os permet de séparer efficacement les deux taxons. En effet, il est



toujours supérieur à 100 chez *S. kirchbergensis* tandis qu'il est compris entre 68 et 80 pour *Coelodonta* (cf. annexe p. 218).

D'un point de vue métrique, les naviculaires des *Coelodonta* de Suard et de Coudoulous II c.9 sont proportionnellement très larges par rapport aux autres populations. L'os de La Fage est de plus petite dimension que les autres naviculaires de rhinocéros français tandis que ceux de Tologoj sont proportionnellement très étroits (Fig. 223). Aucune différence n'est visible entre *C. a. antiquitatis* et *C. a. praecursor*.

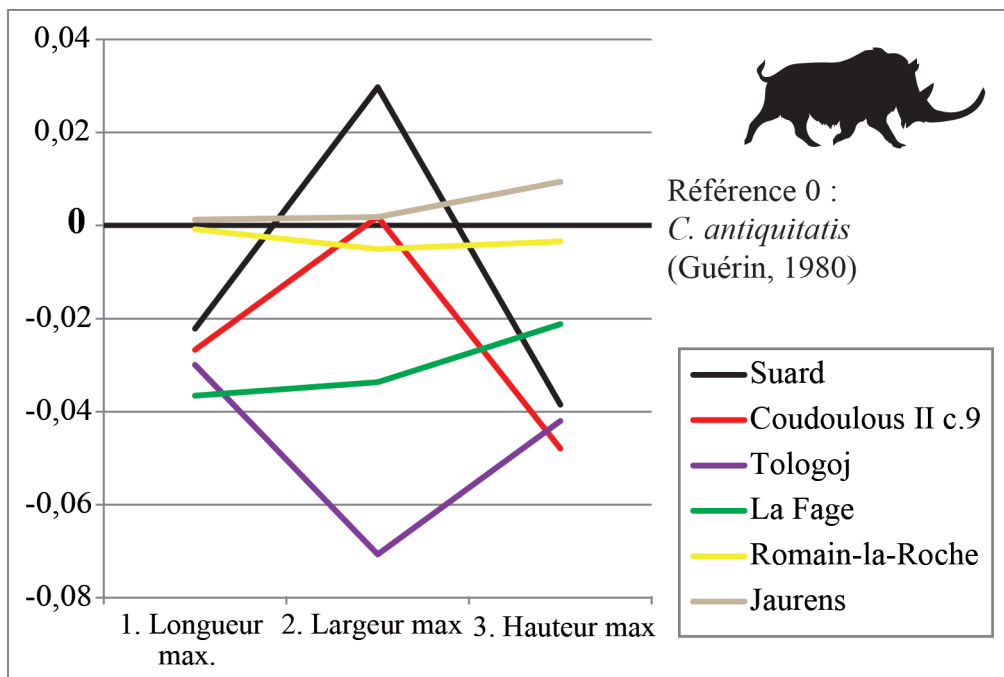


Figure 223 : Diagramme de Simpson comparant les naviculaires de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980).

Le naviculaire de Pech de l'Azé II c. 9 à 7 est proportionnellement très proche de celui de La Fage mais de dimensions plus comparables à celles d'Ehringsdorf (Fig. 224).



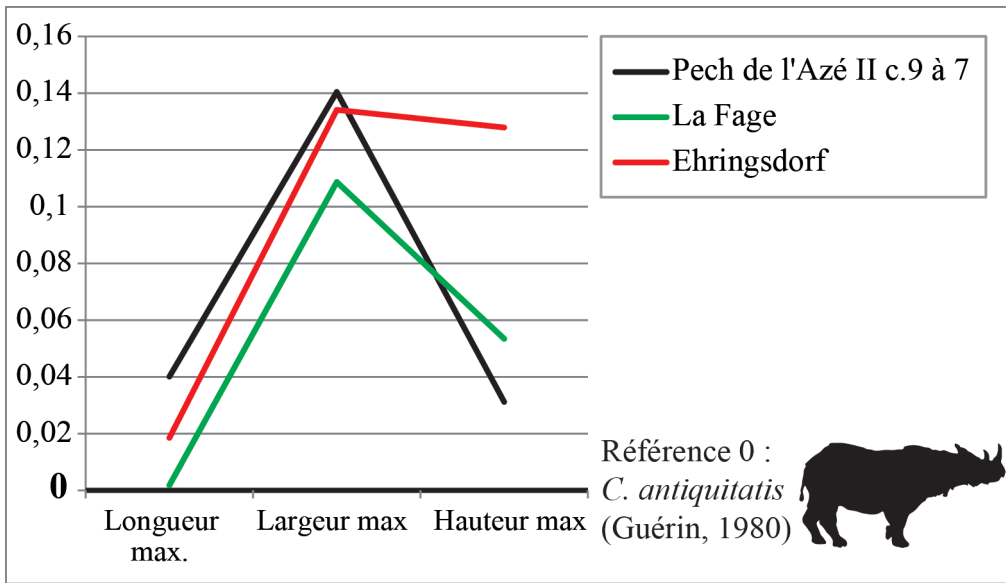
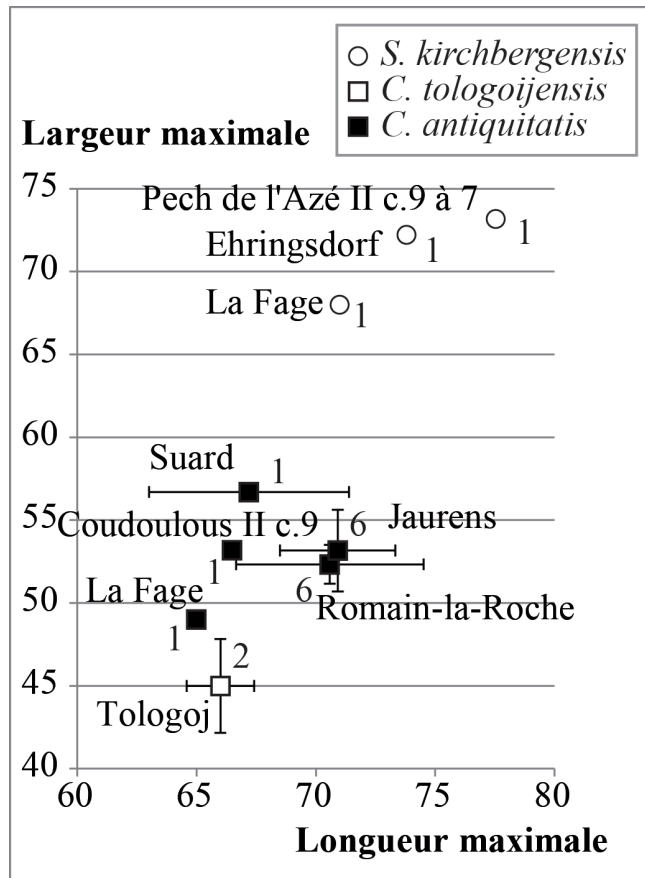


Figure 224 : Diagramme de Simpson comparant les naviculaires de *S. kirchbergensis* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980).

Ainsi, la comparaison de la largeur et de la longueur des naviculaires de rhinocéros permet à la fois de différencier *S. kirchbergensis* et *Coelodonta* mais aussi de noter un degré parmi ce dernier taxon (**Fig. 225**). En effet, les naviculaires de *C. tologoijensis* sont beaucoup plus courts et étroits que ceux des *C. antiquitatis*. Ainsi, ils se situent en bas du graphique, les *C. antiquitatis* légèrement plus larges et surtout plus longs sont au milieu du graphique. Tout en haut, les *S. kirchbergensis* se distinguent des *Coelodonta* avec les sites de Pech de l'Azé II c. 9 à 7 (les plus grands), Ehringsdorf et La Fage (les plus petits).

Figure 225 : Rapport de la largeur maximale du naviculaire par rapport à la longueur maximale chez plusieurs populations de *Coelodonta* et de *Stephanorhinus kirchbergensis* du Pléistocène inférieur, moyen et supérieur. Les chiffres représentent les effectifs.



• **Cuboïde.**

Notre corpus contient cinq cuboïdes : quatre ont été attribués à *Coelodonta* (Suard : n=2 ; Coudoulous II c. 9 : n=2) et un à *S. hemitoechus* (Lunel-Viel I-IV). Les observations morphologiques correspondent à celles de Guérin (1980 ; 2010).

La face antérieure des cuboïdes de *Coelodonta* est sub-rectangulaire tandis que celle des *S. hemitoechus* est trapézoïdale.

En face médiale, les facettes postéro-médianes ne sont jamais fusionnées chez *Coelodonta* et *S. hemitoechus*.

Les cuboïdes des différents *Coelodonta* connaissent peu de variations de taille au cours du temps. Ceux de Coudoulous II c. 9 et de Romain-la-Roche sont un peu plus gros que ceux des autres populations et ceux de Tologoj sont un peu plus petits (Fig. 226).

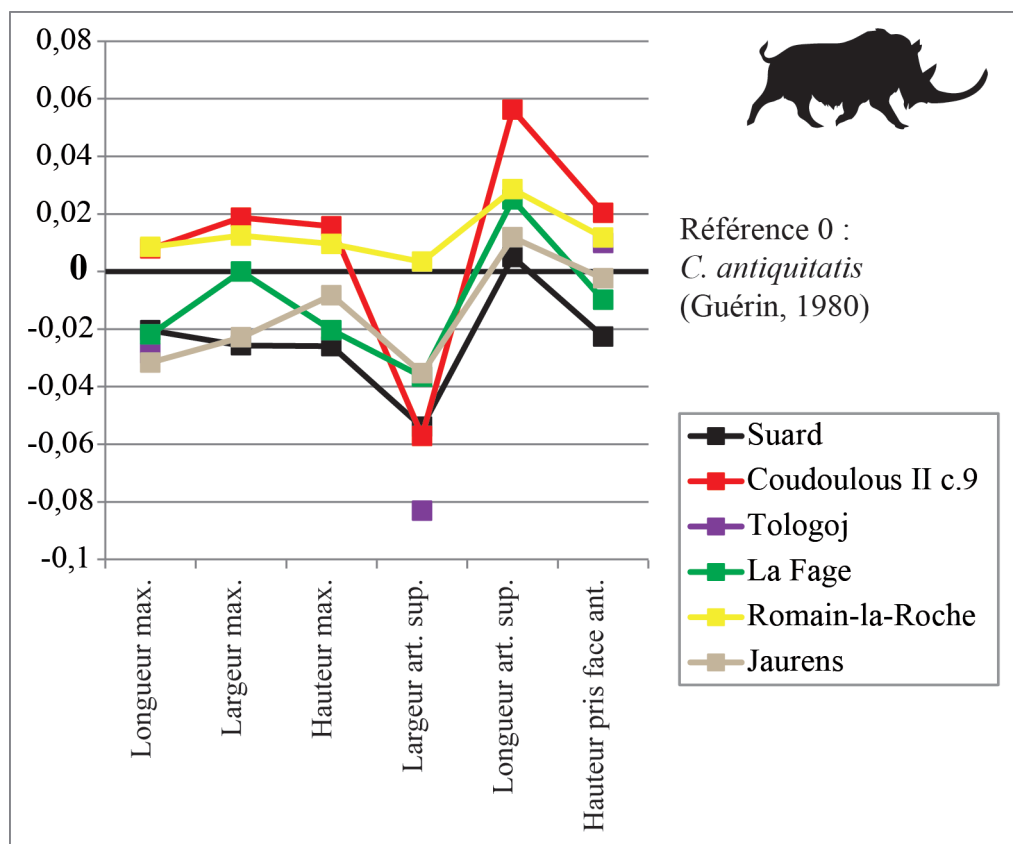


Figure 226 : Diagramme de Simpson comparant les cuboïdes de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980).



Lacombat (2003) montre que parmi les *Stephanorhinus*, seul *S. hemitoechus* possède une articulation supérieure moins longue que large. L'indice largeur art. sup.*100/longueur art. sup. permet ainsi de séparer les taxons : il est toujours inférieur à 100 chez *S. hemitoechus*. A Lunel-Viel, l'indice est très faible, comparable aux *S. hemitoechus* de Pinilla del Valle ou Orgnac III (Fig. 227).

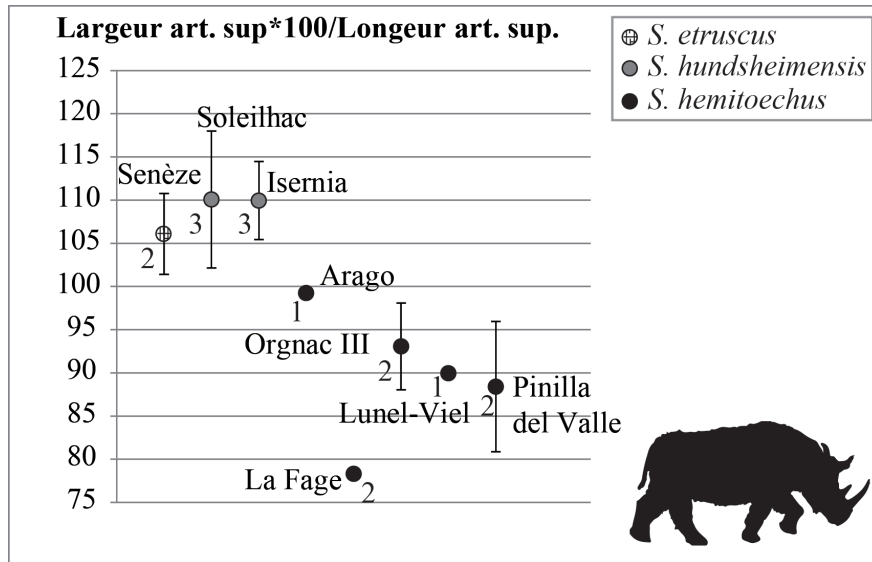


Figure 227 : Comparaison de l'indice : largeur articulaire supérieure*100/longueur articulaire supérieure entre différentes populations de *S. etruscus*, *S. hundsheimensis* et *S. hemitoechus*. Les chiffres représentent les effectifs.

i) *Métatarsiens*

Les dix-huit métatarsiens se répartissent entre sept métatarsiens II, sept métatarsiens III et quatre métatarsiens IV (Tabl. 78). Seuls *Coelodonta* (n=11) et *S. hemitoechus* (n=7) sont représentés et proviennent de Coudoulous II c.9 pour le premier et de Lunel-Viel I-IV pour le second.

Tableau 78 : Inventaire des métatarsiens de rhinocéros du corpus d'étude.

Os	Site	Taxon	Gauche	Droit	Total
Métatarsiens II	Lunel-Viel I-IV	<i>S. hemitoechus</i>	2	1	3
	Coudoulous II c.9	<i>Coelodonta</i>	2	2	4
Métatarsiens III	Lunel-Viel I-IV	<i>S. hemitoechus</i>	1	1	2
	Coudoulous II c.9	<i>Coelodonta</i>	4	1	5
Métatarsiens IV	Lunel-Viel I-IV	<i>S. hemitoechus</i>	1	1	2
	Coudoulous II c.9	<i>Coelodonta</i>	2		2
Total <i>Coelodonta</i>			8	3	11
Total <i>S. hemitoechus</i>			4	3	7
Total rhinocéros			12	6	18



Comme pour les métacarpiens, les critères morphologiques permettant de distinguer les différents rhinocéros pléistocènes sont principalement centrés sur l'extrémité proximale. Ils ont déjà été discutés par Borsuk-Bialynicka, 1973, Guérin (1980 ; 2010), Antoine (2002) et Lacombat (2003).

- **Métatarsien II.**

Sur la face latérale de l'extrémité proximale, les facettes articulaires sont toujours bien distinctes chez les deux taxons. Chez *S. hemitoechus*, la facette postérieure est toujours subdivisée en deux parties par une légère crête. Cette morphologie n'existe pas sur les trois extrémités proximales disponibles à Coudoulous II c. 9 (n°11575, 11818 et 12108).

Sur la face postérieure de l'extrémité proximale, la facette pour le premier cunéiforme est visible sur deux métatarsiens II de *S. hemitoechus*. La première (Lunel-Viel I-IV : n°7354) est assez limitée et de forme trapézoïdale ; la seconde (Lunel-Viel I-IV : n°14134) est ovale et assez allongée. Sur les trois extrémités proximales de *Coelodonta*, la facette est toujours elliptique, très allongée proximo-distalement et limitée par une gouttière verticale.

Comme pour les métacarpiens, les métatarsiens II des *Coelodonta* de Coudoulous II c. 9, La Fage et de Romain-la-Roche sont plus longs que ceux de Jaurens (**Fig. 228**). Leurs proportions sont de plus inversées au niveau des mesures de largeur : les rhinocéros de Jaurens y sont toujours plus puissants. En comparant avec une extrémité proximale de métatarsien II de Tologoj, nous constatons des proportions plus proches de *C. a. praecursor* avec une largeur très faible et une épaisseur plus développée. En revanche, ses dimensions sont très réduites, y compris par rapport au rhinocéros de La Fage, déjà très gracile.



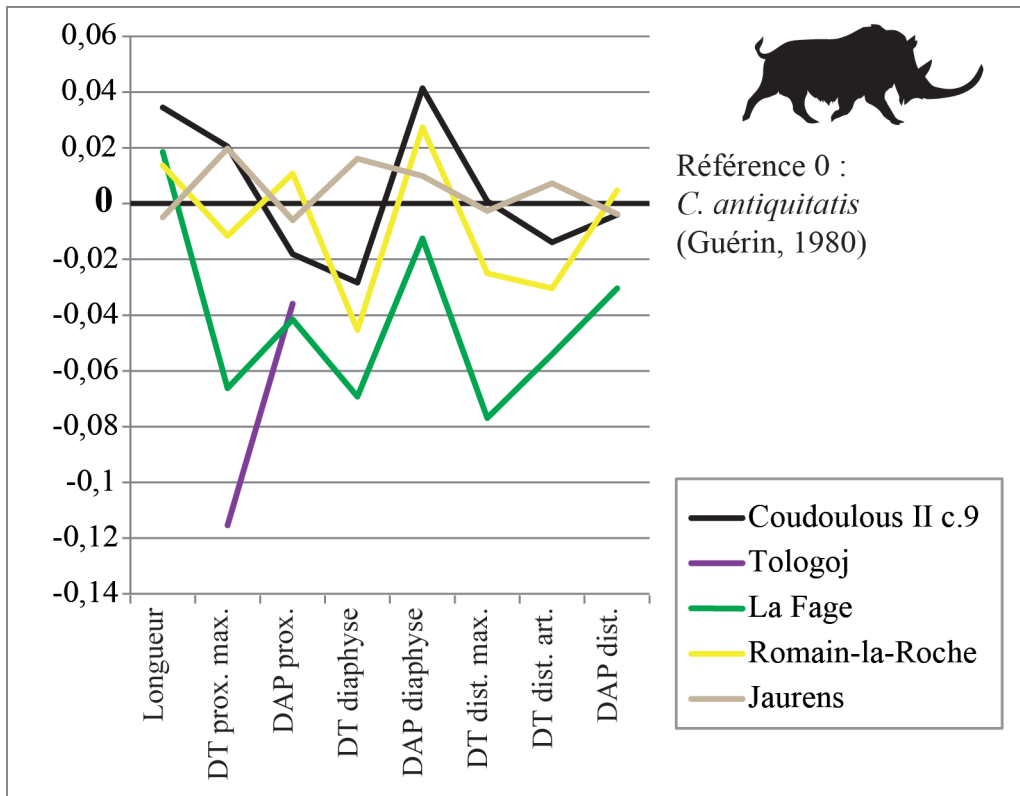


Figure 228 : Diagramme de Simpson comparant les métatarsiens II de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980).

Les résultats de la comparaison systématique de la robustesse des extrémités et de la diaphyse des métatarsiens II de différentes populations de *Coelodonta* sont très similaires à ceux des métacarpiens (Fig. 229). En effet, les métatarsiens II des *Coelodonta* du Pléistocène moyen de Coudoulous II c. 9, Romain-la-Roche et La Fage sont toujours beaucoup plus longs et graciles que ceux du Pléistocène supérieur de Jaurens.



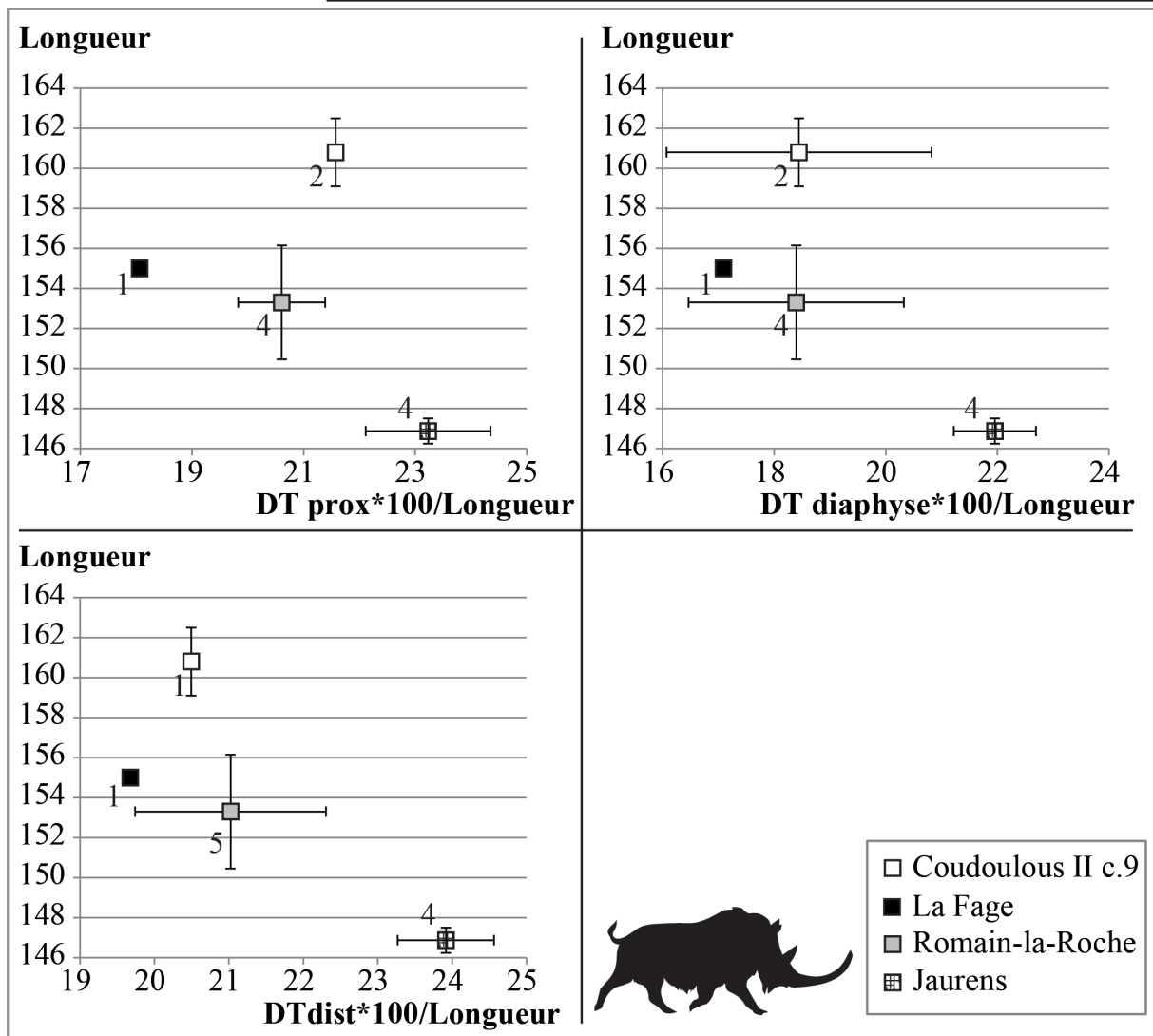


Figure 229 : Rapport de la longueur du métatarsien II par rapport à l'indice de robustesse de son articulation proximale (en haut à gauche), de sa diaphyse (en haut à droite) et de son articulation distale (en bas à gauche) chez plusieurs populations de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Les chiffres représentent les effectifs.

Les proportions des métatarsiens II des *S. etruscus*, *S. hundsheimensis* et *S. hemitoechus* sont très proches comme le note Lacombe (2003). Les rhinocéros de Lunel-Viel et de La Fage ont, néanmoins, des métatarsiens beaucoup plus courts que leurs homologues plus anciens (**Fig. 230**). Les os de Lunel-Viel sont métriquement très proches de ceux du *S. hemitoechus* de Pinilla del Valle et sont plus graciles que ceux du *S. hemitoechus* de La Fage.



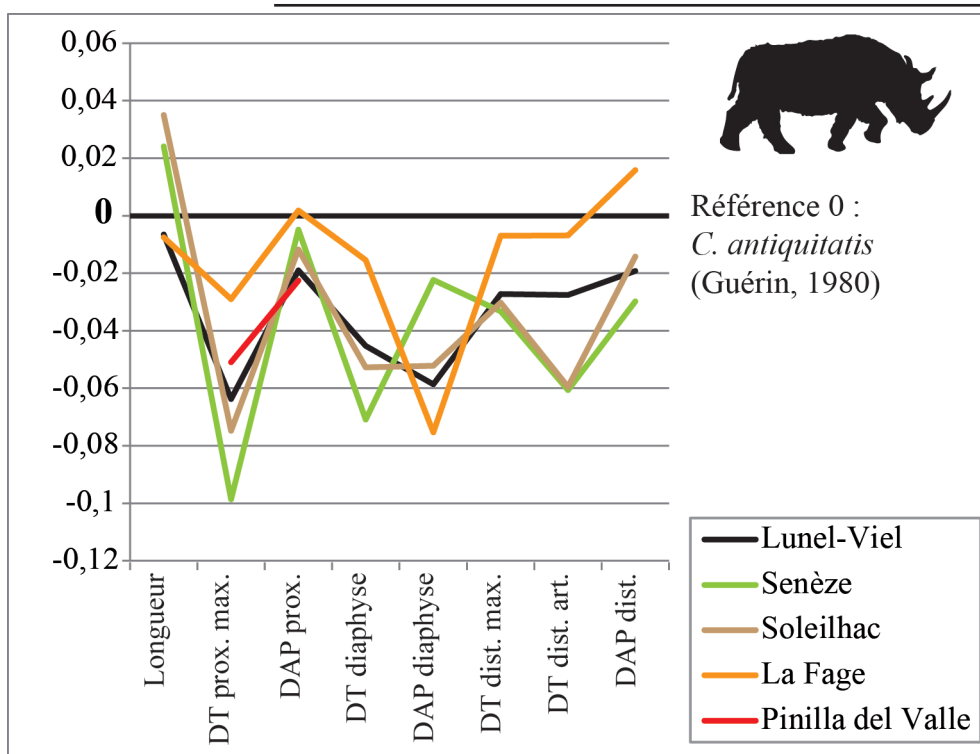


Figure 230 : Diagramme de Simpson comparant les métatarsiens II de *S. etruscus*, *S. hundsheimensis* et *S. hemitoechus* du Pléistocène inférieur, moyen et supérieur. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980).

- **Métatarsien III.**

Sept métatarsiens III ont été observés : deux d'entre eux correspondent à *S. hemitoechus* (Lunel-Viel I-IV) et cinq à *Coelodonta* (Coudoulous II c. 9).

En vue proximale, le bord antérieur des métatarsiens III de *Coelodonta* est faiblement et régulièrement convexe tandis que chez *S. hemitoechus*, il est de forme concave côté latéral puis convexe côté médial. La facette pour le cuboïde est présente chez les deux taxons.

Sur la face latérale de l'extrémité proximale, les facettes articulaires répondant au métatarsien IV sont toujours séparées chez *S. hemitoechus*. La facette antérieure est plus haute et moins longue que la postérieure. Sur les os de Coudoulous II c. 9, il n'existe qu'une seule facette de forme trapézoïdale. Elle est très peu étendue et cantonnée sur le bord antéro-proximale de l'extrémité.



La face médiale de l'extrémité proximale n'est observable que sur un métatarsien III de Lunel-Viel. Elle porte deux facettes répondant au métatarsien II, toutes deux de très petite taille. Chez *Coelodonta*, les facettes sont fusionnées sur quatre des métatarsiens III et forment une longue bande couvrant presque toute la face. Sur le dernier os (n°11728), les deux facettes s'ex-priment et sont très nettement séparées : l'antérieure est arrondie et de taille très réduite tandis que la postérieure forme une bande allongée sur le bord proximo-postérieur.

Les proportions des métatarsiens III des rhinocéros de Coudoulous II c.9 sont très proches de celles de Romain-la-Roche excepté au niveau de l'extrémité distale, plus puissante chez la première population (**Fig. 231**). Pour cette portion, ils sont plus proches de la population de Jaurens. Les individus de La Fage sont beaucoup plus graciles que celles de la fin du Pléistocène moyen. Ils atteignent presque les valeurs du très fin rhinocéros de Tologoj.

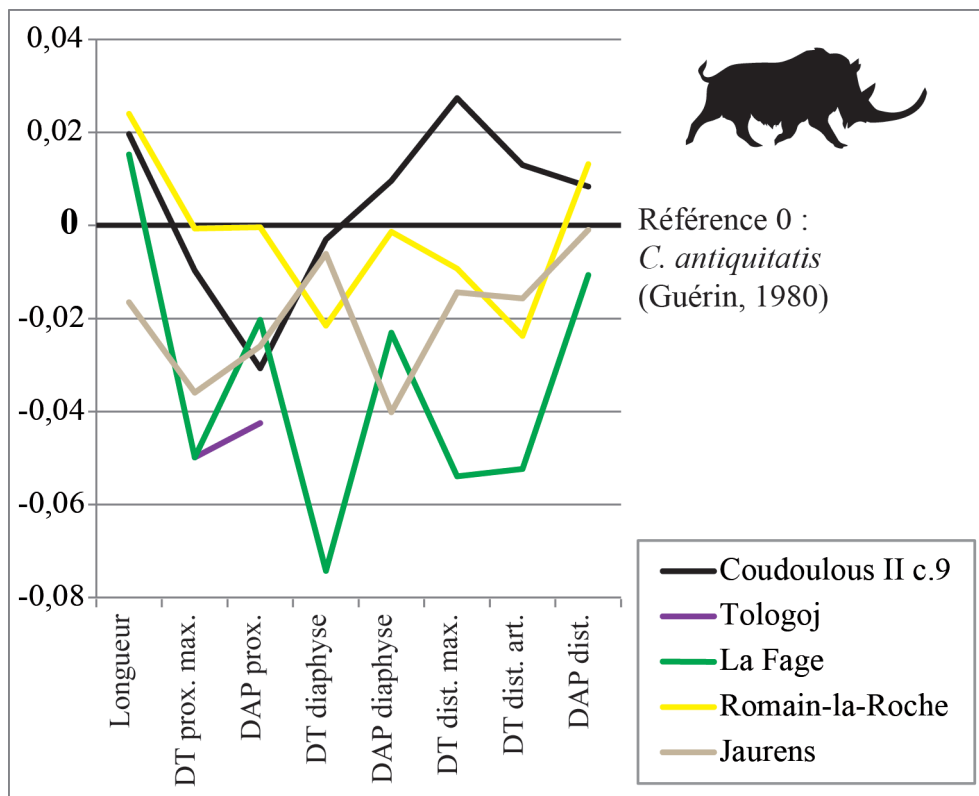


Figure 231 : Diagramme de Simpson comparant les métatarsiens III de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980).



La comparaison de l'indice de robustesse des sections proximales, distales et médianes des métatarsiens III des différentes populations de *Coelodonta* apporte les mêmes résultats que pour les autres métapodes. Les rhinocéros du Pléistocène moyen ont des métatarsiens III en moyenne beaucoup plus longs et plus graciles que ceux du Pléistocène supérieur (Fig. 232).

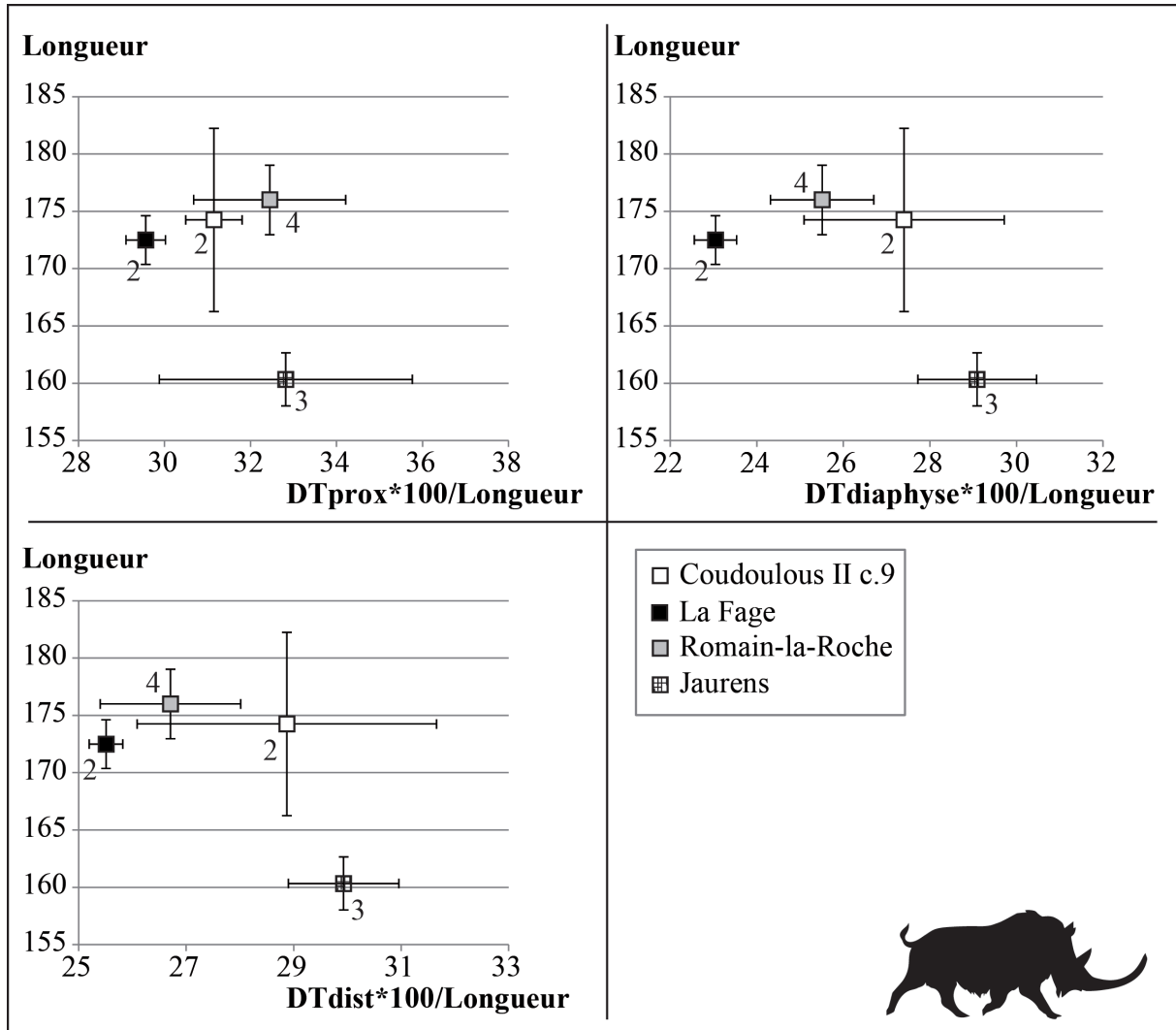


Figure 232 : Rapport de la longueur du métatarsien III par rapport à l'indice de robustesse de son articulation proximale (en haut à gauche), de sa diaphyse (en haut à droite) et de son articulation distale (en bas à gauche) chez plusieurs populations de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Les chiffres représentent les effectifs.

Comme Lacombat (2003), nous ne remarquons pas de différences de proportions majeures entre *S. etruscus*, *S. hundsheimensis* et *S. hemitoechus* (Fig. 233). Les métatarsiens III de ce dernier taxon sont néanmoins beaucoup plus courts que les précédents. En cela, les dimensions des rhinocéros de Lunel-Viel se rapprochent surtout des *S. hemitoechus* d'Orgnac III et de La



Fage et sont inférieures à celles des individus de Pinilla del Valle et de la Grotte de Mars.

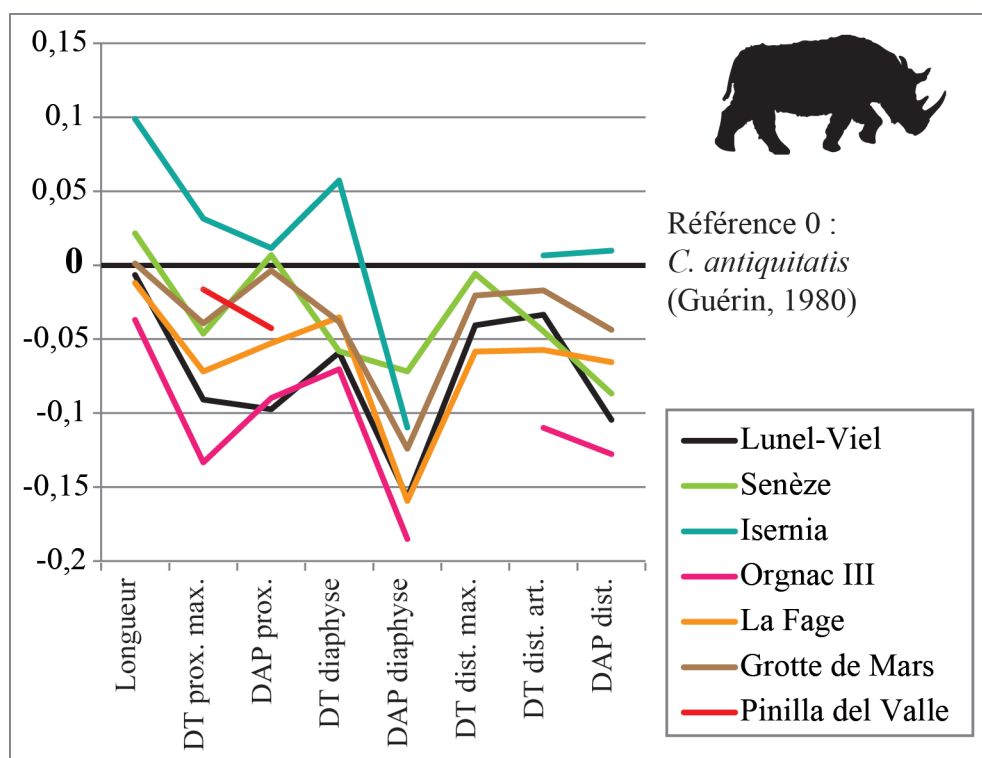


Figure 233 : Diagramme de Simpson comparant les métatarsiens III de *S. etruscus*, *S. hundsheimensis* et *S. hemitoechus* du Pléistocène inférieur, moyen et supérieur. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980).

- **Métatarsien IV.**

Sur les quatre métatarsiens IV, deux ont été attribués à *S. hemitoechus* (Lunel-Viel I-IV) et deux à *Coelodonta* (Coudoulous II c.9).

Sur la face médiale de l'extrémité proximale des métatarsiens IV de Lunel-Viel I-IV, deux facettes articulaires répondent au métatarsien III. La facette antérieure est plus haute et plus courte que la postérieure. Sur ceux de Coudoulous II c.9, il n'existe qu'une facette peu étendue et limitée au bord proximo-antérieur.

La tubérosité postérieure des *Coelodonta* est affirmée et isolée tandis que chez *S. hemitoechus*, elle est très émoussée.



Les proportions des métatarsiens IV de Coudoulous II c.9 sont ici aussi très proches de celles de Romain-la-Roche (Fig. 234). Ces deux populations sont plus robustes que celle de La Fage et de Tologoj dont les proportions leurs sont comparables. Ces sites se distinguent de celui de Jaurens, beaucoup plus râblé et robuste.

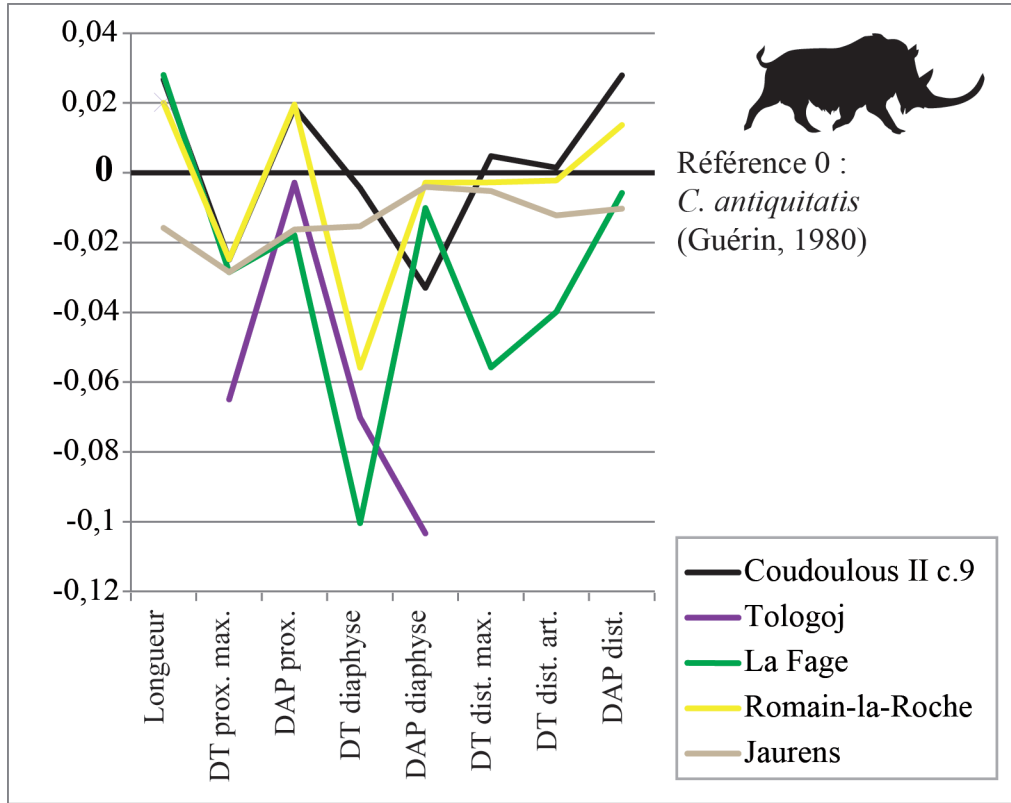


Figure 234 : Diagramme de Simpson comparant les métatarsiens IV de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980).

Comme pour tous les autres métapodes, les métatarsiens IV des *Coelodonta* du Pléistocène moyen sont plus longs et plus fins sur les extrémités proximale et distale et sur la diaphyse que les rhinocéros du Pléistocène supérieur (Fig. 235).



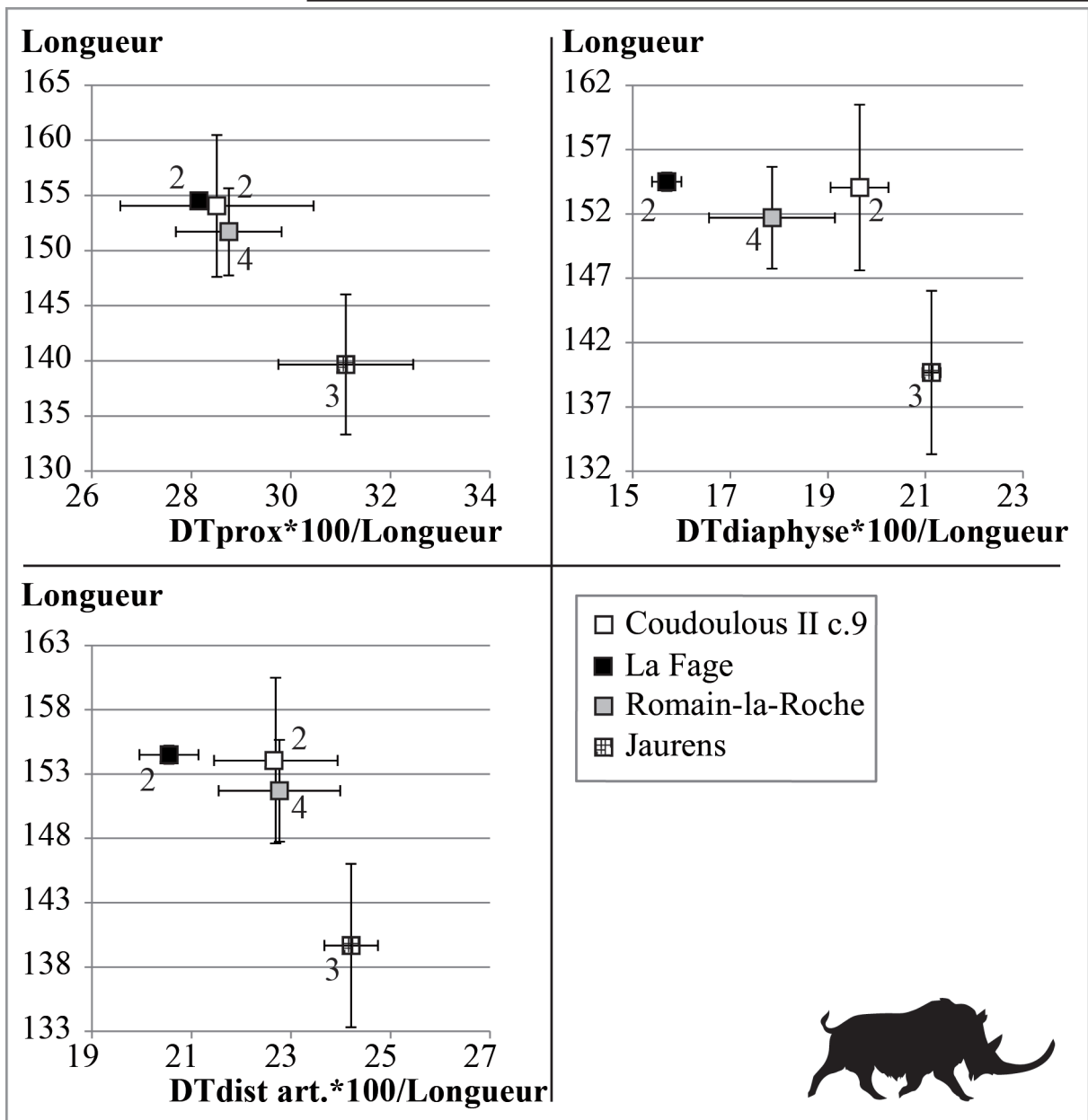


Figure 235 : Rapport de la longueur du métatarsien IV par rapport à l'indice de robustesse de son articulation proximale (en haut à gauche), de sa diaphyse (en haut à droite) et de son articulation distale (en bas à gauche) chez plusieurs populations de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Les chiffres représentent les effectifs.

Les métatarsiens IV sont trop fragmentés pour être efficacement comparés métriquement à d'autres populations de *Stephanorhinus*.



7. Synthèse des données paléontologiques et paléoenvironnementales des rhinocéros.

a) Attribution taxinomique des *Coelodonta*.

L'histoire évolutive des *Coelodonta* est encore assez mal connue et soumise à débat. Les premiers seraient apparus au Tibet sous la forme *C. thibetana* et sont datés de 3,7 Ma (Deng et al., 2011). *C. nihowanensis* lui succède entre 2,4 et 1 Ma et occupe un territoire partant du pied du plateau tibétain avec des sites comme Longdan dans la province de Gansu (Qiu et al., 2004) au nord de la Chine actuelle, à Nihewan dans la province de Hebei (Tong et Wang, 2014). Une forme plus évoluée, *C. tologoijensis* est ensuite décrite (Vangengejm et al., 1966) dans le Pléistocène moyen ancien de Tologoj situé à l'est du lac Baïkal, sur la rivière Selenga dans la fédération russe. Il peut être considéré comme le descendant de *C. nihowanensis* (Deng, 2008). *Coelodonta* arrive en Europe vers 460-400 000 ans (MIS 12) où il est connu en Roumanie (Radulescu et Samson, 1985) et en Allemagne à Bad Frankenhausen où il est décrit sous la forme *C. tologoijensis* (Kahlke et Lacombar, 2008). Ce n'est ensuite qu'au Pléistocène supérieur qu'il atteint sa forme la plus récente, *C. antiquitatis*, très probablement née elle-aussi en Chine et arrivée en Europe à la suite d'une vague de migration postérieure (Tong, 2001).

Les tendances évolutives des *Coelodonta* sont assez linéaires selon les connaissances actuelles. Au fil du temps, le mode de locomotion passe graduellement de « coureur » à « graviportal », le port de tête est de plus en plus bas, le septum nasal s'ossifie, les dents deviennent franchement hypsodontes, ... Chacune des espèces marque une étape dans ce scénario évolutif.

En France, les premiers représentants du genre *Coelodonta* sont connus à La Fage et datés des stades isotopiques 10 ou 8 selon les micromammifères (Maul et Rzebik-Kowalska, 1998) et du stade isotopique 8 selon des données radiochronologiques (Mourer-Chauviré et al., 2003). Ils ont été attribués à la forme *C. antiquitatis praecursor* (holotype, Guérin, 1973). Ce taxon a également été reconnu dans le Pléistocène moyen de la vallée d'Axios en Grèce du nord (Tsoukala, 1991). Il se distingue surtout de la forme classique par des os longs plus allongés et plus sveltes. Il est remplacé par le robuste *C. antiquitatis antiquitatis* au début du Pléistocène supérieur. En 2008, Kahlke et Lacombar considèrent que les différences morphométriques entre



C. tologojensis et *C. a. praecursor* ne sont pas suffisamment importantes pour séparer les taxons et proposent de les réunir sous le nom de *C. tologojensis*, suivant la loi d'antériorité. En 2010, Guérin répond et réfute la proposition de Kahlke et Lacombat en pointant les différences morphométriques entre le crâne de Romain-la-Roche (long et étroit) attribué à *C. a. praecursor* et celui de Bad Frankenhausen (court et large).

Le crâne de rhinocéros laineux retrouvé à l'Igue des Rameaux présente de nombreux caractères typiques des *Coelodonta* comme la forme générale probablement dolichocéphale similaire à Romain-la-Roche, la cloison nasale complètement ossifiée et un chignon occipital très allongé en arrière. L'angle calculé entre la base du crâne et le chignon occipital suggère que leur port de tête ne devait pas être aussi bas que les individus du Pléistocène supérieur. Le crâne de l'Igue des Rameaux présente quelques archaïsmes mais reste très proche des *C. a. antiquitatis* contrairement à celui de Bad Frankenhausen puisque malheureusement, aucun crâne suffisamment entier n'a été retrouvé à Tologoj.

Sur le squelette, les dimensions des carpiens sont très similaires tandis que parmi les tarsiens, le talus de *C. tologojensis* est particulièrement réduits en hauteur et en largeur par rapport à *C. antiquitatis*. Les os longs des rhinocéros de Tologoj sont souvent plus graciles que ceux du Pléistocène moyen français, eux-mêmes plus graciles que les *Coelodonta* du Pléistocène supérieur. Les proportions des segments des membres des rhinocéros de Tologoj diffèrent de celles de *C. a. praecursor* et de *C. a. antiquitatis* (**Fig. 236**). L'humérus est très court et le radius au contraire, très long, avec un rapport de 111 ($L_{\text{radius}} \times 100 / L_{\text{humérus}}$) contre 93,5 à Romain-la Roche par exemple. En miroir, le fémur est lui aussi très court alors que le tibia est long avec un rapport de 96 ($L_{\text{tibia}} \times 100 / L_{\text{fémur}}$) contre 77 à Romain-la Roche. Ainsi, chez *C. tologojensis*, le stylo-pode est raccourci et le zeugopode est allongé par rapport à *C. a. praecursor* et à *C. a. antiquitatis*. Le rapport des segments des membres des *C. a. praecursor* de La Fage et de Romain-la-Roche et des *C. a. antiquitatis* de Jaurens (fémur long et métapodes courts) traduit un mode de locomotion déjà graviportal tandis qu'à Tologoj il rappelle plutôt les formes coureuses chinoises archaïques (Gregory, 1912 ; Osborn, 1929 ; Eisenmann et Guérin, 1984). Il est très probable que les métapodes de ce taxon soient proportionnellement beaucoup plus longs que ceux des *C. antiquitatis*.



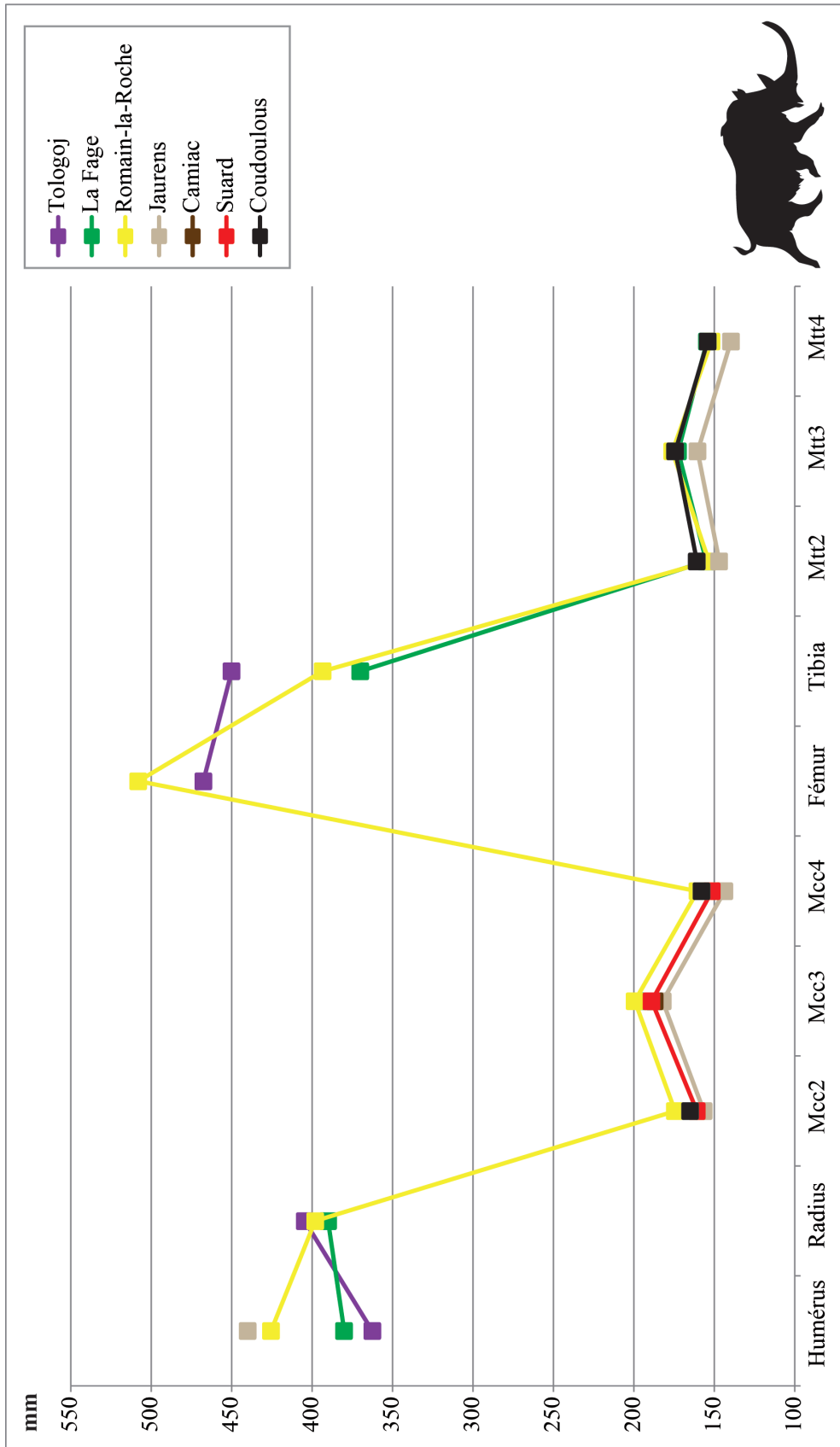


Figure 236 : Rapport de segments des membres de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980).



En résumé, les rhinocéros de Tologoj diffèrent sur plusieurs points des rhinocéros du Pléistocène moyen français. Ils sont légèrement plus petits, plus graciles et ont un mode de locomotion encore assez distincts par rapport au *C. antiquitatis* classiques. Ils ne peuvent donc pas être considérés comme synonyme de *C. antiquitatis praecursor*. La valeur de cette sous-espèce est chronologique puisqu'elle sert à qualifier les rhinocéros du Pléistocène moyen, un peu plus élancés par rapport à ceux du Pléistocène supérieur, plus râblés. En accord avec Guérin (2010a), les caractéristiques morphométriques observées sur *C. a. praecursor* ne sont pas assez éloignées de *C. a. antiquitatis* pour justifier le rang d'espèce différente.

Les métapodes des rhinocéros de Coudoulous II c.9 et de Suard sont toujours assez longs et graciles, très comparables aux os de Romain-la-Roche et de La Fage. Ils seront donc attribués à la sous-espèce *C. antiquitatis praecursor*. Les proportions et les caractères anatomiques du crâne de l'Igue des Rameaux sont également très voisins de celui de Romain-la-Roche et tout en étant très proches des crânes des *C. antiquitatis*, elles présentent encore quelques archaïsmes. Le rhinocéros de l'Igue des Rameaux est donc également associé à *C. a. praecursor*. Très peu d'os ont été retrouvés à Peyre (n=9) et à Pech de l'Azé II c. 6 à 4 (n=6). Ils sont représentés essentiellement par des dents, des carpiens et des tarsiens sur lesquels nous n'avons pas pu dégager de critères morphométriques discriminants. Ils seront alors notés *C. antiquitatis* ssp.

b) Attribution taxinomiques des *Stephanorhinus*.

Les différents représentants du genre *Stephanorhinus* ont souvent été confondus (Cerdeno, 1990 ; Billia et Petronio, 2009). Ils ont donc fait l'objet de nombreuses études morphométriques (Guérin, 1980 ; Fortelius et al., 1993 ; Made, van der, 2000 ; Lacombat, 2003) permettant de les distinguer efficacement. A l'aide de ces travaux la présence de *S. hemitoechus* et de *S. kirchbergensis* a été attestée dans le corpus d'étude. *S. kirchbergensis* est représenté dans les couches 9 à 7 de Pech de l'Azé II et dans la grotte V de Lunel-Viel où un seul os est connu. Le rhinocéros des grottes I et IV de Lunel-Viel est attribué à *S. hemitoechus* en accord avec les travaux de Guérin (1980) et de Lacombat (2003) et contrairement à la première étude (Bonifay, 1973). Les deux dents retrouvées à Rigabe correspondent également à *S. hemitoechus*.



c) *Quelques pistes sur la variation de la taille des rhinocéros en fonction de facteurs chronologiques, environnementaux et alimentaires.*

- ***Coelodonta.***

Les adaptations ostéologiques de *Coelodonta antiquitatis* au cours du temps sont encore assez mal connues. Le port de tête, la souplesse de la colonne vertébrale, la morphologie de la corne principale et le mode de locomotion ont été en particulier très commentés, et comparés à la morphologie des rhinocéros actuels (Borsuk-Bialynicka, 1973 ; Fortelius, 1982 ; Guérin, 1980 ; Mazza, 1993). Il est ainsi, tour à tour, rapproché de *Diceros bicornis*, de *Rhinoceros sondaicus* (Borsuk-Bialynicka, 1973) ou de *Ceratotherium simum* (Guérin, 1980). Par actualisme, les habitudes alimentaires et les modes de vie des rhinocéros actuels sont ensuite inférés à *C. antiquitatis*. Ainsi, les études ont surtout concerné une très large échelle de temps comprenant l'ensemble de la lignée évolutive des *Coelodonta* mais très peu concerne les variations morphométriques qui traduisent une adaptation locale.

Nous avons procédé au calcul d'un indice de taille (V. S. I.) pour les *Coelodonta* à partir d'os du carpe et du tarse (Fig. 237). Les individus de l'Igue des Rameaux et de Pech de l'Azé II n'ont pas été considérés étant donné leur très faible représentation osseuse. Il existe une évolution du gabarit des *Coelodonta antiquitatis* entre la fin du Pléistocène moyen et le début du Pléistocène supérieur indépendamment des deux sous-espèces. Les rhinocéros de La Fage, Suard et Jaurens ont un indice faible, inférieur au *C. antiquitatis* moyen de Guérin (1980). Les gabarits des animaux de Romain-la-Roche et de Coudoulous II c.9 sont très semblables et presque égaux à la moyenne du taxon. Enfin, les individus de Peyre sont de très grande taille par rapport aux autres gisements et à l'individu de référence. A La Fage, les rhinocéros datent du stade isotopique 8 (Mourer-Chauviré et al., 2003) et ont vécu sous un climat très froid et sec (Beaulieu, 1974). Les sites de Suard, Coudoulous II c.9 et de Romain-la-Roche datent du stade isotopique 6 mais leurs accumulations se sont déroulées dans des contextes climatiques très différents. A Suard, les températures devaient être très basses (cf. chapitre V-partie II-7) alors qu'à Coudoulous II c.9 et à Romain-la-Roche, le climat était déjà beaucoup plus doux et annonçait l'Eémien (cf. chapitre V-partie II-10) ; Guérin et al., 2010 ; Jeannet, 2010). Le site de Peyre date du stade isotopique 5 et correspond à un climat tempéré tandis que les températures du site de Jaurens, du stade



isotopique 3 (Guérin et al., 1979 ; Guérin, 1999) devaient être faibles (Boudadi-Maligne, 2012). Ainsi, les trois *Coelodonta antiquitatis* les plus petits (La Fage, Suard et Jaurens) proviennent des sites soumis au climat le plus froid tandis que le plus imposant a vécu dans un environnement tempéré (Peyre). Les mesures permettant de comparer les tailles des rhinocéros proviennent ici exclusivement du basipode, la taille réduite des *C. antiquitatis* soumis à un froid plus important pourrait refléter la loi d'Allen. De plus, certaines des portions molles des rhinocéros laineux comme la queue ou les oreilles sont particulièrement courtes ce qui pourrait être également expliqué par la loi d'Allen (Boeskorov, 2012).

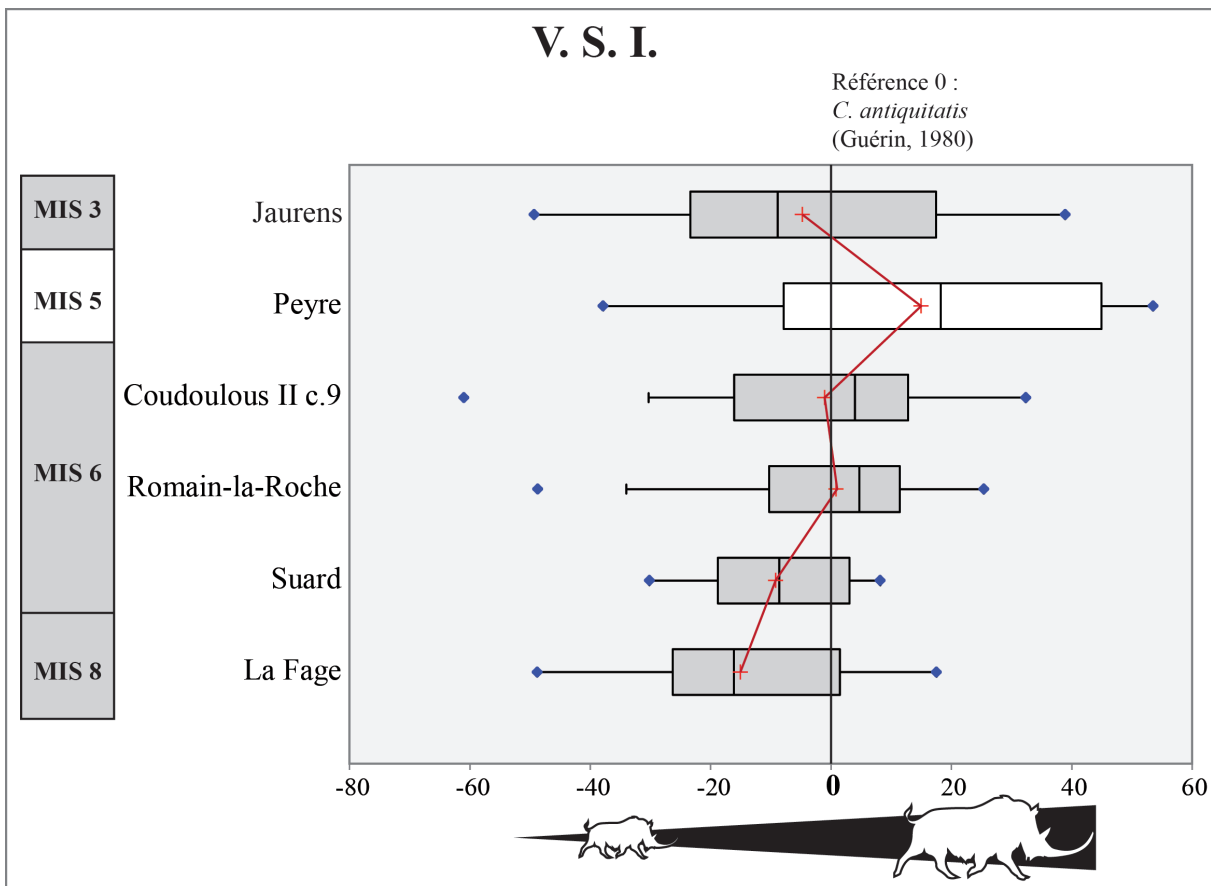


Figure 237 : Evolution de la taille des *Coelodonta antiquitatis* entre la fin du Pléistocène moyen et le début du Pléistocène supérieur. L'individu de référence est *C. antiquitatis* (Guérin, 1980). Les zones grisées correspondent aux périodes glaciaires et les zones blanches, aux périodes tempérées.



L'alimentation des rhinocéros laineux a été étudiée par des études biochimiques menées sur les poils, les cornes ou la peau d'individus momifiés (Tiunov et Kirillova, 2010 ; Vercoutère et al., 2013), le contenu de leur estomac (Boeskorov et al., 2011 ; Boeskorov, 2012) ou de leurs dents (Made et Grube, 2010) et l'usure de leurs dents (Rivals et al., 2009a ; Saarinen et al., 2016 ; Rivals et Lister, 2016). L'alimentation moyenne des *Coelodonta antiquitatis* de notre corpus a été évaluée à l'aide de la méso-usure dentaire. Pour tous les gisements pour lesquels il est possible d'évaluer cette usure (Rameaux, Pech de l'Azé II c.6, Coudoulous II c.9 et Peyre), *Coelodonta antiquitatis* est toujours paisseur. Néanmoins, son alimentation varie beaucoup saisonnièrement puisqu'il peut consommer presque exclusivement des aliments très tendres comme aux Rameaux et au contraire, surtout des plantes abrasives comme à Suard. Très souvent également, il ne fait pas de choix arrêté et adopte une alimentation variée. Cette grande variabilité dans ces choix saisonnier par rapport à une échelle de temps plus large pourrait suggérer que *C. antiquitatis* est particulièrement sensible à la disponibilité périodique des aliments (Rivals et al., 2009a). Il pourrait ainsi constituer un indicateur paléoenvironnemental relativement précis par rapport à des espèces moins plastiques comme les bovidés.

- ***Stephanorhinus hemitoechus*.**

L'évolution de la taille des *Stephanorhinus* au cours du temps a déjà été abordée par plusieurs auteurs. Selon Lacombe (2003 ; 2005 ; 2006 ; 2009), la taille de *S. hemitoechus* fluctue au cours du temps : il serait de grande taille au stade isotopique 12, diminuerait entre les stades 11 et 8 pour grandir à nouveau entre les stades 7 et 3 et même dépasser en taille les individus les plus anciens. En 1962, Azzaroli définit deux sous-espèces de *S. hemitoechus* qui se succèderaient dans le temps. Guérin (1982b) et Fortelius et al. (1993) reconnaissent les deux stades d'évolution : une première forme gracile suivie d'une seconde plus robuste. Made (2010) place le moment de transition avant le stade isotopique 7 et Guérin (1982b) durant la zone 24, c'est-à-dire le durant le stade isotopique 6.

Le poids des rhinocéros de Lunel-Viel a été estimé à partir d'équations établies par Fortelius et Kappelman (1993) sur le squelette post-crânien (Fig. 238). Cette méthode a été choisie dans ce cas précis car elle permet de prendre un compte un maximum de sites du corpus de comparaison. Elle permet en plus de joindre les données publiées par Saarinen et al., 2016



concernant les poids de *S. hemitoechus* allemands et anglais puisque la latitude ne semble pas avoir d'influence sur le gabarit de ces rhinocéros (Lacombat, 2009). Les résultats devront, néanmoins, être considérés avec prudence étant donné qu'ils reposent sur très peu d'os ce qui interdit les tests statistiques.

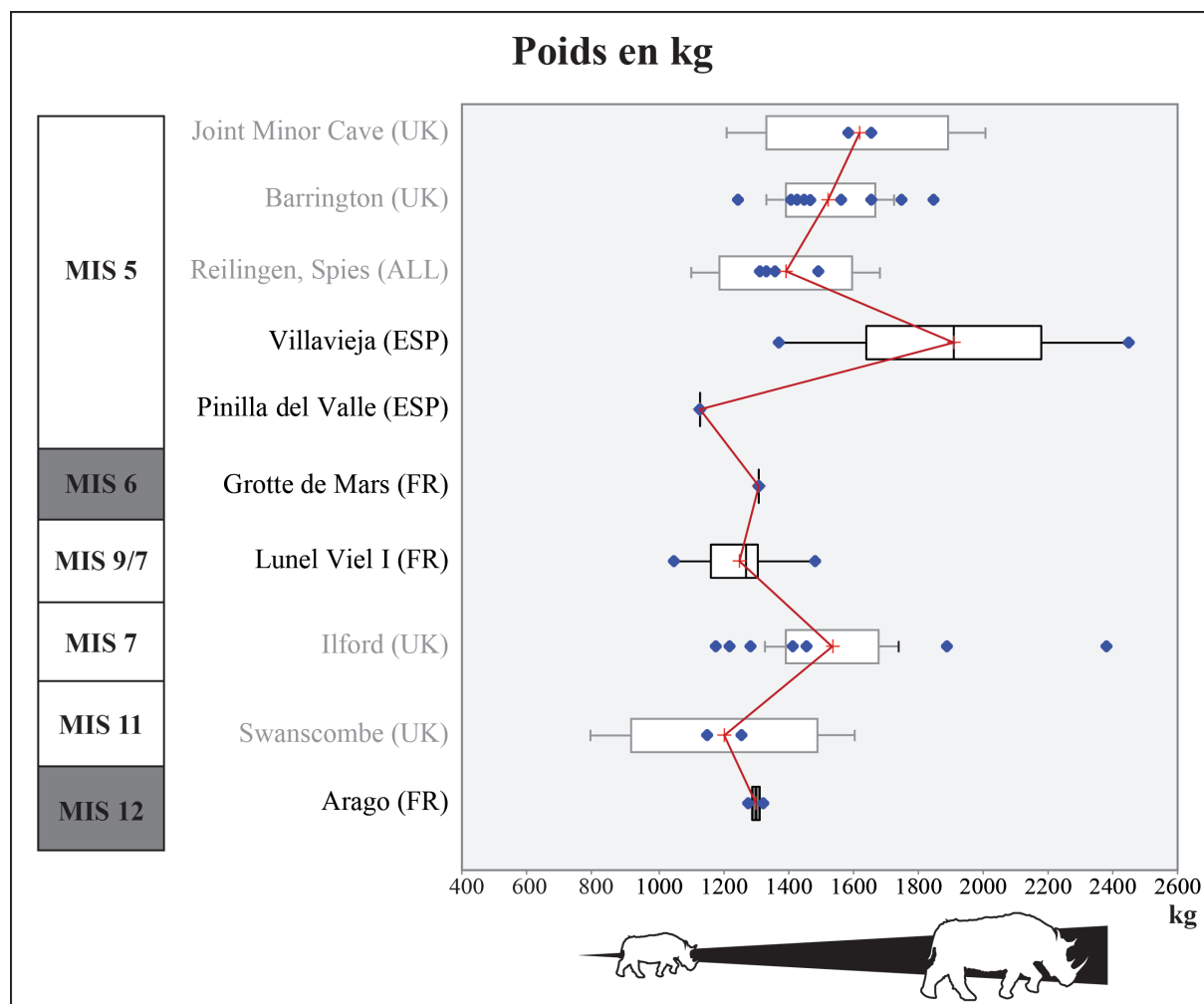


Figure 238 : Evolution du poids (exprimé en kilogrammes) des *S. hemitoechus* au cours du temps. Les sites se trouvent dans plusieurs pays d'Europe de l'ouest : Allemagne (ALL), Espagne (ESP), France (FR) et Grande Bretagne (UK). Les données indiquées en gris proviennent de Saarinen et al., 2015, modifié.

Le poids de *S. hemitoechus* varie énormément au cours du temps puisque les plus petits individus peuvent peser une tonne (Swanscombe) alors que les plus lourds arrivent presque à 2,5 tonnes (Villavieja). Dans l'ensemble, les individus du Pléistocène supérieur sont plus imposants que ceux du Pléistocène moyen. Les rhinocéros de l'Arago ne semblent pas sortir de la tendance des rhinocéros du Pléistocène moyen. Ces observations correspondent à celles de



Guérin (1982b) qui observe deux formes, une gracile puis une plus lourde, se succéder à la transition entre le Pléistocène moyen et le Pléistocène supérieur.

Les données sur l'alimentation des *S. hemitoechus* proviennent des sites méditerranéens de Lunel-Viel I-IV et de Rigabe. Pour le premier site, seules des données de micro-usure dentaire sont disponibles et pour le second, uniquement des données de méso-usure dentaire. L'alimentation des rhinocéros était toujours très variée au moment de leur mort à Lunel-Viel et durant les quelques mois qui l'ont précédé à Rigabe. Plusieurs études ont déjà souligné l'alimentation très hétéroclite de *S. hemitoechus* (Van Asperen et Kahlke, 2015 ; Rivals et Lister, 2016) mais également sa flexibilité alimentaire puisqu'il est capable de consommer préférentiellement des graminées si le milieu l'y contraint (Made et Grube, 2010 ; Van Asperen et Kahlke, 2015). Les rhinocéros de Lunel-Viel et de Rigabe vivaient très probablement dans un environnement qui leur était très favorable avec un accès à un stock alimentaire varié.

- ***Stephanorhinus kirchbergensis*.**

L'évolution des *S. kirchbergensis* a été nettement moins commentée que celle des autres rhinocéros fossiles en raison du nombre très limité de restes connus pour ce taxon en Eurasie sur la large plage chronologique où il est documenté. Les observations sont contradictoires selon les auteurs : Guérin (1980) observe une réduction générale de la taille au cours du temps accompagnée d'une augmentation de l'hypsodontie. À l'inverse, Lacomat (2009) décrit une augmentation graduelle de la taille. Made (2000) remarque que les dimensions de la M3 croissent au cours du temps.

Un indice de taille (V. S. I.) a été calculé pour les *S. kirchbergensis* de Pech de l'Azé II c. 9 à 7 et de différents sites de comparaison à partir de mesures prises sur les carpiens (**Fig. 239**). La taille des rhinocéros de Merck augmente depuis le stade isotopique 11/9 jusqu'au 6 pour diminuer à nouveau au stade isotopique 5. La taille de *S. kirchbergensis* au cours du temps semble fluctuer bien plus que ne le notent les observateurs précédents. Il est intéressant de noter que le rhinocéros provenant d'un stade glaciaire (Pech de l'Azé II c. 9 à 7, MIS 6) est en moyenne de taille bien plus importante que les autres, dépassant largement l'individu de référence correspondant à tous les *S. kirchbergensis* mesurés par Guérin (1980). *S. kirchbergensis* pourrait être



soumis à la loi de Bergmann, ainsi sa taille varierait en fonction du climat. La découverte de nouveaux fossiles est nécessaire pour confirmer cette observation.

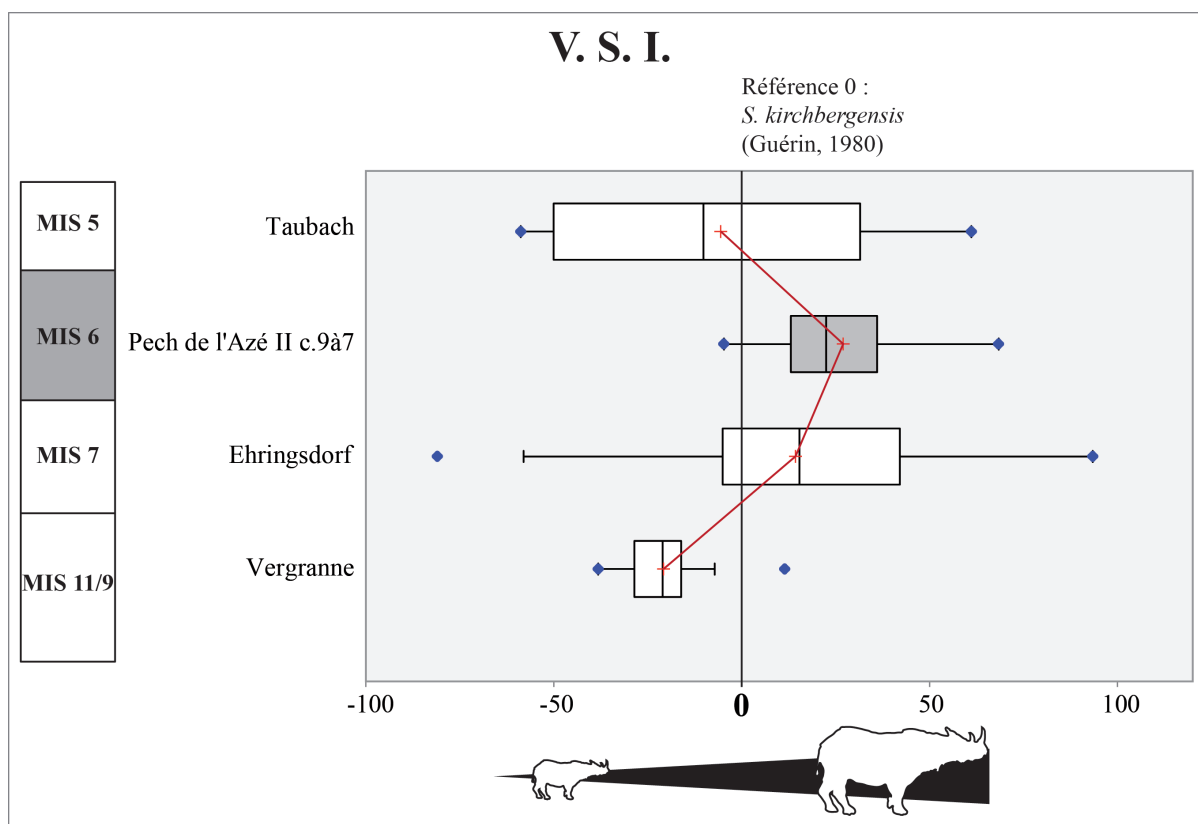


Figure 239 : Evolution de la taille des *Stephanorhinus kirchbergensis* entre la fin du Pléistocène moyen et le début du Pléistocène supérieur. L'individu de référence est *Stephanorhinus kirchbergensis* (Guérin, 1980). Les zones grisées correspondent aux périodes glaciaires et les zones blanches, aux périodes tempérées.

L'alimentation de *S. kirchbergensis* est également sujette à débat. Avec ses dents sub-hypsodonte, son port de tête haut et son mode de locomotion graviportal, ce rhinocéros est traditionnellement considéré comme forestier (Fortelius, 1982 ; Guérin, 1980 ; Guérin et Patou-Mathis, 1996 ; Made et Grube, 2010). Par inférence, on le considère généralement comme un brouteur indicateur de forêt humide. D'autres auteurs pointent certains indices suggérant une consommation régulière de plantes plus abrasives comme des lèvres probablement plus carrées similaires au rhinocéros blancs actuels (Mazza, 1993).

L'étude de l'usure des dents montre qu'à Pech de l'Azé II c. 9 à 7, *S. kirchbergensis* a généralement une alimentation de type paille tandis qu'elle est beaucoup plus variée au moment



de leur mort. Ces résultats sont assez atypiques : les études antérieures montrent que le plus souvent ils sélectionnent très peu les aliments ou quand ils le font, ils favorisent des plantes tendres (Van Asperen et Kahlke, 2015 ; Rivals et Lister, 2016). L'éthologie de *S. kirchbergensis* est encore très mal connue : il est réparti sur une zone géographique très étendue (presque toute l'Eurasie) pendant environ 800 000 ans. Il a, de plus, occupé des biotopes très variés puisqu'il est notamment documenté dans Rhino cave, un site chinois (province d'Hubei), à plus de 2 000 mètres au-dessus du niveau de la mer (Tong et Wu, 2010). De nombreuses études sont encore nécessaires pour connaître l'éco-éthologie de ce taxon mais pendant les périodes glaciaires, il était capable de s'adapter à son environnement et de consommer des graminées qui devaient dominer le paysage en Dordogne durant le stade isotopique 6.

d) Conclusion.

L'étude morphométriques des ossements de rhinocéros de gisements du sud de la France à la fin du Pléistocène moyen et au début du Pléistocène supérieur a permis de montrer la présence de quatre taxons : *Coelodonta antiquitatis praecursor*, *C. antiquitatis* ssp., *S. hemiteochus* et *S. kirchbergensis*. La comparaison des dimensions et des proportions des os des *C. antiquitatis* du Pléistocène moyen français avec *C. togoijensis* fait la distinction entre ces deux taxons qui ne peuvent pas être considérés comme synonymes. L'observation des indices de taille montre que le gabarit des trois taxons fluctue toujours au cours du temps. Des pistes explicatives en fonction de données chronologique, environnementale ou alimentaire ont été proposées. Ainsi, la taille de *Coelodonta* aurait tendance à diminuer pendant les périodes froides et augmenter pendant les périodes tempérées. Ce phénomène pourrait être lié à la loi d'Allen qui établit, entre autre, que la taille des membres de certains animaux a tendance à se réduire lorsqu'ils sont soumis à des climats froids. La grande variété du spectre alimentaire de *Coelodonta* obtenu à partir des données de micro-usure dentaire montre la sensibilité importante de ce taxon aux alternances saisonnières. Les observations sur l'évolution de la taille de *S. hemiteochus* concorde avec celles de Lacombe (2003 ; 2006 ; 2009). L'augmentation du gabarit de *S. hemiteochus* ne semble pas liée à son mode d'alimentation préférentiel (mangeur-mixte). Les modifications de la taille au cours du temps de *S. kirchbergensis* semblent beaucoup moins simplistes que les descriptions précédentes. La grande taille des individus de Pech de l'Azé II c.9 à 7 suggère que cet animal serait soumis à la loi de Bergmann. Les choix alimentaires de *S. kirchbergensis* vivant sous un



climat froid illustrent l'importance des facultés adaptatives de ce taxon. L'effectif des restes osseux disponibles pour chacune de ces espèces est toujours trop restreint pour permettre de tester statistiquement nos hypothèses et même pour considérer l'ampleur de leur variabilité morphométrique. D'autres études sont donc nécessaires.



Chapitre V : Synthèse et perspectives.

I. Evolution spécifique de la grande faune herbivore à la fin du Pléistocène moyen et au début du Pléistocène supérieur dans le Sud de la France.

1. Les modalités évolutives des différentes lignées à travers le temps et l'espace.

Les connaissances sur les équidés, les bovinés et les rhinocerotidés du Pléistocène européen sont très inégales. Les gisements que nous avons étudié ont été fouillés dans des contextes historiques, chronologiques et géographiques différents. Ainsi le Sud-Ouest de la France est bien mieux connu que le Sud-Est. L'état de conservation des ossements, ainsi que la fréquence de représentation de certaines espèces, diffèrent fortement d'un site à l'autre (**Tabl. 79**). Malgré ces différents biais quelques-unes des tendances évolutives des taxons étudiés ont pu être dégagées, qu'il est possible de diviser en quatre grands groupes.

Taxon/ Site	<i>Bos</i> <i>primigenius</i>	<i>Bison</i> <i>schoetensacki</i>	<i>Bison</i> <i>priscus</i>	<i>Equus</i> <i>mosbachensis</i>	<i>Equus</i> <i>caballus</i>	<i>Coelodonta</i> <i>antiquitatis</i>	<i>Stephanohinus</i> <i>hemitoechus</i>	<i>Stephanorhinus</i> <i>kirchbergensis</i>
Camps-de-Peyre		x		x				
La Micoque				x				
Rameaux-Aval	x			x				
Rameaux-Amont	x			x		x		
Payre c. F et G	x		x	x				
Lunel-Viel	x			x			x	
Rigabe	x			x			x	
Combe-Grenal c. 63 à 56	x		x	x				
Suard	x		x		x	x		
Pech de l'Azé II c. 9 à 5	x		x	x		x (c. 6)		x (c. 9 à 7)
Coudoulous II c.9	x		x	x		x		
Payre c. E et D	x		x	x				
Pech de l'Azé II c. 4	x				x	x		
Peyre	x				x	x		

Tableau 79 : Tableau récapitulatif des espèces étudiés dans chacun des sites et ensembles stratigraphiques de l'étude en fonction de la zone géographique (Sud-Est en bleu et Sud-Ouest en rouge).

a) *Transformations morphométriques majeures de certaines lignées au cours du temps.*

Parmi les taxons étudiés, *Equus*, *Coelodonta* et *Bison* connaissent des transformations anatomiques majeures sur la période de temps observée, justifiant l'utilisation du rang d'espèce pour distinguer les formes.

En ce qui concerne le genre *Equus*, nous avons noté, comme des auteurs antérieurs (Forsten, 1993 ; 1999b ; van Asperen, 2013b) que certains critères justifiant l'existence de certaines espèces ne résistent pas à l'observation complète des données. Par exemple, la longueur des protocônes des dents d'*E. steinheimensis* (Steinheim ; données van Asperen), considérée comme très réduite dans les premières études (Eisenmann, 1991), correspond en réalité pleinement à la variabilité observée par ailleurs chez *E. mosbachensis*. Il faut donc questionner la validité de certaines espèces décrites autrefois sur du matériel incomplet. Nous revenons ainsi sur les très nombreuses espèces fossiles de chevaux qui ont été décrites en Eurasie et en Amérique (Prat, 1968 ; Guadelli, 1987 ; Eisenmann, 1991 ; Azzaroli, 1998 ; Pichardo, 2006).

Une relecture de données antérieures (Gromova, 1949 ; Bonifay, 1980 ; Guadelli, 1983 ; Guadelli et Prat, 1995 ; Eisenmann, 1991) associées à notre étude permet de décrire deux groupes morphométriques correspondant à deux espèces distinctes se succédant dans le temps : *E. mosbachensis* pour le Pléistocène moyen et *E. caballus* pour le Pléistocène supérieur. Le premier est notamment distinct du second par la présence récurrente de traits morphologiques sténoniens, une répartition de l'indice protoconique sur la rangée dentaire presque égale de la P3 à la M3 et des jambes plus fléchies (répartition des muscles sur l'avant-bras et morphologie du talus) impliquant un mode de locomotion différent. Il existe une telle variabilité par ailleurs au sein des caballins que nous ne pouvons pas souscrire à l'utilisation d'une même appellation pour l'ensemble des chevaux caballins (*E. ferus*) comme suggéré par Gentry et al., 1996 ; van Asperen, 2010).

Deux sous-espèces sont présentes parmi les représentants d'*E. mosbachensis* : *E. m. campdepeyri* (Camp-de-peyre) et *E. m. palustris* var. 1 et var. 2 (Lunel-Viel et Rigabe). Ces populations se distinguent des autres par des caractères morphologiques particulièrement archaïques liés vraisemblablement à une position chronologique ancienne (*E. m. campdepeyri*), mais aussi par des caractères singuliers dans le corpus (longueur des protocônes, largeur

sus-articulaire distale des métapodes par exemple) liés à des spécificités climatiques (climat méditerranéen, *E. m. palustris* var. 1 et var. 2). L'influence environnementale régionale a un impact important sur les chevaux, confirmant leur qualité de bon appréciateur des conditions de vie des espèces fossiles.

Au sein du groupe des *E. caballus* du corpus, le cheval de Suard est noté *E. caballus piveteaui*. En 1968, Prat avait déjà remarqué la singularité de cette population qui présentait des traits très modernes alors qu'elle datait du Riss. Nos observations vont dans le même sens. Elles permettent de dater l'apparition des premiers chevaux vraiment modernes au stade isotopique 6. Nos données sont néanmoins encore trop incomplètes pour évaluer s'il s'agit d'une évolution *in situ* ou s'il s'agit d'une population immigrante.

Notre analyse, en ce qui concerne les rhinocéros laineux du Pléistocène moyen, a montré les différences importantes entre les taxons *Coelodonta antiquitatis praecursor* (Guérin, 1973 ; 1980 ; 2010a) et *Coelodonta tologoijensis* (Vangengejm et al., 1966). En effet, les rapports de segment de membre montrent que la locomotion du rhinocéros sibérien était plutôt cursoriale, alors que celle des rhinocéros français est graviportale. Les proportions différentes des deux taxons illustrent un changement anatomique majeur : ils ne peuvent donc pas être considérés comme synonymes. Ainsi, à l'échelle du continent Eurasiatique, les rhinocéros laineux ont connu une évolution importante et actuellement, en Europe occidentale, aucun *C. tologoijensis* n'a été décrit.

Deux espèces de *Bison* ont été décrites dans le cadre de notre étude : *B. cf. schoetensacki* (Camp-de-peyre) et *B. priscus* (Payre, Combe-Grenal, Suard, Pech de l'Azé II, Coudoulous II et Peyre). Les bisons de Camp-de-peyre diffèrent des populations les plus récentes, notamment par la morphologie des métatarsiens III-IV qui sont beaucoup plus longs et plus graciles. Les différences décrites antérieurement (Sala, 1986 ; Brugal, 1995) entre les squelettes des deux bisons sont suffisamment importantes pour justifier le rang spécifique. La transition entre *Bison schoetensacki* et *Bison priscus* est encore mal connue. En Italie, elle se situe aux alentours du stade isotopique 10 (Masini et al., 2013).

b) Lignées marquées par des variations chronologiques de taille.

La lignée des *Bison priscus* connaît une diminution de taille au cours du temps dont la valeur chronologique a déjà été reconnue avec trois formes principales et des possibles écotypes (Brugal, 1999). Tous les *B. priscus* (matériel abondant : Payre, Suard, Pech de l'Azé II et Coudoulous II) observés sont rapportés à la sous-espèce *Bison priscus mediator* datée de la fin du Pléistocène moyen et du début du Pléistocène supérieur.

Les modalités des variations de taille de *S. hemitoechus* au cours de son histoire sont encore peu connues et sujettes à débat (Guérin, 1982b ; Fortelius et al., 1993 ; Lacombat, 2003 ; 2005 ; 2006 ; 2009 ; Made, 2010). Nos observations indiquent l'existence de deux groupes de taille : un gracile au Pléistocène moyen et l'autre plus robuste à la fin du Pléistocène moyen et au Pléistocène supérieur. Les individus de Lunel-Viel appartiennent à la première catégorie. A Rigabe, le nombre de restes était trop limité pour permettre une estimation du poids des individus.

En Europe occidentale, deux sous-espèces de rhinocéros laineux ont été décrites : *Coelodonta antiquitatis praecursor* et *Coelodonta antiquitatis antiquitatis* (Guérin, 1973 ; 1980 ; 2010a). La première, plus svelte et haute que la seconde est connue au Pléistocène moyen et l'autre, au Pléistocène supérieur. Les rhinocéros de Coudoulous II c. 9, Suard et de l'Igue des Rameaux ont été rapportés à *Coelodonta a. praecursor*, en revanche les individus de Peyre, Pech de l'Azé II c. 6 à 4 sont moins bien représentés et sont notés *C. antiquitatis* spp.

c) Les réponses comportementales de lignées dans le temps.

Suite à l'évaluation de l'importance du dimorphisme sexuel des bisons, nous émettons l'hypothèse que le comportement des individus de cette lignée, et en particulier les modalités de la ségrégation sexuelle, variaient en fonction des alternances climatiques. Ainsi, la différence de gabarit entre les mâles et les femelles tend à se réduire pendant les périodes tempérées et à augmenter pendant les périodes glaciaires. La comparaison de la robustesse des mâles par rapport aux femelles pourrait ainsi nous informer si la couche dans laquelle ils ont été retrouvés s'est déposée durant un stade isotopique clément ou froid.

d) Lignées dont les étapes évolutives sont encore mal connues.

L'étude du squelette des aurochs pléistocènes souligne les variations de taille importante de ce taxon au cours du temps. Nous avons montré qu'elles répondaient au moins à deux facteurs simultanés et répondant à la loi de Bergmann : la latitude du site et les conditions climatiques. Ainsi, plus le gisement est septentrional et la température rigoureuse, plus *Bos primigenius* tend à être de grande taille. Il est donc impératif de prendre en compte la position géographique du gisement dans le cadre de comparaisons avec d'autres collections avant d'inférer une période isotopique (froide ou tempérée) sur la base de la taille des aurochs.

Stephanorhinus kirchbergensis est un animal assez rare dans les sites archéopaléontologiques et donc encore assez mal connu. La comparaison de la taille moyenne de plusieurs populations indique que ce rhinocéros serait sensible à la loi de Bergmann : sa stature augmente durant les périodes glaciaires, comme nous l'observons à Pech de l'Azé II c. 9 à 7. Cette étude n'a pu être menée que sur une quantité limitée de sites et demande à être confirmée.

2. Apport biochronologique des grands mammifères herbivores.

Au cours du temps, certains taxons (*Bos primigenius* et *Stephanorhinus kirchbergensis*) connaissent des variations morphométriques directement liées aux changements climatiques. D'autres, comme *Equus*, *Bison priscus* et *Coelodonta antiquitatis* changent graduellement depuis les plus anciens sites étudiés aux plus récents. L'évolution de ces animaux connaît un tournant important à la transition entre les stades isotopiques 6 et 5 où ils atteignent un stade moderne similaire aux formes que l'on connaît à l'Holocène (*Equus caballus*) ou durant leur extinction (*Coelodonta antiquitatis antiquitatis*). L'histoire évolutive des bisons durant le Pléistocène supérieur et l'Holocène reste néanmoins encore assez mal connue et la transition entre les formes *priscus*, *bonasus* et *bison* est encore mal définie (Massilani et al., 2016 ; Soubrier et al., 2016 ; Palacio et al., 2017). Les nouveaux éléments apportés par notre travail concernant l'histoire évolutive et les adaptations spécifiques aux variations environnementales des lignées des équidés, bovinés et rhinocerotidés permettent de préciser la position chronologique de certains rem-

plissages archéo-paléontologiques (**Fig. 240**). Il s'agit des sites de Camp-de-peyre, l'Igue des Rameaux, Lunel-Viel, Rigabe et Coudoulous II c. 9 qui n'ont pas fait l'objet de datations directes et de l'ensemble D-E de Payre dont la position chronologique est problématique.

A Camp-de-peyre, le cheval, *E. mosbachensis campdepeyri* présente plus de traits archaïques que celui de La Micoque, datée du stade isotopique 10. Le bison a été attribué à l'espèce *B. cf. schoetensacki*, antérieur à *Bison priscus*. Le spectre faunique est, par ailleurs, caractéristique des périodes glaciaires (Guadelli et Prat, 1995 ; cf. chapitre V-partie II-1). Nous proposons donc de situer cette accumulation dans le stade isotopique 12.

Nous avons vu que les chevaux des deux ensembles de l'Igue des Rameaux, appartenant à la même espèce, *E. mosbachensis*, se distinguent entre eux en fonction de leurs caractères discrets. Ainsi, les individus de la partie Aval présentent quantitativement plus de caractères archaïques que ceux de la partie Amont. Le rhinocéros, *Coelodonta antiquitatis praecursor* de la partie amont est typique du Pléistocène moyen. Par ailleurs, les données paléoenvironnementales (comme l'augmentation de la taille de l'aurochs entre les deux ensembles) trahissent une dégradation climatique entre l'ensemble Aval, plutôt tempéré, et l'ensemble Amont, de plus en plus froid (cf. chapitre V-partie II-3). L'assemblage des Rameaux-Aval correspond donc bien à un stade isotopique tempéré du Pléistocène moyen, probablement le stade 9 comme l'ont estimé les études précédentes (Rouzaud et al., 1990a). En revanche, l'accumulation de la partie Amont s'est constituée durant une période plus froide, postérieure à celle de la partie Aval. Elle pourrait correspondre au stade isotopique 8 ou à la toute fin du stade isotopique 9.

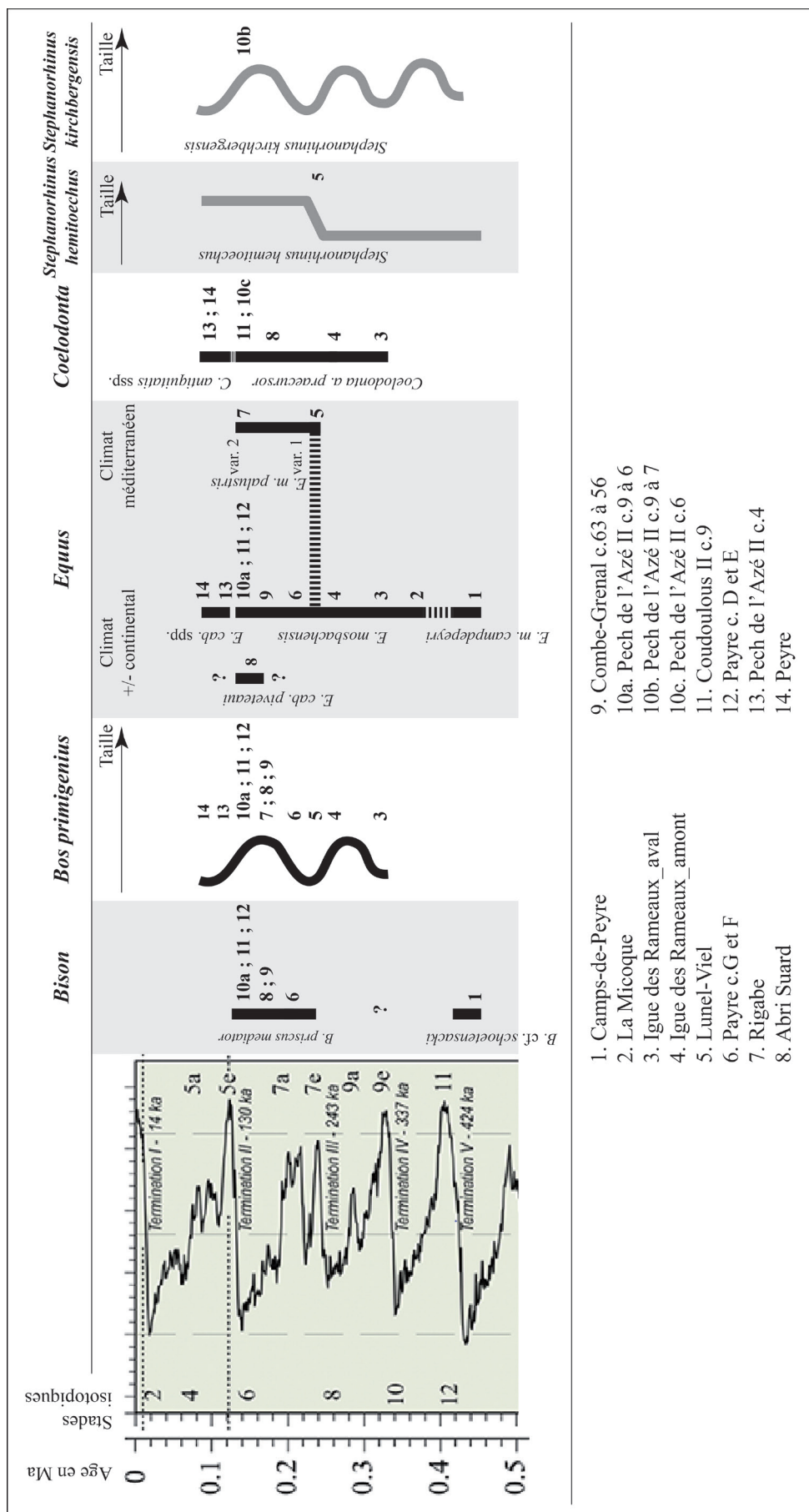
La révision du rhinocéros de Lunel-Viel, *S. hemitoechus*, suggère que l'assemblage est plus récent que le supposait l'évaluation précédente (Bonifay, 1975). La taille des individus est réduite comme chez les rhinocéros de la toute fin du Pléistocène moyen de la grotte de Mars. Le spectre faunique et les données environnementales traduisent une période climatique tempérée. Il est donc plus probable que l'assemblage, composé des deux ensembles de Lunel-Viel I et de Lunel-Viel IV date du stade isotopique 7. Nous n'avons, en effet, pas observé de différences morphométriques majeures sur les ossements des grands mammifères herbivores.

Le stade évolutif des chevaux de Rigabe place le remplissage dans le Pléistocène moyen.

La taille de la première molaire inférieure du loup est très comparable à celle des individus du stade isotopique 6 du Lazaret (Dessart, 2001 ; Boudadi-Maligne, 2010), suggérant une période de dépôt similaire.

La question de la position chronologique de Coudoulous II c. 9 avait déjà été discutée (Uzunidis, 2013). Les caractères morphologiques du cheval sont proches de celui de Pech de l'Azé II c. 9 à 6 (fin stade isotopique 6) et ils constituent de réelles formes de transition entre le Pléistocène moyen et le Pléistocène supérieur. Le rhinocéros laineux est très similaire à celui de Romain-la-Roche (fin stade isotopique 6 ; Guérin, 2010a). Le bison appartient à la sous-espèce *Bison priscus mediator*, typique de la transition entre ces deux périodes. Tous ces indices permettent d'envisager un remplissage correspondant à la toute fin du stade isotopique 6.

Les datations menées sur l'ensemble G-E de la grotte-abri de Payre indiquent que le remplissage date des stades isotopiques 6 ou 5. Le cheval a été attribué à *E. mosbachensis* et le bison à *Bison priscus mediator*. Ces taxons correspondent au Pléistocène moyen, ce qui indiquerait que l'accumulation est antérieure au stade isotopique 5.



- 1. Camps-de-Peyre
- 2. La Micoque
- 3. Igue des Rameaux_aval
- 4. Igue des Rameaux_amont
- 5. Lunel-Viel
- 6. Payre c.G et F
- 7. Rigabe
- 8. Abri Suard
- 9. Combe-Grenal c.63 à 56
- 10a. Pech de l'Azé II c.9 à 6
- 10b. Pech de l'Azé II c.9 à 7
- 10c. Pech de l'Azé II c.6
- 11. Coudoulous II c.9
- 12. Payre c. D et E
- 13. Pech de l'Azé II c.4
- 14. Peyre

Figure 240 : Stades évolutifs des bovinés, équidés et rhinocérotidés à la fin du Pléistocène moyen et au début du Pléistocène supérieur dans le Sud de la France.

II. Apports à la connaissance des environnements locaux.

L'étude de la variabilité alimentaire des équidés, bovinés et rhinocerotidés souligne l'étendue des stratégies et des capacités adaptatives de chacun de ces taxons. Les chevaux de notre corpus et surtout le rhinocéros laineux, qui mangent surtout des aliments très abrasifs durant l'année, sont capables de s'adapter saisonnièrement et géographiquement à la nature des ressources disponibles. Ils suivent ainsi les tendances mises en évidence par Rivals et al., en 2014 pour des populations de l'Europe Occidentale. Le *Bison priscus* consomme d'abord des graminées alors que le *Bison schoetensacki* de Camp-de-peyre se nourrit plutôt d'aliments tendres, ce que Rivals et Lister (2016) n'observent pas dans les sites anglais (Westbury-sub-Mendip, Pakefield, West Runton, Mundesley). Enfin, les aurochs ont une alimentation très plastique tout au long de l'année. Leur exigence est moins importante, leur alimentation dépendra alors du stock disponible et de la compétition inter- et intra-spécifique. Le seul *S. kirchbergensis* de cette étude (Pech de l'Azé II c. 9 à 7) a une alimentation de type paisseur, résultat nuancé par l'étude de van Asperen et Kahlke, 2015 qui montrait plutôt une tendance à consommer des aliments tendres lorsqu'ils sont disponibles pour ce taxon. *S. hemitoechus* (malheureusement très mal représenté dans notre corpus : Rigabe et Lunel-Viel) tendrait à conserver au maximum une alimentation variée comme déjà montré par van Asperen et Kahlke, 2015. Les modes d'alimentation des *Stephanorhinus*, comme ceux des *Bos*, semblent donc être avant tout opportunistes. La détermination de ces différents choix alimentaires combinés aux informations concernant les adaptations morphologiques des grands herbivores étudiées nous permettent de préciser les conditions environnementales et climatiques immédiates autour des sites archéopaléontologiques. Tous ces éléments semblent en priorité contraints par les contextes locaux. Les informations contextuelles précisent ainsi l'environnement que les humains ont fréquenté et qui a vraisemblablement influencé leurs évolutions anatomiques et stratégies culturelles.

1. Camp-de-peyre.

Les modes d'alimentation des chevaux et des bisons de Camp-de-peyre au moment de leur mort (micro-usure, **Fig. 241**) soulignent l'aspect en mosaïque de l'environnement et la présence de ressources variées autour du gisement à travers la consommation exclusive de

plantes abrasives pour les chevaux (passeurs) et de plantes tendres pour les bisons (brouteurs). Par rapport aux autres chevaux de l'échantillonnage (cf. chapitre IV-partie II-4), les chevaux de Camp-de-peyre ont un nombre très important de ponctuations sur l'émail des dents. Ce caractère peut être lié à une quantité importante de poussière déposée sur les herbes et les feuillages sous conditions sèches (Semprebou et Solounias, 2007). L'alimentation des derniers mois de la vie des individus (méso-usure dentaire) montre que les chevaux consommaient surtout des graminées, tandis que les bisons avaient une alimentation mixte à tendance de brouteur (cf. chapitres). Si les deux espèces étaient présentes durant la même saison (cf. chapitre IV-partie I-4/partie II-4), la plasticité du mode d'alimentation de *Bison cf. schoetensacki* lui aurait permis de ne pas se mettre en compétition pour le même type de ressource avec *Equus mosbachensis campdepeyri*, beaucoup moins adaptable. La différence marquée entre leur alimentation au moment de leur mort peut également signifier des changements saisonniers et donc de ressources alimentaires abrupts, si les deux ongulés ont fréquenté le site à deux moments différents de l'année.

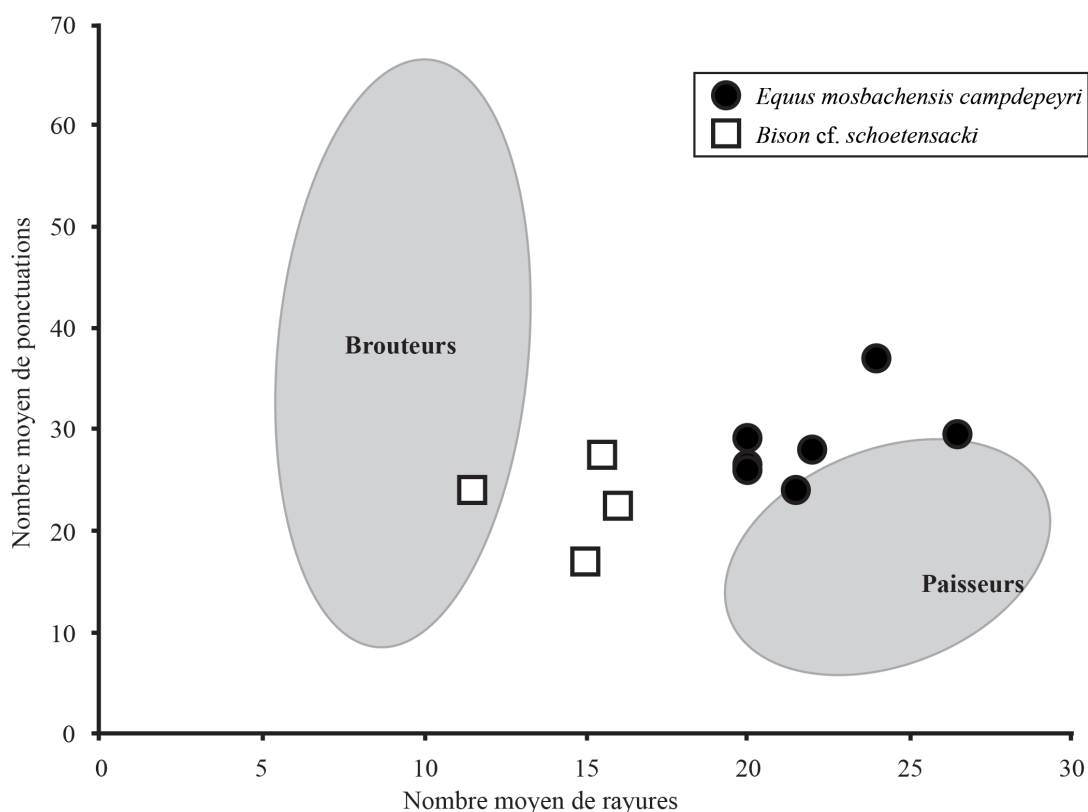


Figure 241 : Graphique bivarié du nombre moyen de ponctuations et de rayures observées sur l'émail des dents des chevaux et des bisons de Camp-de-peyre. Les aires grises correspondent aux ellipses gaussiennes de confiance ($p = 0,95$) des barycentres de brouteurs et de passeurs actuels, d'après Rivals et Lister, 2016.

L'étude morphométrique du squelette postcrânien associé à l'usure microscopique et macroscopique des dents permet une description relativement précise de l'environnement du climat autour d'un gisement. A Camp-de-peyre, le climat devait être froid (membres raccourcis des chevaux, micro-faune, Marquet, 1993 et étude sédimentaire, Le Tensorer, 1981) et sec (membres graciles et ingestion de poussière des chevaux) et le paysage majoritairement ouvert (chevaux paiseurs, micro-faune, Marquet, 1993). Des bosquets d'arbres et de buissons devaient persister au moins saisonnièrement (bisons brouteurs, micro-faune, Marquet, 1993).

2. La Micoque.

Les chevaux des couches E, H et J de la Micoque sont tous complètement paiseurs au moment de leur mort (micro-usure). Des différences entre les couches sont néanmoins perceptibles, que ce soit en fonction du nombre de rayures ou du nombre de ponctuations. Pour ce qui est du taux d'abrasivité de l'alimentation (nombre de rayures), on note un léger dégradé entre les couches E, H puis J (**Fig. 242**, test de Kruskal-Wallis : c.E-c.J : $p = 0,02$). Au cours du temps, les chevaux auraient donc consommé des plantes de moins en moins abrasives. En ce qui la présence de poussière sur les aliments (nombre de ponctuations important), les chevaux de la couche E se distinguent des autres par un nombre de ponctuations significativement inférieur (Test de Kruskal-Wallis : c.E-c.H : $p = 0,01$; c.E-c.J : $p = 0,03$). Ils ont donc vraisemblablement consommé moins de poussières. L'augmentation du nombre de ponctuations entre les dents des chevaux de la couche E et ceux des couches H et J pourrait éventuellement annoncer un début d'assèchement du climat.

Ces différences entre les couches ne sont pas perceptibles lorsque l'on considère les informations alimentaires des derniers mois de vie (méso-usure). L'alimentation des chevaux durant l'année de toutes les couches de la Micoque est très spécialisée et tournée vers les plantes abrasives. Les chevaux de la couche E ont fréquenté le site durant plusieurs saisons consécutives à la différence des chevaux des couches H et J (cf. chapitre IV-partie II-4). La régularité de leur alimentation au cours de l'année peut signifier par extension la stabilité de leurs ressources alimentaires notamment pendant la bonne saison, entre mai et novembre (étude cémento-chronologique, Langlois, 2005).

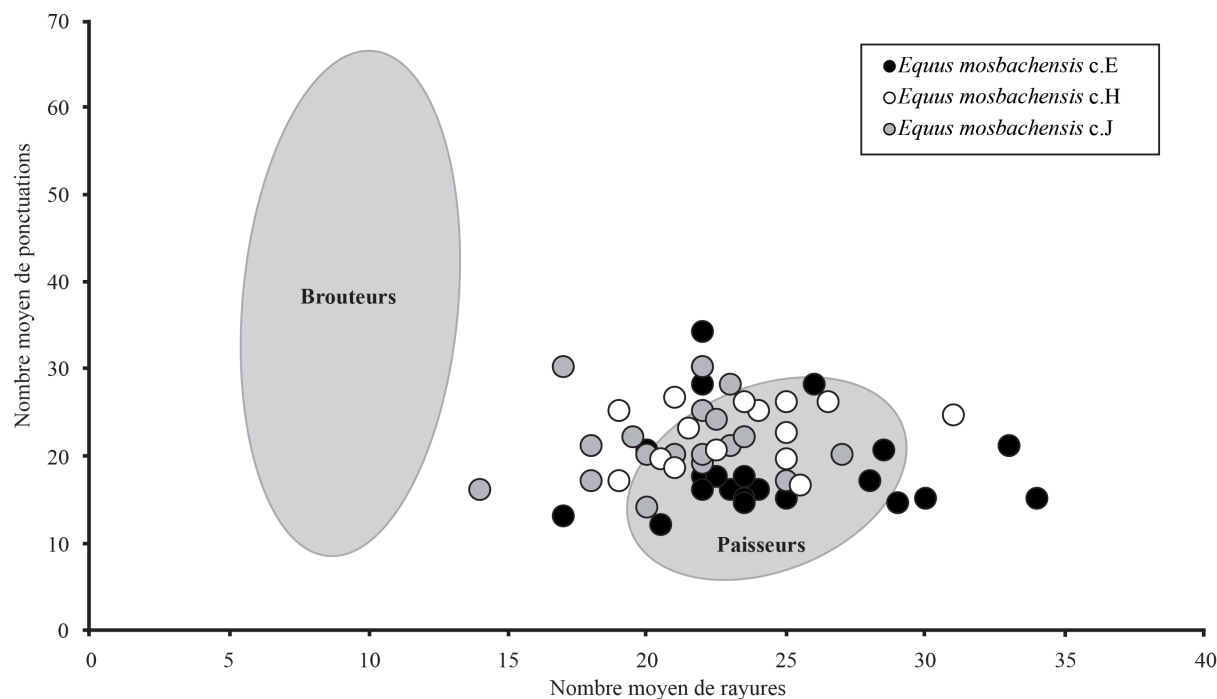


Figure 242 : Graphique bivarié du nombre moyen de ponctuations et de rayures observées sur l'émail des dents des chevaux des couches E, H et J de La Micoque. Les aires grises correspondent aux ellipses gaussiennes de confiance ($p = 0,95$) des barycentres de brouteurs et paisseurs actuels, d'après Rivals et Lister, 2016.

En conclusion, l'acquisition (chasse) des chevaux par les Humains de La Micoque s'est faite sous des conditions froides et sèches (étude sédimentaire, Texier et Bertran, 1993, morphologie des premières phalanges). L'environnement était probablement très ouvert dominé par la steppe à graminées (micro et méso-usure dentaire, morphologie des premières phalanges). La taille des individus permet de suggérer que cet environnement était de plus riche en ressources alimentaires. Les chevaux sont malheureusement quasiment les seuls animaux présents sur le site en raison d'une sélection humaine (principaux agents de l'accumulation). Cet état de fait limite les interprétations possibles sur l'environnement local.

3. L'Igüe des Rameaux.

Les chevaux (Amont et Aval), les rhinocéros et les aurochs de l'Igüe des Rameaux ont statistiquement la même alimentation au moment de leur mort (micro-usure, **Fig. 243**). Ils présentent tous un comportement de brouteurs (cf. chapitre IV-partie I, II et III-4) lorsqu'ils fréquentent ce territoire. L'alimentation des trois taxons dans les deux ensembles est extrêmement

homogène. Les similitudes importantes de leur mode d'alimentation suggèrent qu'ils étaient présents à la même saison ; l'étude de M.-P. Coumont (2006, courbe d'âge des chevaux) suggérant, dans ce cas, l'été. Au cours de l'année (méso-usure), le comportement alimentaire des trois taxons est plutôt paisseur. Ils se distinguent cependant entre eux par leur mesowear score. Celui des rhinocéros est élevé comme celui des chevaux de la partie amont à la différence des chevaux de la partie aval et des aurochs. Ceux-ci possèdent une valeur de cet indice plus faible, bien que comprise dans la variabilité des paisseurs. Les chevaux de la partie Aval, les rhinocéros laineux et les aurochs de la partie Amont ont tous fréquenté le site durant une unique saison. Les informations obtenues concernant l'alimentation sont donc différentes en fonction de l'échelle de temps (méso/micro usure) pour tous les taxons (chevaux, aurochs et rhinocéros laineux) avec un passage de paisseurs à brouteurs au cours de la dernière saison avant leur mort. Deux hypothèses peuvent être avancées : soit un déplacement des animaux d'un environnement ouvert à un environnement plus fermé, soit des variations saisonnières affectant fortement le choix de ressources alimentaires.

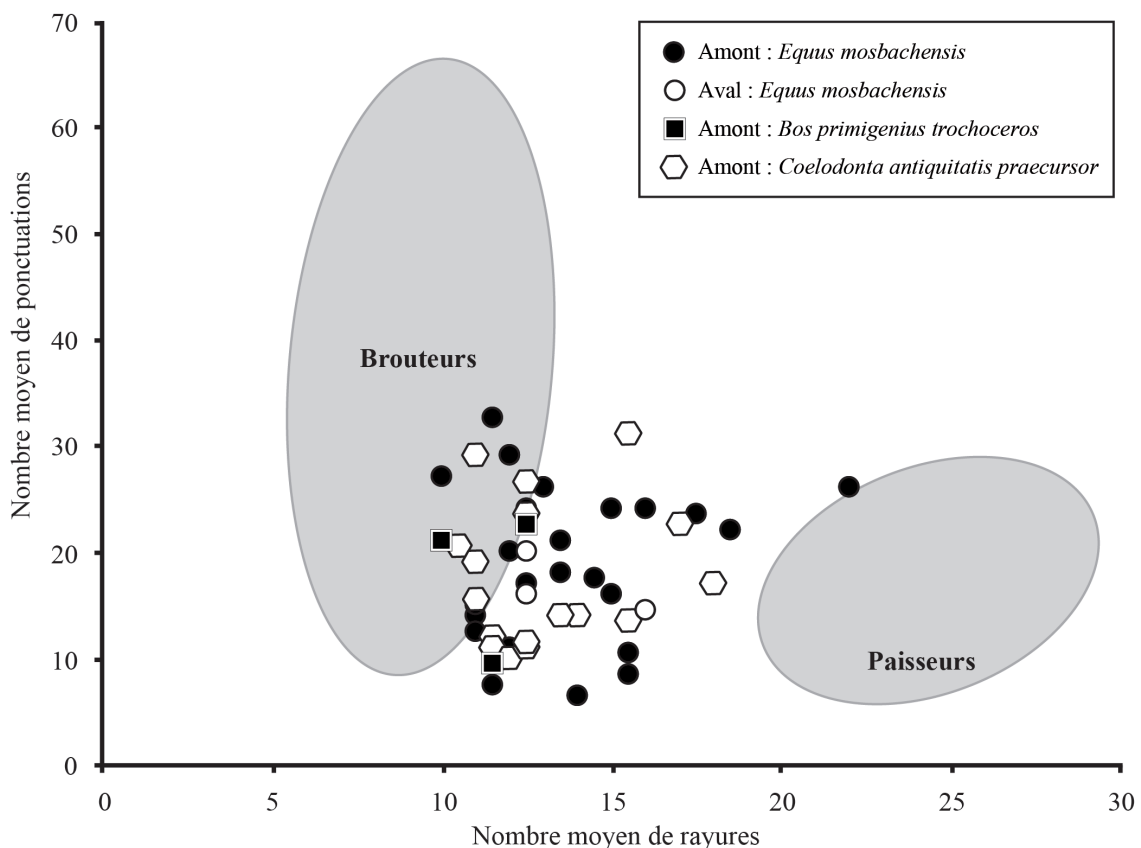


Figure 243 : Graphique bivarié du nombre moyen de ponctuations et de rayures observées sur l'émail des dents des chevaux, des aurochs et des rhinocéros de l'Igüe des Rameaux amont et aval. Les aires grises correspondent aux ellipses gaussiennes de confiance ($p = 0,95$) des barycentres de brouteurs et paisseurs actuels, d'après Rivals et Lister, 2016.

En conclusion, l'étude paléontologique des chevaux suggère que les deux ensembles ne sont pas strictement contemporains et que les chevaux de la partie amont sont légèrement postérieurs à ceux de la partie Aval. De plus, les différences morphologiques des *E. mosbachensis* et *Bos primigenius trochoceros* des deux ensembles suggèrent de légères variations environnementales : durant l'accumulation de la partie Aval le couvert forestier devait être important et/ou l'apport nutritif de l'alimentation peu satisfaisant et le taux d'humidité relativement important, ce qui est supporté par l'alimentation de type brouteur systématique chez tous les ongulés (micro-usure). Durant l'accumulation de la partie amont, les conditions climatiques se sont légèrement dégradées avec les alternances saisonnières devenant plus marquées et l'augmentation du taux d'humidité. La différence visible entre les chevaux de la partie amont et ceux de la partie Aval concernant le *mesowear score*, serait alors due à la montée en puissance de ce phénomène entre l'ensemble Aval et l'ensemble Amont.

4. Lunel-Viel.

a) Question spécifique : Lunel-Viel est-il dans un marécage ? Apport d'un référentiel actuel d'usure dentaire.

Afin de discuter l'hypothèse de M.-F. Bonifay (1980) selon laquelle l'environnement du site de Lunel-Viel devait ressembler à la Camargue holocène (zone humide et marécageuse, morphométrie des chevaux), nous avons récolté les données de micro-usure dentaire sur des vaches, taureaux et chevaux de Camargue actuels (*E. caballus* : n=28 ; *Bos taurus* : n=32 ; n total = 60). Les dents proviennent de la Tour-du-Valat où les animaux vivent en semi-liberté, consomment la nourriture locale et ne sont jamais affouragés. Nous les avons comparées aux données de micro-usures dentaires provenant des chevaux (n=44) et des aurochs (n=30) de Lunel-Viel (n total = 74).

Les différences taphonomiques sont majeures : à la Tour-du-Valat, 30 dents (18 de chevaux et 12 de vaches soit 50% du matériel total) sont trop altérées. A Lunel-Viel, 15 dents sur 74 (8 de chevaux et 7 d'aurochs soit 20% du matériel total) sont trop abîmées pour être étudiées. L'altération est donc beaucoup plus forte sur le matériel actuel.

Nous avons comparé et testé (test de Kruskal-Wallis) le nombre de ponctuations et de

rayures observées dans ces deux ensembles (**Tabl. 80**). Les données des vaches et des chevaux de la Tour-du-Valat sont statistiquement similaires et se caractérisent par un nombre de ponctuations supérieur à ce que l'on connaît pour un biotope tempéré. Il traduit l'ingestion récurrente et importante de petites particules exogènes. Ce n'est pas le cas des spécimens de Lunel-Viel. En revanche, le nombre de rayure est statistiquement similaire entre les spécimens de la Tour-du-Valat et les chevaux de Lunel-Viel.

Ces résultats préliminaires indiqueraient que les ongulés de Lunel-Viel ne consomment pas les mêmes végétaux que les ongulés actuels de Camargue. Si le nombre important de ponctuation est un marqueur du biotope marécage, alors on peut suggérer que ce n'est pas celui de la faune et des Humains de Lunel-Viel. Pour trancher la question, il est nécessaire d'avoir un référentiel plus complet, qui permettrait de mieux comprendre l'impact taphonomique du biotope marécage.

Taxon	Tour-du-Valat		Lunel-Viel (tout)		
	Ponct.	Rayure	Ponct.	Rayure	
<i>Equus caballus</i>	n	10	10	36	36
	m	32,70	21,50	15,85	19,61
	s	1,42	2,88	4,17	2,65
	min	31,00	17,00	6,50	15,50
	max	35,00	27,00	26,00	25,50
	<i>Bos taurus / Bos primigenius</i>	n	20	20	23
m		30,88	19,35	25,46	13,13
s		3,24	3,77	3,24	1,80
min		26,50	12,50	18,50	9,50
max		37,00	26,00	32,00	16,00
Taxon et localisation		Ponctuations		Rayures	
<i>Equus</i> : Tour du Valat _ <i>Bos</i> : Tour du Valat		0,50		0,45	
<i>Bos</i> : Tour du Valat _ <i>Equus</i> : Lunel-Viel		<0,0001		1,00	
<i>Bos</i> : Tour du Valat _ <i>Bos</i> : Lunel-Viel		<0,0001		<0,0001	
<i>Equus</i> : Tour du Valat _ <i>Equus</i> : Lunel-Viel		<0,0001		0,21	
<i>Equus</i> : Tour du Valat _ <i>Bos</i> : Lunel-Viel		<0,0001		<0,0001	
<i>Equus</i> : Lunel-Viel _ <i>Bos</i> : Lunel-Viel		<0,0001		<0,0001	

Tableau 80 : Synthèse des données de micro-usure dentaire des grands ongulés de la Tour-du-Valat et de Lunel-Viel et résultat du test de Kruskal-Wallis.

b) Données générales sur l'environnement local.

Les aurochs de la grotte I se distinguent des autres espèces par la micro-usure, ayant statistiquement moins de rayures et plus de ponctuations que les chevaux des grottes I et IV ainsi que les rhinocéros de l'ensemble inférieur de la grotte I (**Tabl. 81 Et Fig. 244**). Les rhinocéros ont plus de ponctuations et moins de rayures que les chevaux, mais cette variation n'est pas significative (**Tabl. 81 Et Fig. 244**). Ces différences traduisent des stratégies alimentaires distinctes entre les taxons dans les jours précédents leur mort :

- Les bovinés sont brouteurs et leur alimentation est plus riche en poussière et autre éléments exogènes que celles des autres taxons (Semperebon et Rivals, 2007), sans qu'il soit possible pour l'instant de préciser la signification de cette information.

- Les chevaux tendent à consommer en priorité les plantes les plus abrasives (alimentation de type pisseur), mais conservent une alimentation relativement variée. Cette spécialisation modérée peut être expliquée par la rareté de ressources alimentaires comme des graminées aux alentours de Lunel-Viel.

- La diète des *Stephanorhinus hemitoechus* est relativement proche de celle des chevaux sans atteindre leur degré de spécialisation. Leur alimentation est beaucoup plus opportuniste, très variée, de type « mangeur mixte ». Il est probable qu'ils se soient servis à la fois dans le stock alimentaire des bovinés et dans celui des chevaux. Leur faible nombre de ponctuations suggère qu'ils étaient, probablement, plus en compétition avec les chevaux qu'avec les aurochs.

Tableau 81 : Tableau récapitulatif des tests de Kruskal-Wallis réalisés sur le nombre de rayures et le nombre de ponctuations observés sur les dents de bovidés, équidés et rhinocérotidés de Lunel-Viel, I, IV et V. $\alpha = 0,05$.

Taxon et ensembles	Ponctuations	Rayures
Equus : Ens. Inf. _ Equus : Ens. Sup.	1,00	1,00
Equus : Ens. Inf. _ Equus : IV	1,00	0,99
Equus : Ens. Inf. _ Equus : V	0,86	0,91
Equus : Ens. Sup. _ Equus : IV	1,00	1,00
Equus : Ens. Sup. _ Equus : V	0,99	0,95
Equus : IV _ Equus : V	0,94	0,77
Bos : Ens. Sup. _ Equus : Ens. Sup.	0,05	0,01
Bos : Ens. Sup. _ Equus : Ens. Inf.	0,09	0,01
Bos : Ens. Sup. _ Equus : IV	0,05	0,03
Bos : Ens. Sup. _ Equus : V	0,79	0,79
Bos : Ens. Inf. _ Equus : Ens. Sup.	0,00	0,00
Bos : Ens. Inf. _ Equus : Ens. Inf.	0,00	< 0,0001
Bos : Ens. Inf. _ Equus : IV	0,00	0,00
Bos : Ens. Inf. _ Equus : V	0,73	0,72
Bos : Ens. Inf. _ Bos : Ens. Sup.	0,84	1,00
Rhino : Ens. Sup. _ Equus : Ens. Sup.	1,00	0,74
Rhino : Ens. Sup. _ Equus : Ens. Inf.	1,00	0,74
Rhino : Ens. Sup. _ Equus : IV	0,99	0,94
Rhino : Ens. Sup. _ Equus : V	0,97	0,97
Rhino : Ens. Inf. _ Equus : Ens. Sup.	0,39	1,00
Rhino : Ens. Inf. _ Equus : Ens. Inf.	0,51	0,87
Rhino : Ens. Inf. _ Equus : IV	0,41	1,00
Rhino : Ens. Inf. _ Equus : V	0,78	0,74
Rhino : Ens. Inf. _ Rhino : Ens. Sup.	1,00	0,74
Rhino : Ens. Inf. _ Bos : Ens. Sup.	0,96	0,00
Rhino : Ens. Sup. _ Bos : Ens. Inf.	0,21	0,02

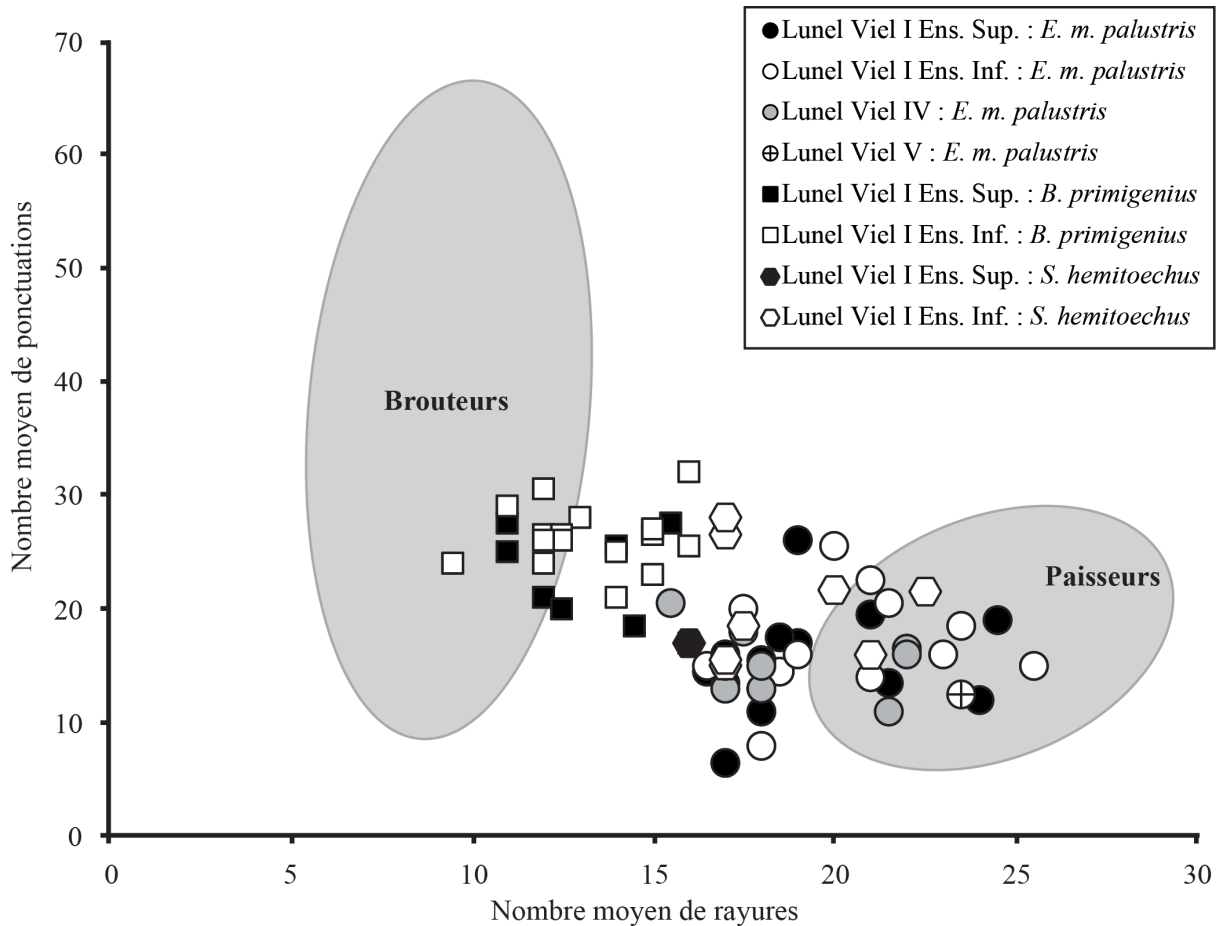


Figure 244 : Graphique bivarié du nombre moyen de ponctuations et de rayures observées sur l'émail des dents des chevaux, des aurochs et des rhinocéros de Lunel-Viel, grottes I, IV et V. Les aires grises correspondent aux ellipses gaussiennes de confiance ($p = 0,95$) des barycentres de brouteurs et de paisseurs actuels, d'après Rivals et Lister, 2016.

Les aurochs, chevaux et rhinocéros de Lunel-Viel ont tous fréquenté le site durant une unique saison (micro-usure). Au cours de l'année (mésousure), les chevaux ont surtout consommé des plantes abrasives. L'indice de *mesowear* des chevaux de l'ensemble inférieur est légèrement plus faible que pour les autres grottes/ensembles et pourrait traduire un couvert forestier légèrement plus important et moins de graminées disponibles. Les bovinés ont un faible *mesowear score*, ils ont consommé des plantes tendres tout au long de l'année et à tous les moments de l'accumulation. L'usure des dents de rhinocéros n'était pas suffisamment avancée pour permettre une étude de mésousure dentaire.

En conclusion, les associations fauniques (Fosse, 1994) permettent d'avancer que le climat et l'environnement varient entre les ensembles supérieur et inférieur de la grotte I de Lunel-Viel. Cependant notre étude morphométrique souligne l'homogénéité importante des chevaux des grottes I, IV et V et suggère une faible variation des conditions environnementales avec vraisemblablement un remplissage assez rapide de la cavité. Elle implique également l'existence d'un paysage en mosaïque composé d'espaces à graminées et de zones forestières (étude de la taille des chevaux et la micro-usure dentaire des aurochs) et un climat relativement humide (robustesse des chevaux). De légères variations climatiques ou environnementales (mésousure, micro-usure) sont perceptibles entre les niveaux/grottes, et notamment entre l'ensemble supérieur et inférieur pour les chevaux (cf chapitre III-partie I-4-d), mais leur impact est très mineur sur les modes d'alimentation des grands ongulés.

L'environnement de Lunel-Viel semble donc correspondre à une formation végétale de type méditerranéen (déjà présente, puisque mise en place dès le Miocène, Axelrod, 1975 ; Agusti et al., 2003 ; Cherubini et al., 2003). De petites zones ouvertes de type plaine ou steppe persistent encore accompagnées probablement de ripisylves, notamment le long de la Durance et du Rhône (Beaulieu, 1972).

5. Payre.

A Payre, la micro-usure permet de déterminer qu'au moment de leur mort, les bovinés (tous ensembles confondus) ont une alimentation homogène qui se distingue de celle des chevaux (**Fig. 245**). Ils consomment exclusivement des plantes abrasives. Les chevaux ont une alimentation différente en fonction de l'ensemble auquel ils appartiennent. Ceux de la séquence G et F ont une alimentation variée et ceux des couches D et E sont plus spécialisés à tendance paisseur. A l'instar des bovidés, les cervidés présentent un grand nombre de rayures et donc une alimentation de paisseur au moment de leur mort (b).

La mort des aurochs et bisons de chacune des couches correspond à une seule saison (cf. chapitre IV-partie I et II-4 ; Rivals et al., 2009b), en revanche les chevaux des couches G et F ont été transportés dans le gisement durant plusieurs saisons contigües (cf. chapitre III-partie I-5). Au cours de l'année précédant leur mort (mésousure), les chevaux des deux ensembles stratigraphiques ont une alimentation toujours plus abrasive (*mesowear score* supérieur) que les

bovinés. Dans l'ensemble G et F, le *mesowear score* des aurochs est supérieur à celui des bisons alors que dans l'ensemble D et E, les *mesowear score* des aurochs et des bisons sont égaux entre eux. Cela traduit une tendance paisseur plus marquée chez les chevaux quel que soit l'ensemble stratigraphique et chez les aurochs de l'ensemble G et F par rapport aux bisons. Cependant ces variations sont circonscrites pour toutes les espèces à la sphère des mangeurs mixtes.

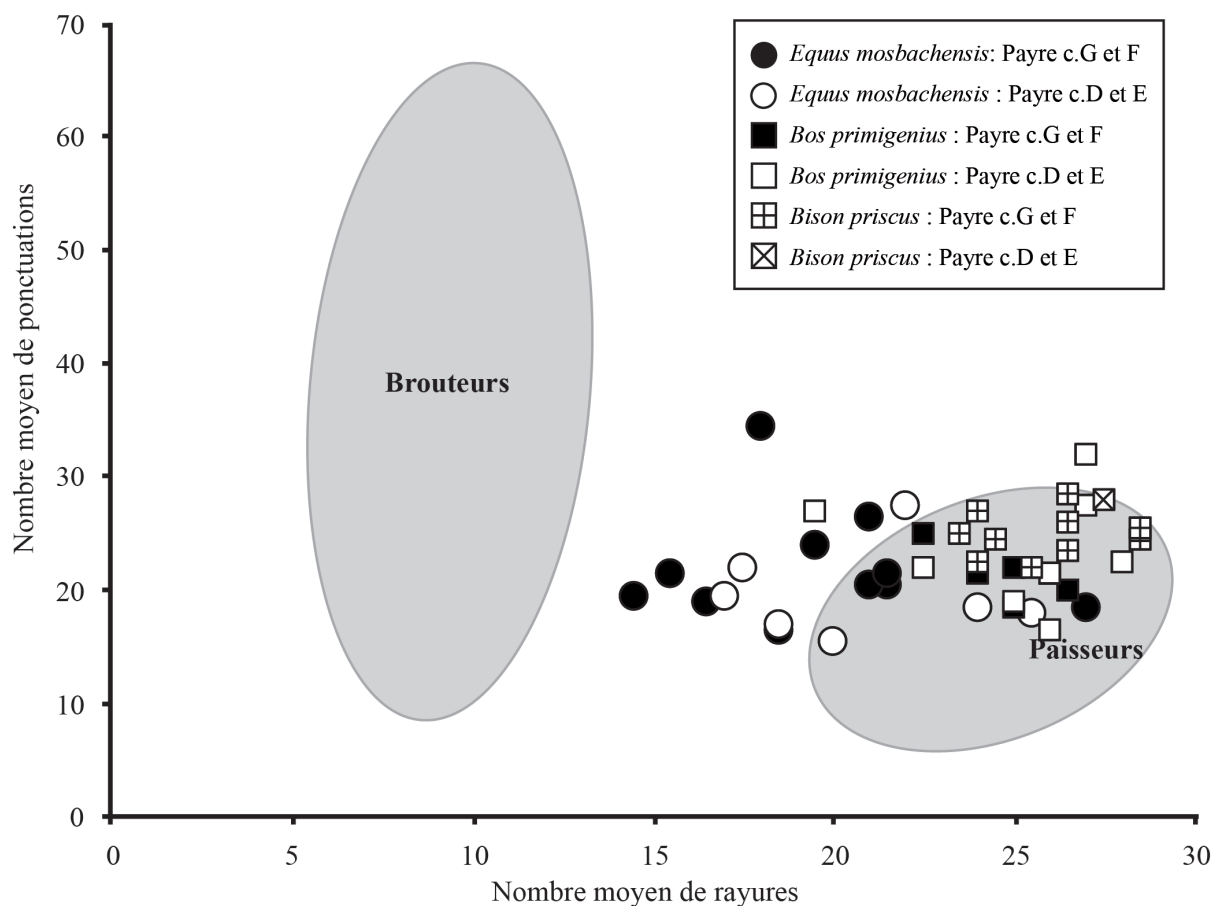


Figure 245 : Graphique bivarié du nombre moyen de ponctuations et de rayures observées sur l'émail des dents des chevaux et des aurochs des couches G et F et D et E de Payre. Les aires grises correspondent aux ellipses gaussiennes de confiance ($p = 0,95$) des barycentres de brouteurs et paisseurs actuels, d'après Rivals et Lister, 2016.

Nos données confirment en partie les résultats des études de micro-faune, palynologie et biochimie concernant le climat et l'environnement du site. La grande taille et la robustesse du cheval de Payre indique que le climat devait être humide et le milieu semi-ouvert à ouvert sans qu'il soit possible de distinguer les deux ensembles stratigraphiques. Les données déjà publiées, pour leur part, montrent une évolution entre la séquence G et F constituée durant un moment relativement froid et sec avec un environnement en mosaïque, ouvert avec quelques bosquets

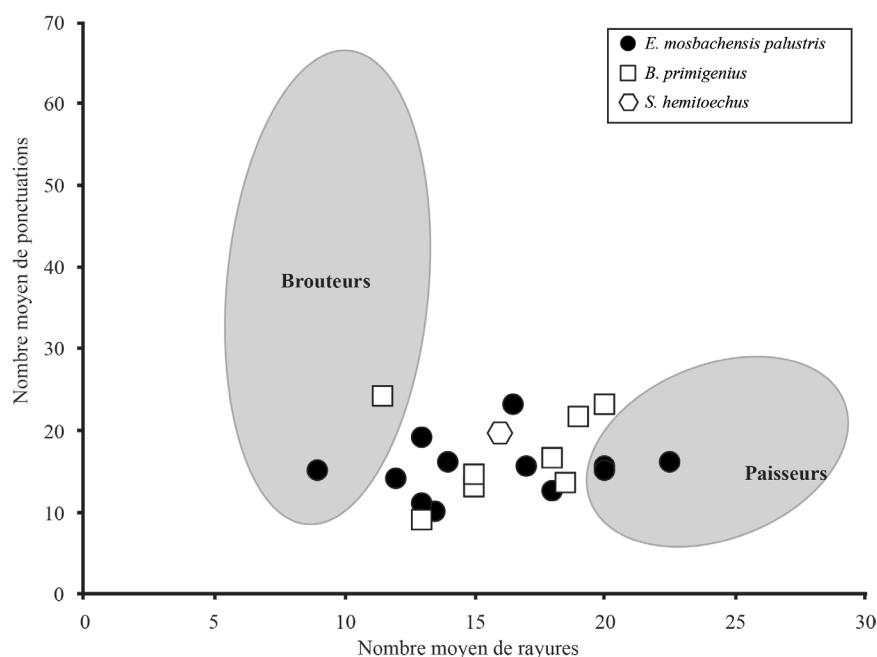
d'arbres, et la séquence E et D au climat subméditerranéen, encore froid mais plus humide et à l'environnement mixte et semi-ouvert (El Hazzazi, 1998a ; El Hazzazi, 1998b ; Kalai et al., 2001 ; Desclaux et al., 2008 ; Bocherens et Rousseau, 2008). Pour l'alimentation, les données biochimiques permettent d'avancer que les différences alimentaires visibles sur l'étude de l'usure dentaire entre les bovinés et les chevaux sont dues à la fréquentation de biotopes différents par ces espèces. Les chevaux occuperaient les fonds de vallées et les bovinés le haut des reliefs autour de Payre (Bocherens et al., 2016).

6. Rigabe.

Les aurochs, chevaux et rhinocéros de Rigabe partagent un comportement alimentaire très similaire juste avant leur mort (micro-usure ; **Fig. 246**). Ils possèdent un faible nombre de ponctuations et un nombre moyen de rayures les plaçant dans la catégorie des mangeurs mixtes à l'alimentation très peu spécialisée et assez opportuniste.

Au cours de l'année, les *mesowear score* des bovidés et des rhinocerotidés sont similaires et correspondent à une alimentation de type mangeur mixte. Le *mesowear score* des chevaux est plus élevé que celui des deux autres ongulés et traduit une alimentation de type paisseur. Le temps de fréquentation du gisement n'a pu être estimé que pour les chevaux et correspond à plusieurs saisons contigües. Le mode alimentaire de ces animaux a donc varié au cours de l'année passant de paisseur à mangeur mixte.

Figure 246 : Graphique bivarié du nombre moyen de ponctuations et de rayures observées sur l'émail des dents des chevaux, des aurochs et des rhinocéros des couches anciennes de Rigabe. Les aires grises correspondent aux ellipses gaussiennes de confiance ($p = 0,95$) des barycentres de brouteurs et pisseurs actuels, d'après Rivals et Lister, 2016.



En conclusion, l'alimentation non spécialisée récurrente chez les trois espèces étudiées implique une association de plantes tendres et abrasives dans les alentours du site soumis au climat méditerranéen, ce qui rappelle le biotope de la forêt méditerranéenne sclérophylle. Les études morphométriques menées sur le cheval suggère d'ailleurs, un climat sec associé à la présence d'un couvert forestier important ou à l'abondance de plantes xérophytiques. La forêt méditerranéenne sclérophylle est caractérisée par le développement d'un important sous-bois composé de plantes rases, d'arbustes et de buissons, à l'opposé des autres écosystèmes forestiers (White, 1986 ; Demangeot, 1996). Les forêts à proprement parler sont peu nombreuses mais les buissons, arbrisseaux, herbes xérophiles sont abondants (Elhaï, 1968). Ce biotope est documenté dans l'aire géographique qui nous intéresse depuis le Miocène (Axelrod, 1975 ; Agusti et al., 2003 ; Cherubini et al., 2003). Le mode d'alimentation des chevaux au cours de l'année comprenant davantage d'aliments abrasifs pourrait traduire une période d'extension des graminées documentée en Provence durant les moments les plus froids du Pléistocène (Beaulieu, 1972). L'accumulation pourrait donc correspondre au stade isotopique 6 (cf. *supra*).

7. Abri Suard.

L'étude de l'usure dentaire des chevaux, bison, aurochs et rhinocéros laineux à l'Abri Suard permet plusieurs conclusions. Au moment de leur mort (micro-usure), les chevaux des couches 51, 52 et 53 consommaient exclusivement des plantes abrasives et vraisemblablement un fort taux de poussière, en revanche les chevaux de la couche 50 ont une alimentation plus opportuniste comprenant à la fois des plantes de type graminée et d'autres plus tendres. Les deux dents de bisons de la couche 50 ont un nombre relativement élevé de rayures (21 et 18,5), mais restent dans la variabilité des chevaux de la couche 50 (alimentation type mangeur mixte). Etant donné l'effectif, il n'est pas possible de déterminer avec certitude leurs habitudes alimentaires au moment de leur mort bien qu'elles tendent vers la consommation de graminées. Peu de dents d'aurochs et de rhinocéros ont pu être observées, mais les résultats pour *Bos* suggèrent une sélection stricte de plantes tendres et pour *Coelodonta* une consommation exclusive de plantes abrasives et l'ingestion de poussière (**Fig. 247**). Les chevaux des couches 53, 52, 50 et les aurochs ont fréquenté le site durant une unique saison. Les chevaux du niveau 51 y sont, pour leur part, restés durant plusieurs saisons contiguës.

Pour les derniers mois de leur vie (méso-usure), les chevaux de toutes les couches étudiées, y compris ceux de la couche 50, consomment essentiellement des plantes abrasives comme des graminées. A l'inverse, les bovinés ont plutôt une alimentation type mangeur mixte. Les dents de rhinocéros sont trop peu nombreuses et trop fragmentées pour permettre une étude de ce type d'usure dentaire.

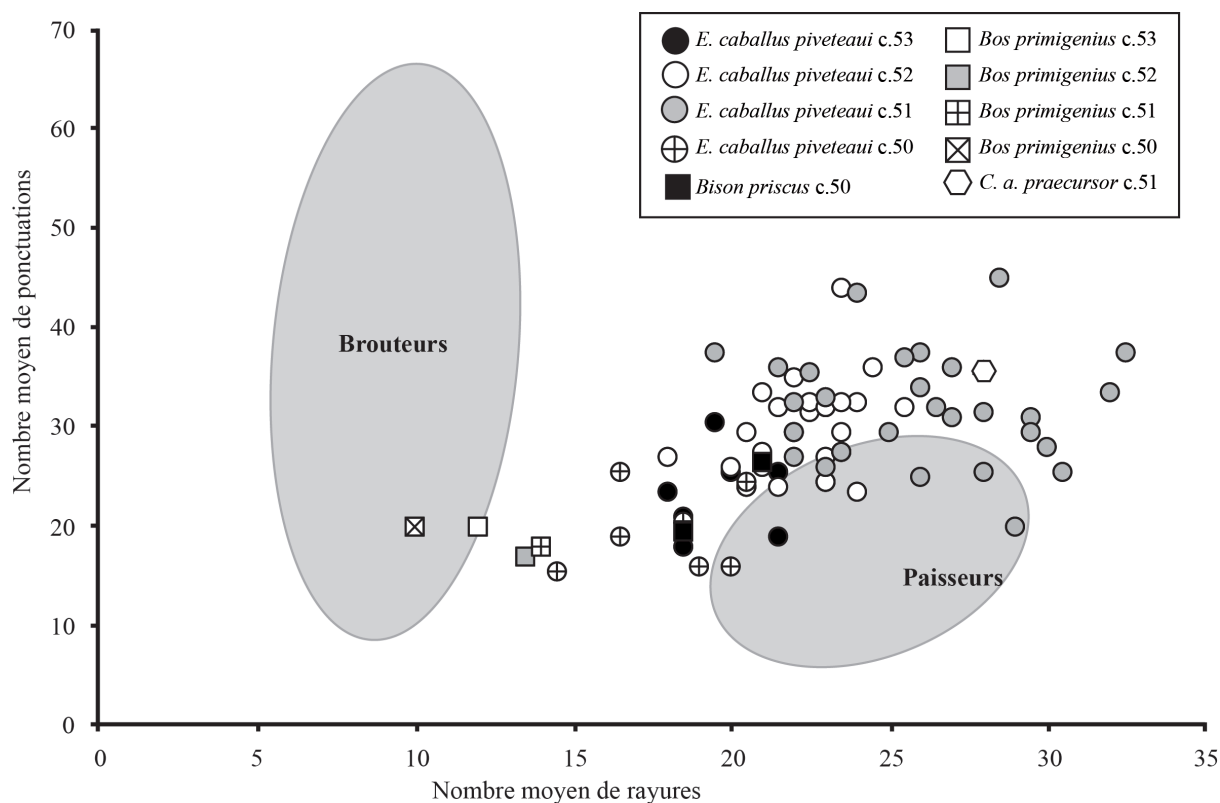


Figure 247 : Graphique bivarié du nombre moyen de ponctuations et de rayures observées sur l'émail des dents des chevaux, des aurochs, des bisons et des rhinocéros des couches 53, 52, 51 et 50 de l'Abri Suard. Les aires grises correspondent aux ellipses gaussiennes de confiance ($p = 0,95$) des barycentres de brouteurs et paisseurs actuels, d'après Rivals et Lister, 2016.

Les couches étudiées de Suard (c. 53, 52, 51 et 50) correspondent toutes au stade isotopique 6. La morphologie des bovinés, équidés, rhinocérotidés ainsi que leur tendance alimentaire sont homogènes entre les couches traduisant des conditions climatiques et environnementales identiques pour toute la période d'accumulation étudiée. Le climat est très froid et relativement sec associé à un stock alimentaire très riche, ce que suggère la morphologie des os longs du cheval de Suard et la grande taille de l'aurochs. Ces résultats viennent confirmer ceux de Griggo (1995 ; 1996). Pour ce qui est de l'environnement, le paysage en mosaïque est largement dominé par des steppes de graminées - dont se sont nourris les rhinocéros et les chevaux et en partie les

bisons - et parsemée de bosquet d'arbres, arbustes ou de buissons qui ont alimenté les aurochs et pour partie, les chevaux de la couche 50. Ces données viennent également confirmer celles de Griggo (1995 ; 1996).

Les données de l'usure dentaire montrent un changement dans le comportement alimentaire des chevaux entre la couche 51 et 50. En effet pendant la période de constitution de la couche 51, les chevaux ou leurs prédateurs sont restés plusieurs saisons aux alentours du gisement, les chevaux y trouvant toujours leurs stocks de nourriture habituelle. Les chevaux de la couche 50 ont une alimentation saisonnière : mangeur mixte au moment de leur mort et paisseur la majorité de l'année. Ce changement peut traduire, pendant le temps d'accumulation de la couche 50, des alternances saisonnières plus marquées, modifiant le stock de nourriture disponible ou l'émergence d'une compétition pour les ressources entre les herbivores.

8. Combe-Grenal c. 63 à 56.

Les dents assez bien conservées étaient trop rares pour permettre une étude couche par couche de l'usure dentaire. Nous avons donc considéré les dents restantes comme un seul ensemble. Au moment de leur mort (micro-usure), les chevaux, les bisons et les aurochs ont essentiellement mangé des plantes abrasives (**Fig. 248**). Les chevaux sont complètement spécialistes, alors que les bovinés sont un peu plus opportunistes. Les bovinés ont fréquenté le site durant une seule saison. Cette donnée n'est pas disponible pour les chevaux. Tous les grands ongulés partageaient le même type d'alimentation caractéristique des steppes de graminées. Au cours de l'année (méso-usure), les chevaux centrent toujours leur alimentation sur les graminées, tandis que celle des bovinés est plus variée. Leur *mesowear score* se situe dans l'intervalle commun entre les mangeurs mixtes et les pisseurs. Par rapport aux tendances des autres bovinés de notre corpus, cet indice reste assez élevé et suggère une consommation relativement importante de plantes abrasives. Malgré le faible nombre de restes étudiés, les données de l'usure dentaire vont dans le sens d'un environnement steppique et froid comme suggéré par Delpech et Prat, 1995.

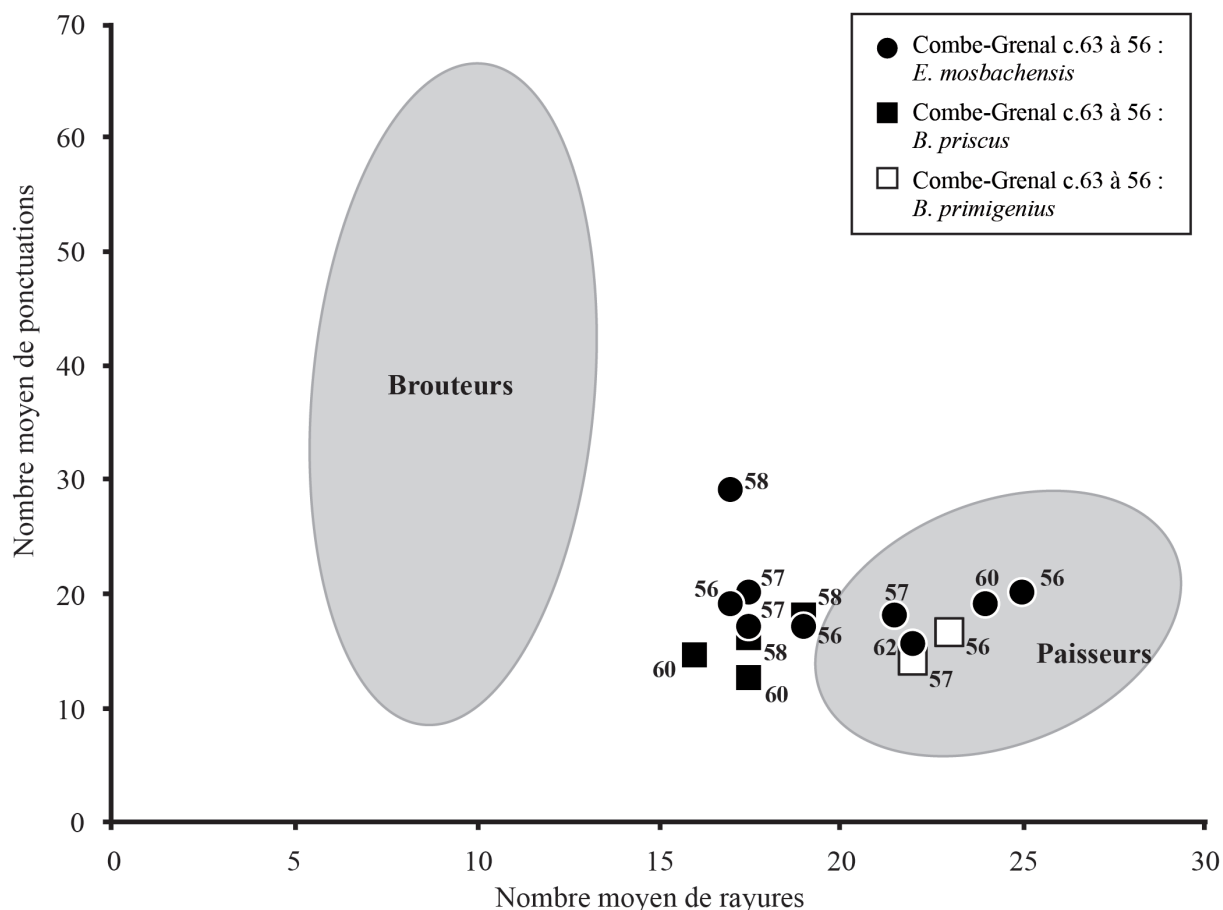


Figure 248 : Graphique bivarié du nombre moyen de ponctuations et de rayures observées sur l'émail des dents des chevaux, des aurochs, des bisons des couches 63 à 56 de Combe-Grenal. Les numéros représentent les couches desquelles viennent les dents. Les aires grises correspondent aux ellipses gaussiennes de confiance ($p = 0,95$) des barycentres de brouteurs et paisseurs actuels, d'après Rivals et Lister, 2016.

9. Pech de l'Azé II c.9 à 4.

A Pech de l'Azé II couche 9, les équidés ont une alimentation mixte de plantes tendres et plus abrasives au moment de leur mort (Fig. 249). Les dents de *S. kirchbergensis* (peu nombreuses) suggèrent qu'ils ont eu le même type d'alimentation que les chevaux. *Bos primigenius* a une diète plus spécifique tournée vers les plantes abrasives, et a potentiellement ingéré plus de poussières que les deux autres taxons.

Les chevaux, comme les bisons de la couche 8, ont une alimentation très spécialisée, tournée vers les plantes abrasives. Les aurochs en revanche sont plus opportunistes.

Pour la couche 7, *E. mosbachensis* est paisseur, *B. primigenius* et *S. kirchbergensis* sont tous les deux brouteurs comme le bison de cette couche (une seule dent).

Les chevaux et les rhinocéros laineux de la couche 6 partagent le même type d'alimentation centrée sur les plantes abrasives. La position de l'unique dent d'aurochs étudiée n'est pas caractéristique.

Enfin, *E. mosbachensis* et *B. primigenius* de la couche 4 ont chacun un mode alimentaire distinct mais spécialisé : les chevaux consomment des plantes exclusivement abrasives et les aurochs, uniquement des plantes tendres. La position de l'unique dent de *C. antiquitatis* étudiée n'est pas caractéristique.

L'estimation du temps de fréquentation des sites par les différents taxons n'est possible que par ensemble stratigraphique étant donné les effectifs disponibles. Ainsi, dans l'ensemble inférieur (couches 9 à 6), les chevaux, les rhinocéros laineux et les rhinocéros de Merck sont morts dans le gisement pendant une saison. Les aurochs ont fréquenté le site durant plusieurs saisons contiguës à l'échelle d'une année ou plus. Dans l'ensemble supérieur (couche 4), les aurochs conservés dans le site sont tous morts à la même saison, en revanche les chevaux sont morts durant plusieurs saisons contiguës.

Au cours de l'année précédant leur mort (méso-usure), les ongulés des couches 9 à 6 ont tous eu une alimentation centrée essentiellement sur les plantes abrasives. On note qu'au cours du temps, ces taxons consomment de moins en moins de plantes abrasives, traduisant probablement une raréfaction des graminées dans l'environnement. Seul le rhinocéros laineux de la couche 6 sort de cette tendance. Après le passage au Pléistocène supérieur (couche 4), les aurochs et les chevaux de la couche 4 n'ont plus la même stratégie alimentaire au cours de l'année, les chevaux étant strictement paisseurs et les aurochs consommant moins de plantes abrasives.

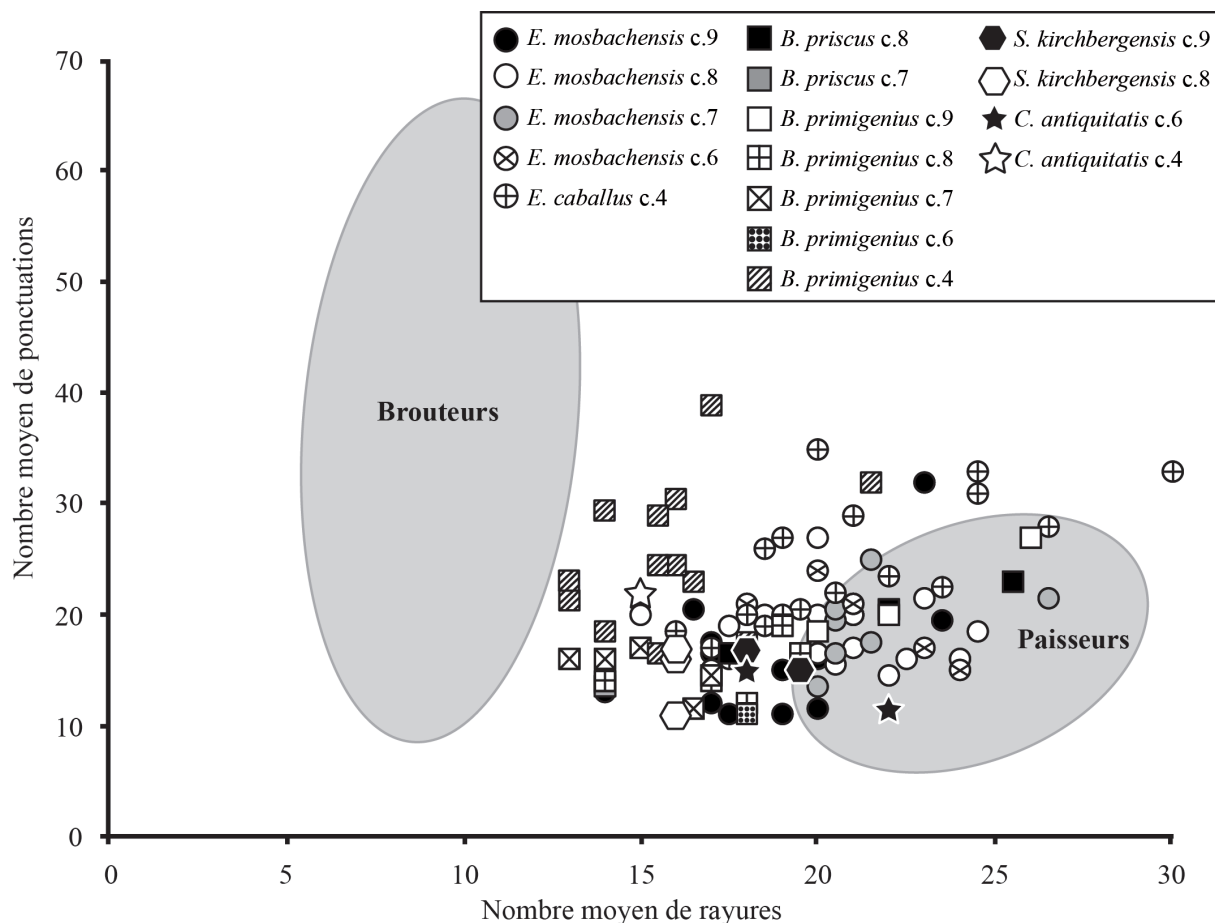


Figure 249 : Graphique bivarié du nombre moyen de ponctuations et de rayures observées sur l'émail des dents des chevaux, des aurochs, des bisons, des rhinocéros de Merck et des rhinocéros laineux des couches 9, 8, 7, 6 et 4 de Pech de l'Azé II. Les aires grises correspondent aux ellipses gaussiennes de confiance ($p = 0,95$) des barycentres de brouteurs et paisseurs actuels, d'après Rivals et Lister, 2016.

Ainsi, durant le Pléistocène moyen, les données alimentaires (micro et méso-usure) permettent de souligner la dégradation graduelle du climat et, par extension, l'appauvrissement de l'environnement, contraignant les herbivores à partager les mêmes ressources alimentaires. Cette observation souligne au passage les capacités d'adaptation et de résilience des grands mammifères herbivores. Avec l'arrivée du Pléistocène supérieur et le début d'une période tempérée et d'un nouveau cycle climatique, les températures et l'environnement commencent à se stabiliser et à se diversifier permettant aux équidés et aux bovinés de s'approvisionner dans des stocks alimentaires différents.

Mais notre étude nous permet également, en considérant les résultats de l'étude palynologique de Paquereau, 1969, de préciser l'environnement et le climat de chacune des couches

étudiées :

- Couche 9 : Climat froid et sec suggéré par l'ingestion de poussière par les aurochs. Paysage ouvert (les modes d'alimentation des périssodactyles suggèrent l'existence d'arbustes et/ou de plantes ligneuses) et steppique (consommation de graminées par les aurochs).

- Couche 8 : Climat plus humide et moins froid. Paysage en mosaïque (confirmé par la diversité d'alimentation des ongulés) dominé par les prairies humides et parsemé de bosquets d'arbres (dont du bouleau et du noisetier).

- Couche 7 : Climat plus tempéré et très humide. Paysage de parcs. Les données alimentaires des ongulés montrent que tous les stocks végétaux sont disponibles.

- Couche 6 : Refroidissement (disparition de *S. kirchbergensis* et apparition de *C. antiquitatis* ssp., mieux adaptés aux climats froids) et assèchement du climat. Paysage de prairies sèches peu boisées (*E. mosbachensis* et *C. antiquitatis* paiseurs).

- Couche 4 : Climat froid et sec (ingestion de poussière par *E. mosbachensis* et *Bos primigenius*) devenant progressivement plus humide et tempéré. Paysage ouvert (consommation de graminées par les chevaux) dans un premier temps, puis de plus en plus boisé (consommation de plantes tendres par les aurochs). La morphologie des chevaux de la couche 4 suggère que le climat devait être encore rigoureux et sec, soumis à des alternances saisonnières importantes.

10. Coudoulous II c.9.

L'alimentation au moment de la mort (micro-usure) des chevaux et bisons de la couche 9 de Coudoulous II est très spécialisée, tournée vers la consommation de plantes abrasives. On peut noter que les bisons ingèrent vraisemblablement plus de poussières que les chevaux. L'alimentation des aurochs est exclusivement tournée vers les plantes tendres. Enfin, les rhinocéros laineux ont une alimentation mixte et opportuniste (**Fig. 250**). Si l'on sait que les bisons étaient présents autour du gisement durant une unique saison, l'information n'existe pas pour les chevaux. Les aurochs ont également fréquenté ce site durant une saison, en revanche les rhinocéros laineux étaient présents de façon plus continue.

Les chevaux et rhinocéros laineux de la couche 9 de Coudoulous II dans l'année qui précède leur mort (mésousure) sont essentiellement paiseurs à la différence des bovinés. *Bison priscus mediator* a une alimentation de type paiseur mais moins abrasive qu'*Equus mosbachensis*

et *C. a. praecursor*. Les aurochs ont, pour leur part, une alimentation mixte.

En conclusion, la couche 9 de Coudoulous II correspond à un moment moyennement froid de la toute fin de la période (grande taille de l'aurochs (cf. chapitre IV-partie I-6-b et Uzunidis, 2013). Le climat est relativement sec (poussière ingérée par les bisons,), moyennement enneigé (largeur des phalange III des chevaux, et les paysages dominés par des prairies à graminées parsemées de broussailles, taillis et en moindre quantité de futaies (morphologie des équidés, alimentation des grands ongulés ; l'étude de la microfaune conforte cette interprétation Jeannet *in* Brugal et al., 2000). La morphologie des équidés ainsi que l'adaptation alimentaire des rhinocéros locaux au cours de l'année (passeurs puis mangeurs mixtes au moment de leur mort) montrent une alternance saisonnière marquée.

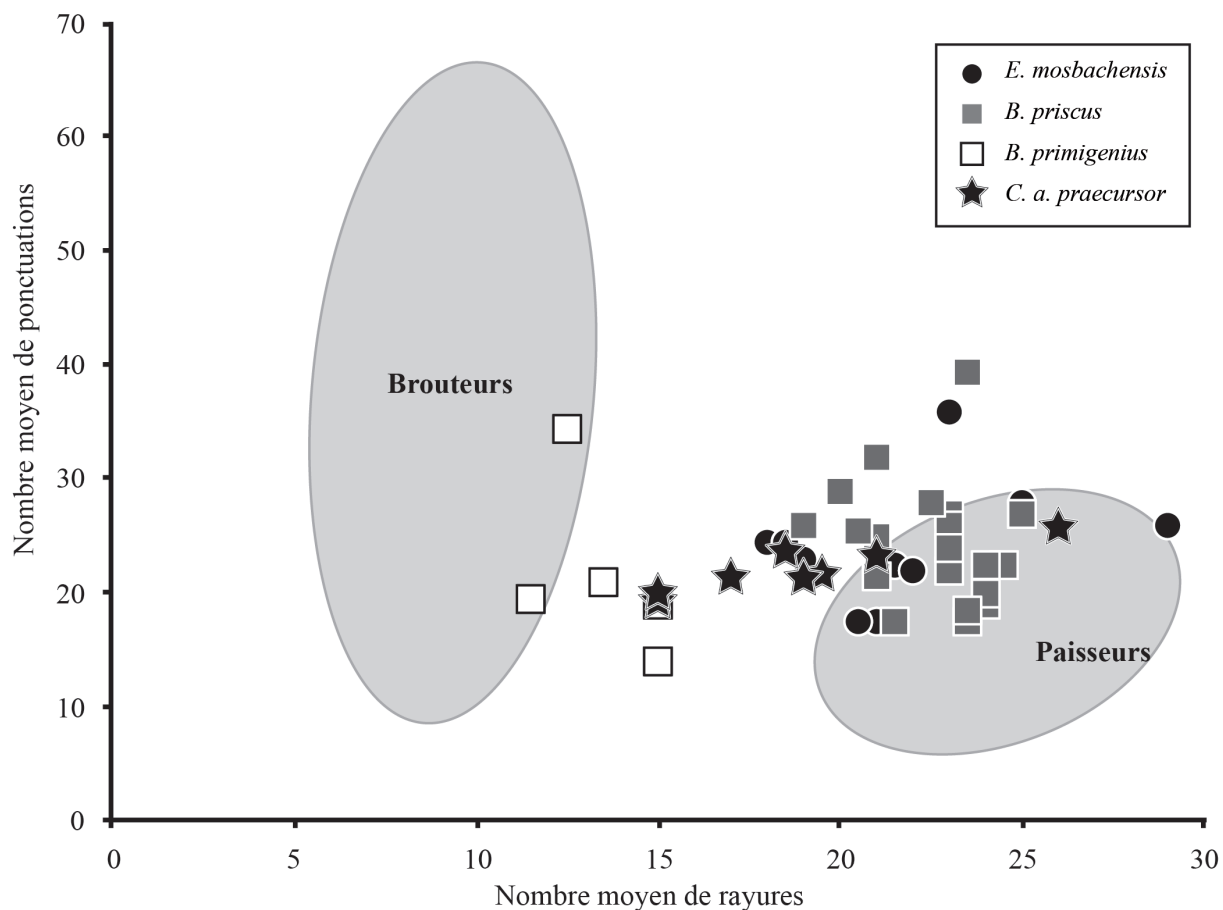


Figure 250 : Graphique bivarié du nombre moyen de ponctuations et de rayures observées sur l'émail des dents des chevaux, des aurochs, des bisons et des rhinocéros laineux de la couche 9 de Coudoulous II. Les numéros représentent les couches desquelles viennent les dents. Les aires grises correspondent aux ellipses gaussiennes de confiance ($p = 0,95$) des barycentres de brouteurs et passeurs actuels, d'après Rivals et Lister, 2016.

11. Peyre.

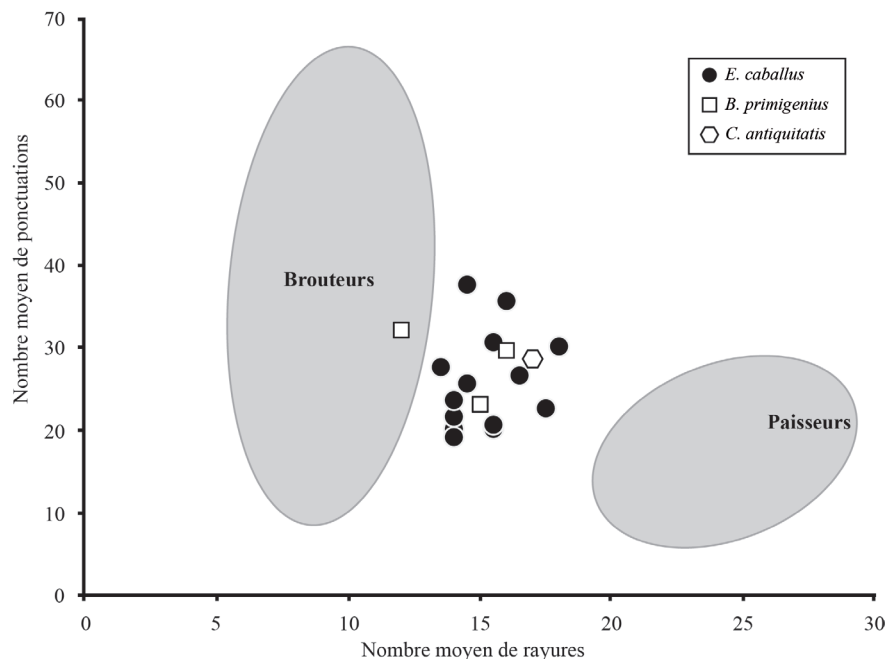
Les trois espèces de grands ongulés (*Equus caballus* ssp., *Bos primigenius*, *Coelodonta antiquitatis* ssp.) observées à Peyre partagent le même type d'alimentation au moment de leur mort (micro-usure, **Fig. 251**). Ils consomment des aliments tendres provenant d'arbres, buissons ou broussailles (mais *C. antiquitatis* n'est représenté que par une seule dent). Ils ont également ingéré beaucoup de poussière avec leur nourriture.

Les chevaux et les aurochs ou leurs prédateurs ont utilisé le gisement durant une seule saison.

Au cours de l'année (méso-usure), chevaux, aurochs et rhinocéros ont une alimentation tournée vers les plantes abrasives. Une distinction semble exister entre les trois espèces : *Equus* sélectionne des plantes abrasives, *Bos* légèrement moins et *Coelodonta* est si peu sélectif qu'il atteint presque le *mesowear score* des mangeurs mixtes.

Nous concluons que le climat lors de l'accumulation du site de Peyre était sec (gracilité des membres des chevaux, ingestion de poussière par toutes les espèces). La morphologie du cheval de Peyre suggère que l'environnement comprend des plantes dont les qualités nutritives sont bonnes et les saisons marquées. Le paysage est contrasté : ouvert d'après les associations fauniques (Vernet et al., 1984), avec des zones boisées qui se maintiennent (consommation d'aliments tendres par l'ensemble des ongulés au moment de leur mort, palynologie Vernet et al., 1984).

Figure 251 : Graphique bivarié du nombre moyen de ponctuations et de rayures observées sur l'émail des dents des chevaux, des aurochs et des rhinocéros laineux de Peyre. Les aires grises correspondent aux ellipses gaussiennes de confiance ($p = 0,95$) des barycentres de brouteurs et paiseurs actuels, d'après Rivals et Lister, 2016.



12. Du rôle majeur de l'environnement local dans les adaptations anatomiques et comportementales de la faune, dont les Humains

Notre étude a permis d'identifier le rythme d'évolution des grands mammifères herbivores pléistocènes. Elle permet aussi de pondérer ces tendances générales à l'échelle de l'Europe occidentale, en identifiant d'importantes variations morphométriques à l'échelle locale. Ainsi pour le cheval, une sous-espèce régionale (*E. m. palustris*) peut être identifiée en France méditerranéenne. La latitude influe fortement sur la taille et le poids de l'aurochs.

Ce facteur biogéographique est aussi perceptible sur les comportements de subsistance. Nous avons montré l'existence d'une grande adaptation alimentaire en rapport avec la diversité des ressources disponibles et ce quel que soit le stade évolutif. Ces taxons, en particulier les périssodactyles, sont capables d'une certaine flexibilité allant peu ou prou des catégories « brou-teurs » à « paiseurs ».

Ainsi, l'influence de l'environnement local sur la grande faune herbivore est déterminante. Les comparaisons entre populations fossiles sur une plus large échelle géographique doivent prendre en compte les paramètres locaux afin de comprendre les tendances évolutives générales d'un taxon.

En outre, l'importante flexibilité comportementale et anatomique des animaux est un atout pour la description des environnements d'un gisement archéologique, territoires directement exploités par les humains préhistoriques. En effet, ont-ils connu, comme la grande faune herbivore, une pression sélective de traits anatomiques ou culturels ? Dans quelle mesure ces variations des environnements, des tailles et des biotopes des espèces-proies, se traduisent dans les modes de vies, tant par des innovations techniques que dans les structures socio-économiques ?

III. L'occupation des territoires par la faune, dont les Humains.

Nous avons précédemment noté que la formation des assemblages varie entre une saison à plusieurs saisons contigües, variables selon les sites et les taxons. Cela correspond aux durées durant lesquelles les animaux ont pu tomber accidentellement dans un piège naturel (aven-piège) ou aux temps d'accumulation de carcasses d'ongulés par leurs prédateurs, humains ou non (sites archéologiques et repaires d'hyènes).

Ces variations de durée d'accumulation sont-elles liées à l'environnement climatique du site ? En effet, la clémence et la stabilité des températures pourraient permettre l'existence de stocks végétaux abondants et pérennes à l'année et ainsi autoriser les ongulés à de longs séjours dans un même lieu.

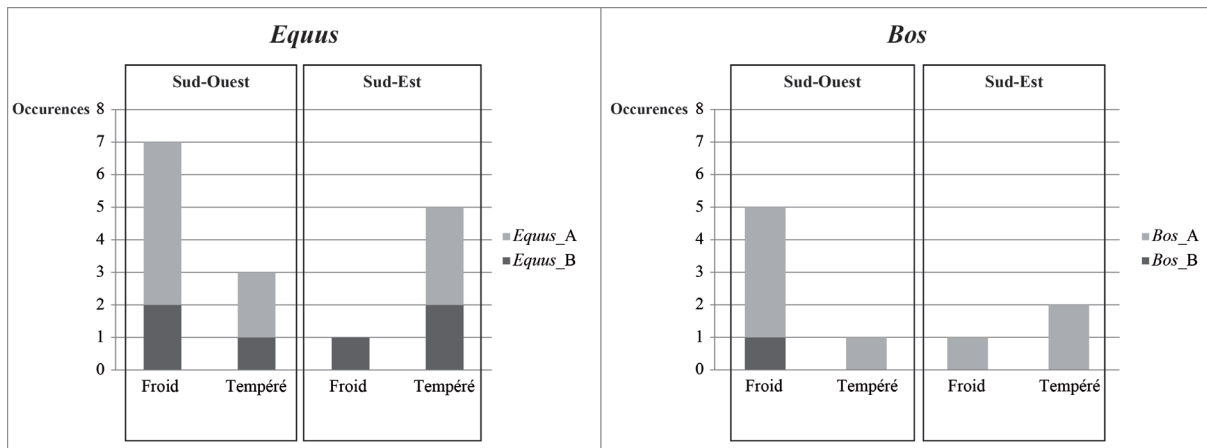


Figure 252 : A : Nombre de niveaux/sites où l'accumulation des chevaux et aurochs est unisaisonnaire et B : Nombre de niveaux/sites où l'accumulation des chevaux et aurochs est pluri-saisonnaire, en fonction de la zone géographique (Sud-Est/Sud-Ouest) et du contexte climatique (froid/tempéré)

Nous avons comparé les durées d'accumulation des chevaux et aurochs (données les plus nombreuses) en fonction de la zone géographique où se trouvent les sites et le contexte climatique durant lequel ils se sont formés (Fig. 252). Aucune tendance ne se dégage visuellement ni du fait de la région (Sud-Ouest ou Sud-Est), ni du climat (froid ou tempéré). Nous pouvons donc écarter, pour l'instant, l'hypothèse d'une influence de l'environnement sur la durée d'accumulation. Nous pouvons noter, en revanche, que seul un site (Pech de l'Azé II, c. 4) montre une accumulation d'aurochs sur plusieurs saisons, alors que six couches montrent la même chose pour les chevaux.

Les durées d'accumulation des ongulés sont-elles liées à la nature archéologique ou paléontologique du gisement ? Les sites archéologiques désignent des accumulations dues à l'action Humaine alors que les sites paléontologiques sont des avens-pièges où l'accumulation résulte de la chute accidentelle d'animaux ou des repaires de hyènes dans lesquels ces dernières ont amassé le produit de leurs chasses et charognages.

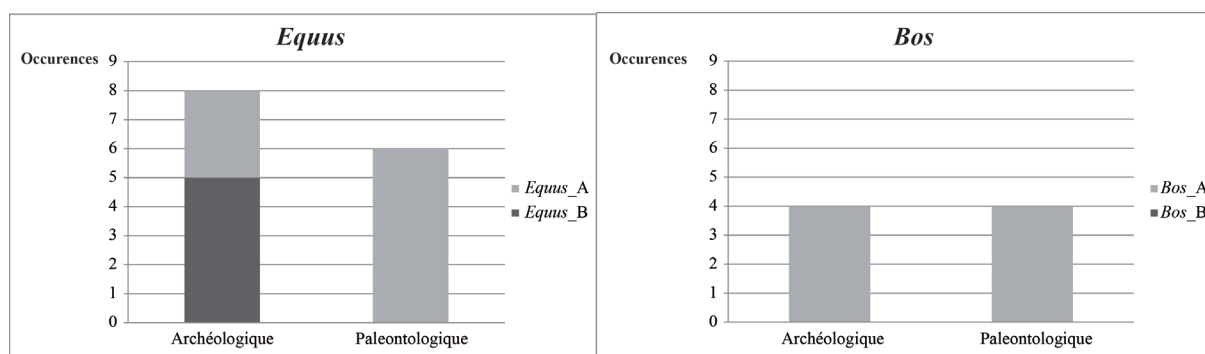


Figure 253 : A : Nombre de niveaux/sites où l'accumulation des chevaux et aurochs est uni-saisonnaire et B : Nombre de niveaux/sites où l'accumulation des chevaux et aurochs est pluri-saisonnaire en fonction de la nature du gisement : archéologique ou paléontologique.

Nous avons comparé (**Fig. 253**) les durées d'accumulation des chevaux et aurochs (données les plus nombreuses) en fonction de la nature du gisement en sélectionnant uniquement des niveaux pour lesquels les auteurs de l'accumulation avaient été clairement définis par des études archéozoologiques antérieures (ce qui, malheureusement, exclu le site de Pech de l'Azé II). Les chevaux et aurochs de l'ensemble des sites paléontologiques, pièges ou repères, ont été accumulés pendant une seule saison. Ces taxons n'occupent les abords des gisements (localités) qu'une seule saison dans l'année qui correspond à un cycle de gestion des territoires par ces taxons, avec un retour régulier, saisonnier, sur plusieurs années. On constate une différence flagrante pour les sites archéologiques. En effet si les aurochs dans ces sites ont été accumulés sur une seule saison, la majorité des chevaux par contre l'a été sur plusieurs saisons contigües. Cela met en évidence un comportement humain de prédation particulier concernant les chevaux : lorsqu'ils utilisent un site pendant plusieurs saisons contigües, ils font l'acquisition de chevaux même si ceux-ci n'occupent pas les abords directs du site. Ceci implique une plus grande mobilité et déplacement volontaire des hommes pour l'acquisition d'une ressource bien précise, en l'occurrence, les chevaux et ce, quelle que soit la fonction du site archéologique : habitat (Suard c. 51 et Payre

c. D cf. chapitre III-partie I) ou halte de chasse (La Micoque, spécialisée pour les chevaux et Payre c. F cf. chapitre III-partie I). Cependant cette conclusion est à nuancer : les archéofaunes peuvent, en effet, représenter plusieurs occupations anthropiques sur un temps plus ou moins long. Ainsi, les haltes de chasse correspondent probablement plutôt à de courts séjours répétés au cours d'une saison ou plus (comme c'est le cas pour la couche E de La Micoque et la couche F de Payre). La dichotomie opposant les sites paléontologiques et archéologiques met en évidence le rôle majeur des humains dans la durée d'accumulation des carcasses de chevaux. L'acquisition des aurochs répond à une autre logique, probablement plus opportuniste et ne semble pas avoir fait l'objet d'une organisation spatiale particulière. La nature (archéologique ou paléontologique) du gisement peut être mise en relation avec la durée d'accumulation des taxons dans un site.

Si l'on accepte cette hypothèse et en considérant que les mammifères occupent et parcourent leurs territoires (domaine vital) selon des contraintes particulières qui répondent à des exigences étho-biologiques (structure sociale, reproduction,... et la distribution de ressources végétales) et à une compétition inter et intra-spécifique, des inférences sur le comportement territorial de chacun des taxons concernés par notre étude (hommes, hyènes, chevaux et aurochs) sont possibles (**Fig. 254**).

Pour les chevaux, notre étude montre l'existence de déplacements saisonniers bien qu'il ne soit pas possible de déterminer l'importance et le rythme de ces mouvements. Ils ne semblent pas rester aux abords des sites paléontologiques plus d'une saison. Les études actuelles en éthologie montrent que les chevaux (*E. przewalskii*) ont un territoire dont la taille varie selon le groupe considéré. Le territoire des harems correspond à une aire moyenne de 7,77 km² et celui des groupes de célibataires s'étend en moyenne sur 15,37 km². Les deux territoires peuvent se chevaucher en partie selon la saison : durant le printemps, donc au moment du rut, le groupe des jeunes mâles se rapproche de celui des femelles. Au sein de leur territoire, les déplacements des groupes de chevaux sont saisonniers (Bahloul et al., 2001).

La mobilité des aurochs est également régie par des contraintes saisonnières (cf. *supra* ; Vuure, 2003). Leur fort dimorphisme sexuel indique une ségrégation sexuelle importante. Il est probable que les aurochs occupaient un territoire suffisamment vaste pour permettre la séparation des deux sexes et qu'ils se déplacent en fonction des contraintes environnementales liées aux alternances saisonnières (Brugal, 1983 ; Vuure, 2003).

Dans le cas de repaires d'hyènes étudiés (Peyre et Lunel-Viel), il semble d'après nos ana-

lyses que seules des carcasses (ou portions) de proies acquises à proximité aient été apportées dans le site. Cette observation est cohérente avec celle connue sur des hyènes actuelles (*Crocuta* et *Hyaena*). Si leur territoire a une taille variable, 30 à 1776 kilomètres-carrés (*in* Fourvel, 2012), en revanche, le transport de carcasses jusqu'au repaire a été observé dans un rayon beaucoup plus restreint. En moyenne, les hyènes brunes (*Hyaena*) transportent leurs aliments sur une distance de 6,4 kilomètres, le record étant de 15 kilomètres et concerne le transport d'un veau d'environ 7,5 kilogrammes (Mills, 1990). Chez les hyènes tachetées (*Crocuta*), la distance est similaire : des individus ont été observés alors qu'ils transportaient des chèvres (environ 20 kilogrammes) sur 10 kilomètres. Les portions plus lourdes peuvent être déplacées sur une distance moins importante, par exemple, la patte arrière d'une girafe adulte de taille moyenne a été traînée sur 1,4 kilomètre (Brain, 1981).

Pour les êtres humains, nous avons montré qu'ils cherchaient à acquérir des chevaux, même lorsque ceux-ci n'étaient pas à proximité. Ce qui prouve que les pré-Néandertaliens ciblent leurs ressources et n'hésitent pas à se déplacer pour les obtenir. Notre connaissance des déplacements des Humains du Paléolithique est souvent inférée à partir de l'étude de l'origine des matières premières lithiques. Dans les sites archéologiques étudiés (Rigabe, Suard c.51, Payre c. D et Payre c. F), certains silex peuvent provenir d'une distance d'environ trente kilomètres autour des sites. Pour la couche E de La Micoque, l'état de conservation des artefacts n'a pas permis ce type d'étude (Turq, 2005). A la fin du Pléistocène moyen, dans le Sud de la France, le territoire d'approvisionnement moyen allait jusqu'à cinquante kilomètres de rayon autour de l'habitat principal (Geneste, 1991 ; Bourguignon et al., 2006 ; Delagnes et al., 2006 ; Chalard et al., 2007). Certains objets particuliers sont connus pour avoir des origines plus lointaines (Slimak et Giraud, 2007), mais il est peu probable qu'ils s'inscrivent directement dans l'exploitation régulière d'un territoire local.

Notre étude suggère que les deux prédateurs n'avaient probablement pas la même gestion dans l'exploitation des ressources animales. En effet, les hyènes choisissent des proies relativement proches aux abords de leur repaire, en revanche les Humains ont un plus grand rayon d'action, et se déplacent sur des distances plus importantes pour accéder à des ressources ciblées. En l'occurrence, à la fin du Pléistocène moyen, les pré-Néandertaliens chassaient/charognaient plutôt les chevaux que les aurochs. Les équidés semblent donc plus faciles d'accès, soit parce qu'ils sont plus simples à chasser (de plus petite taille et moins agressif que les bovinés), soit parce qu'ils étaient plus nombreux dans l'environnement (de plus grands troupeaux). Les modes

d'acquisition des êtres humains devaient donc varier entre une chasse et un charognage opportuniste. Néanmoins, l'omniprésence des chevaux par rapport aux aurochs peut signifier un rôle assez actif (par chasse ou piégeage) des humains pour l'acquisition de la viande. Cette différence comportementale nous amène à nuancer les interprétations de Stiner, 2004 ; Discamps, 2011a ; 2011b ; 2011c, qui soulignent plutôt que les stratégies de subsistance des deux espèces sont très proches et ont pu conduire à une compétition inter-spécifique intense au cours du Pléistocène moyen et supérieur. Les différences à la fois dans l'utilisation des territoires et des ressources, autant que dans les stratégies d'évitement probablement mis en place (action diurne contre nocturne, équipement technique...) autorise à relativiser le degré de compétition entre carnivores et Humains, même si rencontres et conflits pouvaient exister durant tout le Paléolithique.

Pour résumer, dans le cas où des groupes humains occupent un même gisement pendant plusieurs saisons, on peut observer, dès le Pléistocène moyen, des modes de gestion de leur territoire à travers l'acquisition de l'espèce-proie. Les chevaux et les aurochs sont surtout présents aux abords des gisements durant une seule saison (comme on peut le voir également pour les sites paléontologiques). Pourtant, les chevaux participent à la diète des êtres humains tout au long de leur occupation, traduisant un ciblage de la part de ces derniers pour cette ressource. Ainsi, les chasseurs-collecteurs n'hésitent pas à se déplacer sur un territoire relativement vaste pour acquérir une ressource alimentaire ciblée. Ce type de comportement n'est pas observé chez les hyènes. Dans cette hypothèse, les stratégies de ces deux prédateurs ne sont pas comparables, puisque les humains sélectionnent et transportent une proie spécifique sur une aire géographique plus large. Deux types de sites archéologiques sont considérés : les habitats (Suard c. 51 et Payre c. D) et les haltes de chasse : La Micoque c. E et Payre c. F auxquels il faut rajouter Rigabe dont la nature de l'occupation n'a pas été déterminée. Ainsi, à la fin du Pléistocène moyen, les êtres humains ont pu exploiter en priorité les chevaux à travers divers modes d'organisation socio-économique. Les chevaux pouvaient être amenés directement dans les sites depuis une zone de chasse plus ou moins éloignée ou bien transiter par l'intermédiaire de haltes de chasse. Plusieurs niveaux archéologiques témoignent plutôt d'une occupation durant une unique saison, comme c'est le cas à Suard c. 50, 52 et 53. La recherche ciblée d'un aliment associée à la présence de sites spécialisés (halte de chasse) traduit une organisation complexe du territoire avec une répartition géographique et logistique des activités pouvant correspondre aux modèles établis par L. R. Binford (1980). L'analyse des sites spécialisés suggère une grande variabilité des comportements

qui sont encore difficiles à aborder de façon détaillée (Rendu et al., 2011). Notre étude reste limitée puisque nous ne pouvons établir le temps d'accumulation du niveau sédimentaire correspondant au séjour d'une saison ou plus d'un groupe humain. Nous ne pouvons pas non plus établir les modalités d'accumulation à travers une seule longue occupation ou plusieurs courtes. De nouveaux travaux sur les occupations humaines, notamment du site Paléolithique moyen de Mandrin (Drome) mettent en évidence la multiplicité des séjours au sein d'un même niveau, avec des ensembles lithique et fauniques mélangés (« palimpseste ») (Vandeveldel et al., 2017). Pourtant, les différentes stratégies humaines devaient correspondre à des choix différents dans des contextes environnementaux et climatiques distincts. Par exemple, la distance à une autre matière première nécessaire (autres espèces animales, plantes, lithiques, etc.) ou la taille et structure du groupe humain ont dû être déterminantes et conditionner la durée (une saison ou plus) et le mode d'occupation du territoire (halte de chasse, habitat permanent ou saisonnier). Plusieurs postulats, non exhaustifs ici, peuvent être déclinés traduisant une gestion relativement complexe du territoire par les préhistoriques : déplacement saisonnier pour suivre les troupeaux (occupation d'une saison) ? Choix d'un emplacement d'habitat à proximité des matières premières dont les troupeaux de chevaux ? Choix d'une répartition des activités d'acquisition sur le territoire à travers plusieurs campements spécialisés (La Micoque c. E et Payre c. F) ?

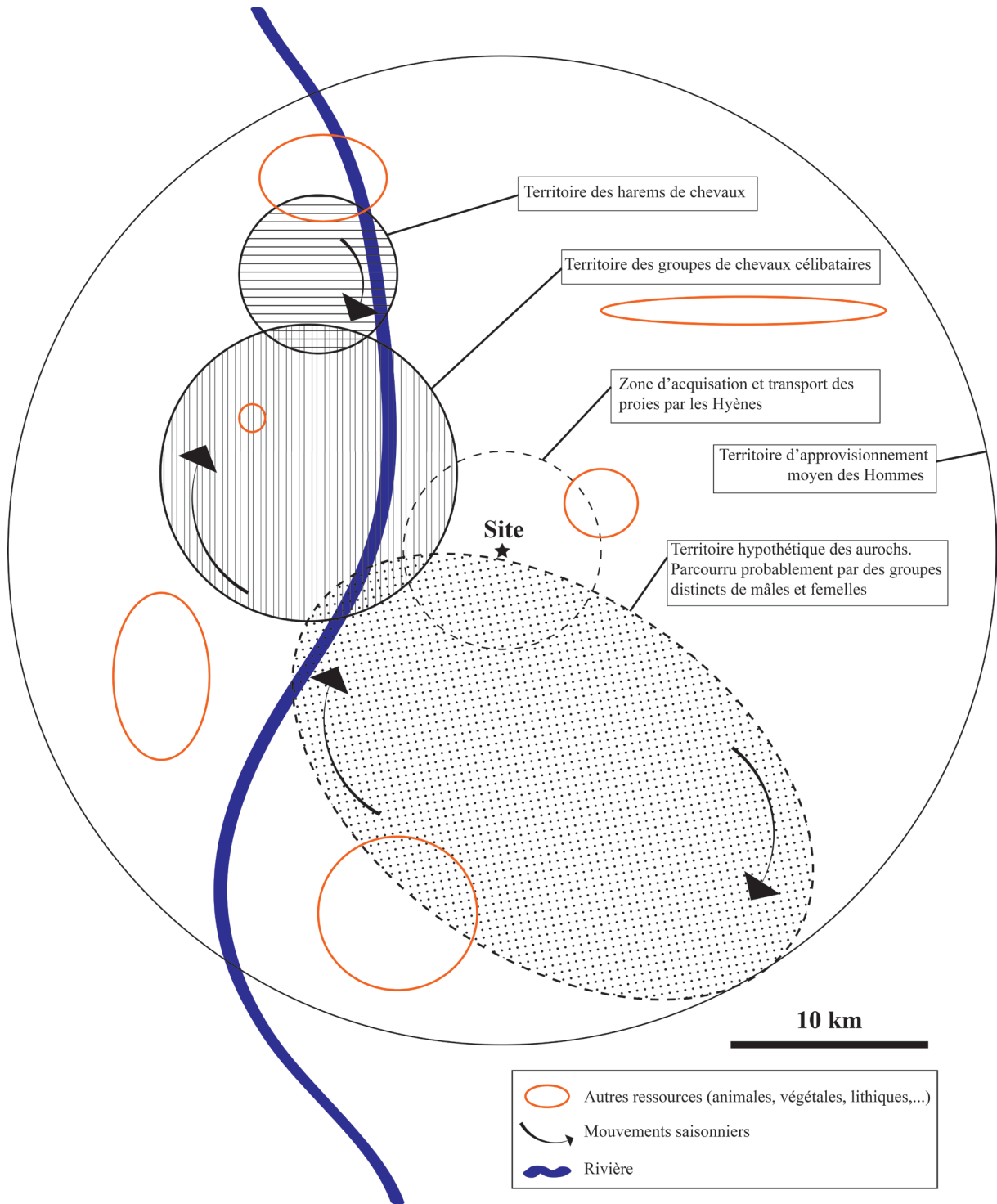


Figure 254 : Représentation schématique de l'occupation et l'exploitation du territoire par deux espèces d'herbivores : *Equus* et *Bos* et deux prédateurs : *Homo* et *Crocuta*.

IV. Conclusion et quelques perspectives.

L'identification des stades évolutifs de certaines espèces de grands herbivores (équidés, bovinés, rhinocerotidés) permet de proposer une chronologie relative de gisements du Sud de la France depuis la fin du Pléistocène moyen jusqu'au début du Pléistocène supérieur, à partir de l'étude de cinq genres provenant de onze gisements. En particulier, les chevaux, les rhinocéros laineux et les rhinocéros des prairies sont de très bons indicateurs biochronologiques. La transition entre les stades isotopiques 6 et 5, actuellement reconnue comme limite entre ces deux périodes du Pléistocène, se manifeste par des changements morphologiques notables, caractérisés par la mise en place de traits plus modernes au tout début du Pléistocène supérieur et la disparition des traits les plus archaïques encore présents dans les séries du Pléistocène moyen. Ces évolutions permettent de distinguer des sous-espèces chronologiques, répondant à des évolutions régionales (écotypes en fonction des environnements locaux) jusqu'à l'échelle de l'Europe de l'Ouest, ou par des changements de populations venant d'Europe centrale et de l'Est. L'étude d'autres séries fossiles reste nécessaire pour approfondir ces points. C'est le cas notamment d'*Equus mosbachensis* qui cède progressivement la place à *Equus caballus* ou *Coelodonta antiquitatis praecursor* et *Coelodonta antiquitatis antiquitatis*.

Nous avons mis en évidence une forte variabilité des stratégies alimentaires de ces taxons, plus marquée de nouveau chez les chevaux et rhinocéros laineux. Chez les bovinés, les changements climatiques peuvent avoir un impact important sur la structure des populations, avec une ségrégation sexuelle plus marquée pendant les périodes glaciaires. Les variations climatiques affectent l'alimentation, la morphologie mais aussi les comportements sociaux des grands herbivores. Les données biométriques et écométriques permettent de préciser les environnements locaux des sites étudiés.

Enfin, la synthèse des données environnementales, archéologiques et paléontologiques apporte de nouveaux éléments sur les spécificités des Pré-néandertaliens concernant la gestion de leur territoire, avec un essai de modélisation des domaines vitaux (ou domaine d'approvisionnement) dans un contexte trophique (**Fig. 254**). Certains groupes humains du Sud de la France semblent cibler les équidés, effectuent et organisent leurs déplacements en conséquence ;

l'auroch quant à lui constitue une proie moins facile et ne représente pas le gibier principal des sites étudiés. Plusieurs stratégies impliquent une gestion relativement complexe du temps et de l'espace, qu'il faudra tester en fonction d'autres paramètres. Notamment, une meilleure résolution des saisons d'occupation (cf. *infra*) ou de la nature des occupations paléolithiques (représentations squelettiques, degré de consommation et traitement des ossements, présence de feux et combustion osseuse, éléments des chaînes opératoires lithiques, etc...)

Nos résultats sur la phylogénie et l'éthologie des grands mammifères herbivores et leurs apports manifestes à la connaissance des environnements locaux montrent l'intérêt des approches combinatoires. Plusieurs pistes ont été proposées sur l'évolution et l'adaptation des taxons et ce qu'elles impliquent pour la connaissance des comportements de subsistance des groupes paléolithiques. D'autres méthodes complémentaires seraient pourtant utiles tout autant que l'augmentation des corpus d'étude dans le temps et l'espace.

1. L'apport paléontologique et biochronologique.

Notre étude précise la taxinomie et les traits évolutifs (morphométrie) des équidés, rhinocerotidés et bovinés du Sud de la France entre la fin du Pléistocène moyen et le début du Pléistocène supérieur. Nous avons notamment proposé une simplification de la phylogénie des équidés et des *Coelodonta* et décrit les modes évolutifs des *Stephanorhinus* et des bovinés. La poursuite de ce travail à l'échelle du Quaternaire et de l'Europe de l'Ouest permettrait de tester et d'affiner nos hypothèses en tenant compte de la dispersion et de la distribution de ces ongulés. Il est nécessaire de comprendre l'impact des migrations sur le processus de spéciation sans négliger les adaptations locales. Pour cela, nous considérons comme particulièrement pertinente l'étude des formes et des taxons de la péninsule balkanique, carrefour entre l'Asie, l'Afrique et l'Europe, ou à l'inverse ceux de la péninsule ibérique, cul-de-sac de l'Europe de l'Ouest où l'endémisme et la survivance de certains taxons vont dans le sens de notre raisonnement. (voir : Alvarez-Lao et Garcia-Garcia, 2006 ; Brugal et Yravedra Sainz De Los Terreros, 2005).

2. L'apport éthologique et paléoenvironnemental.

L'analyse combinée des variations morphologiques et des régimes alimentaires des grands ongulés permet de décrire avec une précision satisfaisante les environnements locaux parcourus et exploités par les groupes humains de la Préhistoire. En associant les informations obtenues sur l'éthologie des grands ongulés, en particulier leurs modes de déplacement à l'échelle d'un territoire, nous apportons des informations importantes pour les approches paléolithologiques. Nos résultats sont fondés sur cinq genres et onze gisements archéologiques et paléontologiques répartis sur la fin du Pléistocène moyen et le début du Pléistocène supérieur et le Sud de la France. Pour affiner encore notre connaissance des environnements locaux et des comportements humains associés, nous avons besoin de collections issues de gisements d'autres natures (sites naturels et archéologiques, en cavité ou en plein-air), et d'intégrer d'autres herbivores à notre étude (les cervidés, proies privilégiées au Pléistocène supérieur, ou les proboscidiens, mégaherbivores ciblés surtout au Pléistocène moyen). Enfin, il faut favoriser la diversité des méthodes et leur complémentarité telles que les analyses cémento-chronologiques et biochimiques. Avec une application plus systématique de telles méthodes, nous pourrions envisager de comprendre les paléoenvironnements climatiques, les interactions entre espèces et la paléoécologie comme la paléoéthologie avec une résolution bien supérieure.

Bibliographie

A

- Abed, S., 2012. *L'Equidae du Pléistocène supérieur du gisement de Peyre (Tuf du Réservoir) (Compregnac, Aveyron, France). Approche paléontologique*. Mémoire de master II. Université de Provence, Aix-Marseille I, Aix-en-Provence, 140 p.
- Abel, O., 1910. Kritische Untersuchungen über die paläogenen Rhinocerotiden Europas. *Abhandlungen der Geologische Reichsanstalt*. Wien, 20, p. 1–52.
- Abû Hâmid al-Gharnâtî, 2006. *De Grenade à Bagdad. La relation de voyage d'Abû Hâmid al-Gharnâtî (1080-1168) ou Al-mu'rib "an ba'd "adjâ"ib al-Maghrib (Exposition claire de quelques merveilles de l'Occident)*, Histoire et Perspectives Méditerranéennes, 8. L'Harmattan, Paris-Budapest-Kinshasa-Turin-Ouagadougou, 210 p.
- Adhémar, J.A., 1842. *Révolutions de la Mer*. Fain et Thunot, Paris.
- Agassiz, L., 1840. On glaciers, and the evidence of their having once existed in Scotland, Ireland and England. *Proceedings of the Geological Society of London*, 3, p. 327–332.
- Ait Fora, A., 1986. *Recherches sur les faunes du Würm récent en Périgord. Le gisement du Flogeolet I*. Thèse de doctorat. Université de Bordeaux I. Institut du Quaternaire, 273 p.
- Alberti, M.T., Arias, C., Bigazzi, G., Bonadonna, F.P., Leone, G., Lopez, N., Michaux, J., Morales, J., Robles, F., Soria, Y.D., 1982. Nuevo yacimiento de moluscos y vertebrados del Villafranchiense de la Cuenca del Júcar (Albacete, España), in: Lhénaff, R. (Ed.), *Le Villafranchien Méditerranéen*. Lille, pp. 255–271.
- Alberti, M.T., Ruiz-Bustos, A., 1989. Taxonomía y bioestratigrafía de *Equidae* (*Mammalia*, *Perissodactyla*) en la Cuenca de Guadix-Baza, Granada. *Trabajos sobre el Neógeno-Cuaternario*, 11, p. 239–270.

- Alfárez, F., Inigo, C., 1990. Los restos de *Dicerorhinus hemitoechus* (*Perissodactyla* ; *Mammalia*) del pleistoceno medio de Pinilla del Valle (Madrid). *Actas de Paleontología*, p. 22–45.
- Aliyev, S.D., 1969. La faune du site paléolithique d'Azich. *Académies d'Azerbaïdjan SSSR, Section Paléobiologie*, 29 p.
- Altuna, J., 1974. Hallazgo de un uro (*Bos prigmenius* Boj.) en la sierra de Gibujo (Alava), estudio de su esqueleto y de la fauna asociada al mismo. *Munibe, Sociedad de Ciencias Naturales Aranzadi*, p. 27–51.
- Álvarez-Lao, D., García-García, N., 2006. A new site from the Spanish Middle Pleistocene with cold-resistant faunal elements: La Parte (Asturias, Spain). *Quaternary International, Third International Mammoth Conference, Dawson, Yukon*, 142, p. 107–118.
- Andrews, P., Lord, J.M., Nesbit Evans, E.M., 1979. Patterns of ecological diversity in fossil and modern mammalian faunas. *Biological Journal of the Linnean Society*, 11, p. 177–205.
- Antoine, P.-O., 2002. *Phylogénie et évolution des Elasmotheriina* (Mammalia, Rhinocerotidae), Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle. Publications scientifiques du Muséum, Paris, 359 p.
- Antoine, P.-O., Ducrocq, S., Marivaux, L., Chaimanee, Y., Crochet, J.-Y., Jaeger, J.-J., Welcomme, J.-L., 2003. Early rhinocerotids (Mammalia: Perissodactyla) from South Asia and a review of the Holarctic Paleogene rhinocerotid record. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 40, p. 365–374.
- Antonius, O., 1912. Die Rassengliederung der quartären Wildpferde Europas. *Verhandlungen der Kaiser-königlichen zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien*, 62, p. 64–78.
- Antunes, M.T., 2006. The Zebro (*Equidae*) and its extinction in Portugal, with an Appendix on the noun zebro and the modern zebra. in: Mashkour, M. (Ed.), *Equids in Time and Space, Papers in Honour of V. Eisenmann*. Oxbow Books, Oxford, p. 211-236
- Aouadi, N., 1997. *Méthodes d'étude des Proboscidiens : applications à Ceysaguet et Soleihac (Haute-Loire)*. Mémoire de master II. Aix-Marseille I, Aix-en Provence.

- Aouraghe, H., 1999. Reconstitution du paléoenvironnement par les grands mammifères : les faunes du Pléistocène moyen d'Orgnac 3 (Ardèche, France). *L'Anthropologie*, 103, p. 177–184.
- Arambourg, C., 1958. Les gros mammifères des couches tayaciennes, *in*: Alimen, M.-H., Arambourg, C., Vallois, H.V., Schreuder, A. (Eds.), *La Grotte de Fontéchevade*, 3ème partie, Archives de l'Institut de Paléontologie humaine. Masson, Paris, p. 185–229.
- Araújo, M.B., Nogués-Bravo, D., Diniz-Filho, J.A.F., Haywood, A.M., Valdes, P.J., Rahbek, C., 2008. Quaternary climate changes explain diversity among reptiles and amphibians. *Ecography*, 31, p. 8–15.
- Arbuckle, B.S., Price, M.D., Hongo, H., Öksüz, B., 2016. Documenting the initial appearance of domestic cattle in the Eastern Fertile Crescent (northern Iraq and western Iran). *Journal of Archaeological Science*, 72, p. 1–9.
- Arduino, G., 1760. *Sopra varie sue Osservazioni fatte in diverse parti del Territorio di Vicenza, ed altrove, appartenenti alla Teoria Terrestre, ed alla Mineralogia*. Lettre au Prof. Antonio Vallisneri, datée du 30 mars 1759. Nuova Raccolta di Opuscoli Scientifici e Filologici (Venice) 6.
- Argant, A., Mallye, J.-B., 2005. Badger remains from the Breccia of Château (Burgundy, France). Remarks on Middle Pleistocene Badgers. *Mitt. Komm. Quartärforsch. Österr. Akad. Wiss.* 14, p. 1–14.
- Arrhenius, S., 1896. On the Influence of Carbonic Acid in the Air upon the Temperature of the Ground. *Philosophical magazine and journal of science*, série 5, volume 41, p. 237–276.
- Arsuaga, J.L., Martínez, I., Gracia, A., Lorenzo, C., 1997. The Sima de los Huesos crania (Sierra de Atapuerca, Spain). A comparative study. *Journal of Human Evolution*, 33, p. 219–281.
- Asfaw, B., Gilbert, W.H., Beyene, Y., Hart, W.K., Renne, P.R., WoldeGabriel, G., Vrba, E.S., White, T.D., 2002. Remains of *Homo erectus* from Bouri, Middle Awash, Ethiopia. *Nature*, 416, p. 317–320.
- Ashton, N., Lewis, S.G., De Groote, I., Duffy, S.M., Bates, M., Bates, R., Hoare, P., Lewis, M., Parfitt, S.A., Peglar, S., Williams, C., Stringer, C., 2014. Hominin footprints from early Pleistocene deposits at Happisburgh, UK. *PLoS ONE*, 9, p. 1–13.

- Astre, G., 1963. Brèche Pléistocène de Peyre (Aveyron), avec *Equus hydruntinus* et *Megaceros*. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, 98, p. 321–331.
- Astruc, J.G., Rey, J., Pelissie, T., Lorblanchet, M., Vianey-Liaud, M., Galharague, J., 1992. Saint-Géry. Carte géologique de la France à 1/50 000e. BRGM, Orléans, 57 p.
- Athanassiou, A., 2001. New data on the *Equus stenorhinus* Cocchi, 1867 from the late Pliocene locality of Séslo (Thessaly, Greece). *Geodiversitas*, 23, p. 439–469.
- Atkinson, T.C., Briffa, K.R., Coope, G.R., 1987. Seasonal temperatures in Britain during the past 22,000 years, reconstructed using beetle remains. *Nature*, 325, p. 587–592.
- Aubry, M.-P., Berggren, W.A., Couvring, J.A. van, McGowran, B., Pillans, B., Hilgen, F.J., 2005. Quaternary: Status, rank, definition, survival. *Episodes*, 28, p. 118-120.
- Auguste, P., 1995. *Cadres biostratigraphiques et paléocéologiques du peuplement humain dans la France septentrionale durant le Pléistocène, apport de l'étude paléontologique des grands mammifères du gisement de Biache-Saint-Vaast (Pas-de-Calais)*. Thèse de doctorat. Institut de Paléontologie Humaine, Paris, 404 p.
- Aurell-Garrido, J., Madurell-Malapeira, J., Alba, D.M., Moyà-Solà, S., 2010. Los équidos estenonianos y cabalinos de la sección pleistocena de Vallparadis (Terrassa, Cataluña, España). *Cidaris*, p. 61–66.
- Aymard, A., 1854. Des terrains fossilifères du bassin supérieur de la Loire. *Comptes rendus des seances de l'Academie des Sciences*, 38, p. 673–677.
- Azzaroli, A., 1962. Validità della specie *Rhinoceros hemitoechus* Falconer. *Palaeontographia italica*, 57, p. 1–34.
- Azzaroli, A., 1982. On Villafranchian Palaeartic Equids and their allies. *Palaeontographia italica*, 59, p. 74–97.
- Azzaroli, A., 1990. The genus *Equus* in Europe, in: Lindsay, E.H., Fahlbusch, V., Mein, P. (Eds.), *Europea Neogene Mammal Chronology*. Plenum Press editions, New York, pp. 339–356.

- Azzaroli, A., 1992. Ascent and decline of monodactyl equids: a case for prehistoric overkill. *Annales Zoologici Fennici*, 28, p. 151–163.
- Azzaroli, A., 1995. The “Elephant-*Equus*” and the “End-Villafranchian” dispersal events in Eurasia, in : Vrba, E.S., Denton, G.H., Partridge, T.C., Burke, L.H. (Eds.), *Paleoclimate and Evolution with Emphasis on Human Origins*. Yale Press University, pp. 311–318.
- Azzaroli, A., 1998. The genus *Equus* in North America. The Pleistocene species. *Paleontographia Italica*, 85, p. 1–60.
- Azzaroli, A., Napoleone, G., 1982. Magnetostratigraphic investigation of the Upper Siwaliks near Pinjor, India. *Rivista Italiana di Paleontologica e Stratigrafia*, 87, p. 739–762.
- Azzaroli, A., De Guili, C., Ficarelli, G., Torre, D., 1988. Late Pliocene to early Mid-Pleistocene mammalian faunas in Eurasia : faunal succession and dispersal events. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 66, p. 77–100.

B

- Bahloul, K., Pereladova, O.B., Soldatova, N., Fisenko, G., Sidorenko, E., Sempéré, A.J., 2001. Social organization and dispersion of introduced kulans (*Equus hemionus kulan*) and Przewalski horses (*Equus przewalski*) in the Bukhara Reserve, Uzbekistan. *Journal of Arid Environments*, 47, p. 309–323.
- Baker, G., Jones, L.H.P., Wardrop, I.D., 1959. Cause of Wear in Sheeps' Teeth. *Nature*, 184, p. 1583–1584.
- Barone, R., 1986. *Anatomie comparée des mammifères domestiques*. Vigot, Paris, 761 p.
- Bazile, E., Bazile, F., Vernet, J.-L., 1977. Une flore associée à *Picea abies* (L) Karsten dans les tufs calcaires pléistocènes des Grands Causses, vallée du Tarn, Peyre, Comprégnac, Aveyron. *Compte rendu de l'Académie des sciences de Paris*, 284, série D., p. 2211–2214.

- Beaulieu (de), J.-L., 1974. Analyses polliniques du gisement pléistocène moyen des Abîmes de la Fage à Noailles (Corrèze). *Nouvelles Archives du Museum d'Histoire Naturelle de Lyon*, 11, p. 31–32.
- Beaulieu (de), J.-L., Reille, M., 1992. Long Pleistocene pollen sequences from the Velay Plateau (Massif Central, France). *Vegetation History Archaeobotany*, 1, 4, p. 233–242.
- Beaulieu (de), J.-L., Andrieu-Ponel, V., Reille, M., Grüger, E., Tzedakis, C., Svobodova, H., 2001. An attempt at correlation between the Velay pollen sequence and the Middle Pleistocene stratigraphy from central Europe. *Quaternary Science Reviews, European Quaternary Biostratigraphy*, 20, 16-17, p. 1593–1602.
- Beaulieu (de), J.-L., Andrieu-Ponel, V., Cheddadi, R., Guiter, F., Ravazzi, C., Reille, M., Rossi, S., 2006. Apport des longues séquences lacustres à la connaissance des variations des climats et des paysages pléistocènes. *Palevol*, p. 65–72.
- Becker, D., Antoine, P.-O., Maridet, O., 2013. A new genus of *Rhinocerotidae* (*Mammalia, Perissodactyla*) from the Oligocene of Europe. *Journal of Systematic Palaeontology*, 11, p. 947–972.
- Beljaeva, E., David, A., 1975. Die Nashörner (*Rhinocerotidae*) aus dem Faunenkomplex von Tiraspol. *Quartärpaläontologie*, 1, p. 157–175.
- Bellai, D., 1998. Le cheval du gisement pléistocène moyen de la Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées Orientales, France). *Quaternaire*, 9, 325–335.
- Bellai, D., 1995. Techniques d'exploitation du cheval à la Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées-Orientales). *Paléo* 7, p. 139–155.
- Bennett, K.D., Tzedakis, P.C., Willis, K.J., 1991. Quaternary Refugia of North European Trees. *Journal of Biogeography*, 18, p. 103–115.
- Bennett, K.D., Provan, J., 2008. What do we mean by “refugia”? *Quaternary Science Reviews, Ice Age Refugia and Quaternary Extinctions: An Issue of Quaternary Evolutionary Palaeoecology*, *Quaternary Science Reviews*, 27, p. 2449–2455.

- Berger, J., 1986. *Wild horses of the Great Basin: social competition and population size*. University of Chicago Press, Chicago.
- Berggren, W.A., 1998. The Cenozoic Era: Lyellian (chrono)stratigraphy and nomenclatural reform at the millennium, *in*: Blundell, D.J., Scott, A.C. (Eds.), *Lyell: The Past Is the Key to the Present*, Special Publications, 143. Geological Society, London, pp. 111–132.
- Bergmann, C., 1847. Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse. *Göttinger Studien*, 3, p. 595–708.
- Bertini, A., 2010. Pliocene to Pleistocene palynoflora and vegetation in Italy: State of the art. *Quaternary International*, 225, p. 5–24.
- Bibikova, V.I., 1958. Some distinguishing features in the bones of the genera *Bison* and *Bos*. *Bull. Mosk. Obschestwa Isp. Priroda*, 63, p. 23–35 (en russe).
- Bignon, O., 2003. *Diversité et exploitation des équidés au Tardiglaciaire en Europe occidentale implications pour les stratégies de subsistance et les modes de vie au Magdalénien et à l’Azilien du Bassin parisien*. Thèse de doctorat. Paris X, Nanterre, 856 p.
- Billia, E.M., Petronio, C., 2009. Selected records of *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jager, 1839) (*Mammalia, Rhinocerotidae*) in Italy. *Bollettino della Società paleontologica italiana*, 48, p. 21–32.
- Binford, L.R., 1980. Willow Smoke and Dogs’ Tails: Hunter-Gatherer Settlement Systems and Archaeological Site Formation. *American Antiquity*, 45, p. 4–20.
- Blackburn, T.M., Gaston, K.J., Loder, N., 1999. Geographic gradients in body size: a clarification of Bergmann’s rule. *Diversity and Distributions*, 5, p. 165–174.
- Blackwell, B., Schwarcz, H.P., Debénath, A., 1983. Absolute dating of hominids and palaeolithic artifacts of the cave of La Chaise-de-Vouthon (Charente), France. *Journal of Archaeological Science*, 10, p. 493–513.
- Blanckenhorn, W.U., Preziosi, R.F., Fairbairn, D.J., 1995. Time and energy constraints and the evolution of sexual size dimorphism — to eat or to mate? *Evolutionary Ecology*, 9, p. 369–381.

- Blinnikov, M.S., Gaglioti, B.V., Walker, D.A., Wooller, M.J., Zazula, G.D., 2011. Pleistocene graminoid-dominated ecosystems in the Arctic. *Quaternary Science Reviews*, 30, p. 2906–2929.
- Blumenbach, J.F., 1799. *Handbuch der Naturgeschichte*. Dieterich, Göttingen, 708 p.
- Bocherens, H., Rousseau, L., 2008. Le cadre environnemental des occupations humaines. Isotopes sur grands mammifères et plancher stalagmitique, *in*: Moncel, M.-H. (Ed.), *Le Site de Payre. Occupations Humaines Dans La Vallée Du Rhône à La Fin Du Pléistocène Moyen et Au Début Du Pléistocène Supérieur*, Mémoires de La Société Préhistorique Française. Société Préhistorique Française, Paris, p. 113–122.
- Bocherens, H., Díaz-Zorita Bonilla, M., Daujeard, C., Fernandes, P., Raynal, J.-P., Moncel, M.-H., 2016. Direct isotopic evidence for subsistence variability in Middle Pleistocene Neanderthals (Payre, southeastern France). *Quaternary Science Reviews*, 154, p. 226–236.
- Boëda, E., 1991. La conception trifaciale d'un nouveau mode de taille paléolithique, *in*: Bonifay, E., Vandermeersch, B. (Eds.), *Les Premiers Européens*. Actes du 114e congrès national des Sociétés savantes, 1989, p. 251–263.
- Boeskorov, G.G., 2012. Some specific morphological and ecological features of the fossil woolly rhinoceros (*Coelodonta antiquitatis* Blumenbach 1799). *Biology Bulletin*, 39, p. 692–707.
- Boeskorov, G.G., Lazarev, P.A., Sher, A.V., Davydov, S.P., Bakulina, N.T., Shchelchkova, M.V., Binladen, J., Willerslev, E., Buigues, B., Tikhonov, A.N., 2011. Woolly rhino discovery in the lower Kolyma River. *Quaternary Science Reviews*, 30, p. 2262–2272.
- Boessneck, J., 1957. Funde des Ures, *Bos primigenius* Bojanus, 1827, aus alluvialen Schichten Bayerns. *Säugetierkundliche Mitteilungen*, 5, p. 55–69.
- Boddaert, P., 1784. *Elenchus animalium*. Hake, Rotterodami, 174 p.
- Böhme, M., Aiglstorfer, M., Antoine, P.-O., Appel, E., Havlik, P., Métais, G., Phuc, L.T., Schneider, S., Setzer, F., Tappert, R., Tran, D.N., Uhl, D., Prieto, J., 2014. Na Duong (northern Vietnam) – an exceptional window into Eocene ecosystems from Southeast Asia. *Zitteliana* A53, p. 120–167.

- Bojanus, L.H., 1827. De uro nostrate elusque sceleto commentatio. *Nova Acta Academiae Leopoldino-Carolinae germanicae naturae curiosorum*, 12, p. 263–278.
- Bonifay, E., 1959. *Etude géologique de la grotte de Rigabe, Artigues (Var)*, in: Congrès Préhistorique de Monaco, XVIe Session. Imprimerie Monnoyer, p. 265–291.
- Bonifay, M.-F., 1960. Aperçu sur la faune de la grotte de Rigabe. *Gallia préhistoire*, p. 39–46.
- Bonifay, E., 1964. Moustérien et Pré-moustérien de la grotte de Rigabe (Artigues, Var). *Quartär*, 15, p. 61–78.
- Bonifay, E., 1965. Etude géologique de la grotte de Rigabe, Artigues (Var), in: Congrès Préhistorique de Monaco. Imprimerie Monnoyer, XVIe session, 1959, Monaco, p. 265–291.
- Bonifay, E., 1968. Stratigraphie et industries lithiques de la grotte n°1 du Mas des Caves à Lunel-Viel (Hérault), in: *La Préhistoire - Problèmes et Tendances*. Editions du CNRS, Paris, p. 37–46.
- Bonifay, M.-F., 1971. *Carnivores quaternaires du sud-est de la France*. Thèse de doctorat d'état Es-sciences naturelles. Faculté des sciences de Paris, Paris, 366 p.
- Bonifay, M.-F., 1973. *Dicerorhinus etruscus* Falconer du Pléistocène moyen des grottes du Lunel-Viel (Hérault). *Annales Paléontologiques*, 59, p. 79–112.
- Bonifay, E., 1975. L'"Ere Quaternaire" : définitions, limites et subdivisions sur la base de la chronologie méditerranéenne. *Bulletin de la société géologique française*, 17, p. 380–393.
- Bonifay, M.-F., 1980. Le Cheval du pléistocène moyen des grottes de Lunel-Viel (Hérault). *Equus Mosbachensis palustris*. *Gallia préhistoire*, 23, p. 233–281.
- Bonifay, E., 1981. Les plus anciens habitats sous grotte découverts à Lunel-Viel (Hérault). *Archéologia*, 150, p. 30–42.

- Bonifay, M.-F., 1989. Etude préliminaire de la grande faune d'Aldène (Hérault, France) : fouilles du Musée d'Anthropologie préhistorique de Monaco. *Bulletin du Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco*, 32, p. 5–11.
- Bonifay, E., 1989. Les premières industries préhistoriques en Europe, *in: Le Temps de La Préhistoire*. Société Préhistorique Française, Paris, p. 106–109.
- Bonnet, A., 1967. Un karst limité dans le temps et dans l'espace : la grotte de Lunel-Viel (Hérault). *Spelunca*, 5, p. 47–52.
- Bordes, F., 1954. Les gisements du Pech-de-L'Azé (Dordogne). I. Le moustérien de tradition acheuléenne. *L'Anthropologie*, 58, p. 402–432.
- Bordes, F., 1971. Observations sur l'acheuléen des grottes en Dordogne. *Munibe*, XXIII, p. 5–24.
- Bordes, F., 1972. *A Tale of two caves*. Harper and Row, London, 169 p.
- Bordes, F., 1984. *Le Paléolithique en Europe : Leçons sur le Paléolithique*, Cahiers du quaternaire. CNRS éditions, 459 p.
- Bordes, F., Bourgon, M., 1950. Le gisement du Pech de l'Azé-Nord, prise de date et observations préliminaires. *Bulletin de la Société Préhistorique Française*, 47, p. 381–383.
- Bordes, F., Prat, F., 1965. Observations sur les faunes du Riss et Würm I en Dordogne. *L'Anthropologie*, 69, 1–2, p. 31–45.
- Bordes, F., Laville, H., Paquereau, M.-M., 1966. Observations sur le pléistocène supérieur du gisement de Combe-Grenal. *Actes de la société linnéenne de Bordeaux*, 103, p. 4–19.
- Borsuk-Bialynicka, M., 1973. Studies on the pleistocène rhinocéros *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach). *Palaeontologia polonica*, 29, p. 1–94.
- Bouchud, J., 1959. *Essai sur le Renne et la climatologie du Paléolithique moyen et supérieur*. Thèse de Sciences Naturelles. Université de Paris, 337 p.

- Bouchud, J., 1966. *Essai sur le Renne et la climatologie du Paléolithique moyen et supérieur*. Imprimerie Magne, Périgueux, 300 p.
- Bouchud, J., 1972. Les grands herbivores rissiens des “Abîmes de La Fage” en Corrèze (cervidés, bovidés, capridés, rupicaprinés, suidés et équidés). *Nouvelles Archives du Muséum d’Histoire Naturelle de Lyon*, 10, p. 33–59.
- Boudadi-Maligne, M., 2010. *Les canis pléistocènes du sud de la France approche biosystématique, évolutive et biochronologique*. Thèse de doctorat. Université de Bordeaux 1, Ecole doctorale Sciences et environnements, 446 p.
- Boudadi-Maligne, M., 2012. Une nouvelle sous-espèce de loup (*Canis lupus maximus* nov. subsp.) dans le Pléistocène supérieur d’Europe occidentale. *Comptes Rendus Palevol*, 11, p. 475–484.
- Boulbes, N., 2010. Le cheval de Romain-la-Roche, *Equus achenheimensis* (Mammalia, Perissodactyla) : contribution à la biochronologie des équidés caballins au Pléistocène moyen. *Revue de Paléobiologie*, Genève : Museum d’histoire naturelle 29(2), 747–770.
- Boule, M., 1910. Les Grottes de Grimaldi (Baoussé-Rousse) : géologie et paléontologie. *Archives de l’Institut de Paléontologie humaine*, Monaco, p. 73-362.
- Bourgon, M., 1957. *Les industries moustériennes et pré-moustériennes du Périgord*, Archives de l’Institut de Paléontologie Humaine, 27. Masson, 141 p.
- Bradley, R.S., 1999. *Paleoclimatology: reconstructing climates of the quaternary*. Academic Press, San Diego, CA, 613 p.
- Brain, C.K., 1981. *The Hunters or the Hunted ? An introduction to african cave taphonomy*. The university of Chicago Press, Chicago and London, 376 p.
- Brauer, A., Allen, J.R.M., Mingram, J., Dulski, P., Wulf, S., Huntley, B., 2007. Evidence for last interglacial chronology and environmental change from Southern Europe. *PNAS*, 104, p. 450–455.

- Brayard, A., Escarguel, G., Bucher, H., 2007. The biogeography of Early Triassic ammonoid faunas: clusters, gradients, and networks. *Geobios*, p. 749–765.
- Breuil, H., 1932a. *Les industries à éclats du paléolithique ancien : le Clactonien*. E. Leroux, Paris, p. 125-190.
- Breuil, A.H., 1932b. Le Paléolithique ancien en Europe Occidentale et sa Chronologie. *Bulletin de la Société préhistorique de France*, 29, p. 570–578.
- Brewer, S., Cheddadi, R., de Beaulieu, J.L., Reille, M., 2002. The spread of deciduous *Quercus* throughout Europe since the last glacial period. *Forest Ecology and Management*, Range wide distribution of chloroplast DNA diversity and pollen deposits in European white oaks: inferences about colonisation routes and management of oak genetic resources, 156, p. 27–48.
- Bro-Jørgensen, J., 2008. Dense habitats selecting for small body size: a comparative study on bovids. *Oikos*, 117, p. 729–737.
- Brugal, J.-P., 1981. Recherches préliminaires sur les faunes des grands causses et vallées périphériques. *Paléobiologie continentale*, XII, 1, p. 145–158.
- Brugal, J.-P., 1983. *Applications des analyses multidimensionnelles à l'étude du squelette des membres des grands bovidés pléistocènes (grottes de Lune-Viel, Hérault): perspectives évolutives*. Thèse de doctorat. Aix-Marseille II, Faculté des sciences de Luminy, 450 p.
- Brugal, J.-P., 1984. Contribution à l'étude des Grands Bovidés Plio-Pléistocènes d'Europe occidentale. *Comptes-rendus des séances de l'Académie des sciences de Paris*, 298, p. 671–674.
- Brugal, J.-P., 1992. Les Bovinés, in: Crégut-Bonnoure, E. (Ed.), *Les Animaux de La Préhistoire Entre Provence et Toscane*. Société d'étude des Sciences Naturelles de Vaucluse, Avignon, p. 54–60.
- Brugal, J.-P., 1993. Un repaire d'hyène des cavernes et de porc-épic à Peyre (Comprégnac, Aveyron), in: Ambert, P., Vernet, J.-L. (Eds.), *Les Hommes et Leurs Environnements Quaternaires Dans Les Causses de l'Aveyron*. pp. 47–48.

- Brugal, J.-P., 1995. Le bison (*Bovidae, Artiodactyla*) du Pléistocène moyen ancien de Durfort (Gard, France). *Bulletin du muséum d'Histoire Naturelle*, 16, p. 349–381.
- Brugal, J.-P., 1999. Etude de populations de grands Bovidés européens : intérêt pour la connaissance des comportements humains au Paléolithique, *in: Le Bison: gibier et moyen de subsistance des hommes du paléolithique aux Paléoindiens des Grandes Plaines*. Editions APDCA, Antibes, Toulouse, 1995, p. 85–103.
- Brugal, J.-P., Jaubert, J., 1991. Les gisements paléontologiques pléistocènes à indice de fréquentation humaine : un nouveau type de comportement prédateur ? *PALEO*, 3, p. 15–41.
- Brugal, J.-P., David, F., 1993. Usure dentaire, courbe de mortalité et saisonnalité : les gisements du Paléolithique moyen à grands bovidés, *in: Desse, J., Audoin-Rouzeau, F. (Eds.), L'exploitation Des Animaux Sauvages À Travers Le Temps*. APDCA éditions, Sophia, Antipolis, pp. 64–77.
- Brugal, J.-P., Costamagno, S., Ellwood, B., Girard, M., Bui Thi Mai, Jaubert, J., Jeannet, M., Kervazo, B., Le Guillou, Y., Quinif, Y., Théry, I., 1996. *Grotte de Coudoulous II (Tour-de-Faure, Lot)*. Rapport de fouilles programmées, 68 p.
- Brugal, J.-P., Aouadi, N., Bui Thi Mai, Cochard, D., Costamagno, S., Ellwood, B., Girard, M., Jaubert, J., Jeannet, M., Kervazo, B., Le Guillou, Y., Louchart, A., Quinif, Y., Renault-Miskovsky, J., Théry, I., 2000. *Grotte de Coudoulous II (Tour-de-Faure, Lot)*. Rapport de fouilles programmées, 138 p.
- Brugal, J.-P., Buisson-Catil, J., Helmer, D., 2001. L'aven des Fourches II (Sault, Vaucluse) : les derniers chevaux sauvages en Provence. *PALEO*, 13, p. 73–88.
- Brugal, J.-P., Fosse, P., 2005. Les grands bovidés (*Bison cf. schoetensacki*) du site pléistocène moyen de La Vayssière (Aveyron, France), *in: Crégut-Bonnoure, E. (Ed.), Les Ongulés Holarctiques Du Pliocène et Du Pléistocène*. Quaternaire, p. 75–80.
- Brugal, J.-P., Yravedra Sainz de los Terreros, J., 2005. Essai sur la biodiversité des associations de grands mammifères à la fin du Pléistocène dans le sud-ouest de l'Europe. *Munibe*, 57, p. 139–162.

- Brugal, J.-P., Jaubert, J., 2006. A Long Palaeolithic Sequence in Southwest France : The Karstic Sites of Coudoulous (Lot, Quercy, France), in: *Society for American Archaeology / Paleoanthropology Society Annual Meeting*. Philadelphia, San Juan, Puerto Rico, April 24-26, 2006 : abstracts.
- Brugal, J.-P., Croitor, R., 2007. Evolution, ecology and biochronology of herbivore associations in Europe during the last 3 million years. *Quaternaire*, 18, 2, p. 129–152.
- Bruijn (de), H., Daams, R., Daxner-Höck, G., Fahlbusch, V., Ginsburg, L., Mein, P., Morales, J., Heinzmann, E., Mayhew, D.F., van der Meulen, A.J., Schmidt-Kittler, N., Telles Antunes, M., 1992. *Report of the RCMNS working group on fossil mammals*, Reisenburg 1990. *Newsletters on Stratigraphy*, 26, p.65–118.
- Brüning, H., 1974. Das Quatärprofil im Dyckerhoff-Steinbruch, Wiesbaden-Hessen. *Reinh-Main. Forsch*, 78, p. 57–81.
- Brüning, H., 1978. Zur Untergliederung der Mosbacher Terrassenabfolge und zum klimatischen Stellenwert der Mosbacher Tierwelt im Rahmen des Cromer-Komplexes. *Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv*, 16, p. 143–190.
- Bruxelles, L., Astruc, J.G., 2009. Mise en place et évolution des vallées quercynaises. Conséquences morphologiques et hydrographiques. *Géologues*, 160, p. 88–94.
- Burchak-Abramovich, N.I., Vekua, A.K., 1994. Novyy pryedstavityel' pleyestotsyenobykh bykov iz vostochnoy Gruzii, in: Tatarinov, L.P. (Ed.), *Paleoteriologia*. Nauka, Moskva 1994, p. 253–261.
- Burchell, W.J., 1817. *A list of quadrupeds brought by M. Burchell from Southern Africa, and presented by him to the British Museum, on the 30 th of september, 1817*. A. Spottiswoode, London, 8 p.
- Burke, A., Eisenmann, V., Ambler, G., 2003. The systematic position of *Equus hydruntinus*, an extinct species of Pleistocene equid. *Quaternary Research*, 59, p. 459–469.

Butler, P.M., 1952. The milk-molars of *Perissodactyla*, with remarks on molar occlusion. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 121, p. 777–817.

Byrne, N., 1979. Le gisement de la Roche-Cotard à Langeais : *Bovidae*, in: Marquet, J.-C. (Ed.), *La Roche-Cotard À Langeais*. Université François Rabelais, Tours, p. 64–79.

C

Calder III, W.A., 1996. *Size, function, and life history*. Dover publications, New York, 431 p.

Caloi, L., 1997. New forms of equids in Western Europe and palaeoenvironmental changes. *Geobios*, 30, p. 267–284.

Callomon, J.H., Donovan, D.T., 1971. A code of Mesozoic stratigraphical nomenclature. Colloque Du Jurassique. *BRGM mémoire*, Luxembourg, p. 75–81.

Callomon, J.H., 1984. A review of the biostratigraphy of the post-Lower Bajocian Jurassic ammonites of western and northern North America, in: Westermann, G.E.G. (Ed.), *Jurassic-Cretaceous Biochronology and Paleogeography of North America*. American Paleontological Convention in Montreal, p. 143–174.

Cantimpré, T. (de), 1973. *Liber de natura rerum*. Walter de Gruyter, Berlin-New York, 452 p.

Capitan, L., 1896. Station acheuléenne de La Micoque. *Revue de l'Ecole d'Anthropologie*, p. 529–532.

Capitan, L., 1907. Nouvelles fouilles à La Micoque. *Revue préhistorique*, p. 1–9.

Capitan, L., Peyrony, D., 1906. Nouvelles fouilles à la Micoque. *Association française pour l'avancement des sciences*, 35 session, p. 722–724.

- Carbonell, E., Bermúdez de Castro, J.M., Parés, J.M., Pérez-González, A., Cuenca-Bescós, G., Ollé, A., Mosquera, M., Huguet, R., van der Made, J., Rosas, A., Sala, R., Vallverdú, J., García, N., Granger, D.E., Martín-Torres, M., Rodríguez, X.P., Stock, G.M., Vergès, J.M., Allué, E., Burjachs, F., Cáceres, I., Canals, A., Benito, A., Díez, C., Lozano, M., Mateos, A., Navazo, M., Rodríguez, J., Rosell, J., Arsuaga, J.L., 2008. The first hominin of Europe. *Nature* 452, p. 465–469.
- Cardoso, J.L., 1993. *Contribuição para o conhecimento dos grandes mamíferos do plistoceno superior de Portugal*. Thèse de doctorat. Univ. nova de Lisboa, Câmara Municipal de Oeiras, Portugal, 567 p.
- Caspers, G., Merkt, J., Müller, H., Freund, H., 2002. The Eemian Interglaciatiion in Northwestern Germany. *Quaternary Research*, 58, p. 49–52.
- Cerdeño, E., 1990. *Stephanorhinus Hemitoechus* (Falc.) (Rhinocerotidae. Mammalia) del Pleistoceno medio y superior de España. *Estudios Geológicos*, 46, p. 465–479.
- Cerilli, E., Petronio, C., 1991. Biometrical variations of *Bos primigenius* Bojanus 1827 from middle Pleistocene to Holocene, in: Spitz, F., Janeau, G., Gonzalez, G., Aulagnier, S. (Eds.), *Ongulés/Ungulates 91*. Proceedings of the International Symposium “Ongulés/Ungulates 91”, S.F.E.P.M. - I.R.G.M., Toulouse, France, pp. 37–42.
- César, J., 1964. *Commentaires sur la guerre des Gaules, des universités de France*. Garnier-Flammarion, Paris, France, livre 6/8, p. 124-146.
- Chalard, P., Faivre, J.-P., Jarry, M., Jaubert, J., Mourre, V., Turq, A., 2007. Espaces du Paléolithique moyen. Témoins d'utilisation de silex allochtones en Quercy (France), in: Evin, J. (Ed.), *Un siècle de discours scientifique en Préhistoire. Actes du XXVIe Congrès Préhistorique de France*, Congrès du Centenaire de la Société préhistorique Française, Société préhistorique française, Avignon, 21-25 septembre 2004, pp. 217–235.
- Chaline, J., 1980. Zonation biologique et climatique du Pléistocène d'après les faunes de rongeurs, in : Chaline, J. (Ed.), *Problèmes de stratigraphie quaternaire en France et dans les pays limitrophes*. INQUA AFEQ série internationale, p. 359–367.

- Chaline, J., Brochet, G., 1989. Les Rongeurs : leurs significations paléoécologiques et paléoclimatiques, *in*: Campy, M., Chaline, J., Vuilleme, M. (Eds.), *La Baume de Gigny (Jura)*. XXVIIème supplément à Gallia Préhistoire. Editions du CNRS, Paris, p. 97–109.
- Chaline, J., Brunet-Lecomte, P., Campy, M., 1995. The last glacial/interglacial record of rodent remains from the Gigny karst sequence in the French Jura used for paleoclimate and palaeoecological reconstruction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 117, p. 229–252.
- Chamberlin, T.C., 1899. An attempt to frame a working hypothesis of the cause of glacial periods on an atmospheric basis. *Journal of Geology*, 7, 545–584, 667–685, p. 751–787.
- Charpentier, J. (de), 1835a. Annonce d'un des principaux résultats des recherches de Mr. Venetz, ingénieur des Ponts et Chaussées du Canton du Valais, sur l'état actuel et passé des Glaciers du Valais. *Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft Luzern*, p. 23–24.
- Charpentier, J. (de), 1835b. Sur les causes probables du transport des blocs erratiques de la Suisse. *Annales des Mines*, 8, 3, p. 219–236.
- Charpentier, J. (de), 1841. *Essai sur les glaciers et sur le terrain erratique du bassin du Rhône*. Mr. Ducloux, Lausanne, 381 p.
- Chauvet, G., Rivière, E., 1896. Gisement quaternaire de La Micoque. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, p. 1–3.
- Chauvet, G., Rivière, E., 1897. *Station quaternaire de La Micoque (Dordogne)*. Association française pour l'avancement des sciences 26ème session, Saint-Etienne, p. 697–708.
- Chauvet, S., 2010. *Les dents de bovidés de l'aven de l'Arquet (Barjac, 30) : Etudes paléontologiques, taphonomiques et paléobiologiques*. Mémoire de master II. Université d'Aix-Marseille I, Aix-en-Provence, 169 p.
- Chauviré, C., 1962. *Les Gisements fossilifères quaternaires de Châtillon-Saint-Jean: (Drôme)*. Thèse de doctorat. Faculté des sciences de l'université de Lyon, 216 p.

- Chen, F.H., Bloemendal, J., Wang, J.M., Li, J.J., Oldfield, F., 1997. High-resolution multi-proxy climate records from Chinese loess: evidence for rapid climatic changes over the last 75 kyr. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 130, p. 323–335.
- Chenorkian, R., 1996. *Pratique archéologique statistique et graphique, Méthodes et techniques*. Édition Errance et Association pour la Diffusion de l'Archéologie méridionale, Paris-Lattes, 162 p.
- Chersky, D., 1891. Description of the post-Tertiary mammal collection found by New Siberian expedition 1885-1886. *Notes of Russian Academy of Science*, 65, 706 p.
- Christol, J. de, 1834. *Recherches sur les caractères des grandes espèces de rhinocéros fossiles*. Thèse de doctorat. Montpellier, 70 p.
- Churchill, S.E., 2014. *Thin on the ground : Neandertal biology, archeology, and ecology, Advances in human biology*. Wiley Blackwell, Ames, 453 p.
- Clastres, M., 2015. *Le Paléolithique moyen en région Provence-Alpes-Côte-d'Azur Etudes technologiques des industries lithiques de deux sites : Rigabe (Artigues, Var) et les Trécassats (Villars, Vaucluse)*. Vol I. Mémoire de master II. Aix-Marseille Université, 189 p.
- Clements, F.E., 1916. *Plant succession; an analysis of the development of vegetation*. Carnegie Institution of Washington, Washington, 658 p.
- Cocchi, I., 1867. *L'uomo fossile dell'Italia Centrale*. Memoria Società Italiana Science Naturale, 2, p. 1–180.
- Cohen, K.M., Gibbard, P.L., 2011. *Global chronostratigraphical correlation table for the last 2.7 million years*. Subcommission on Quaternary Stratigraphy (International Commission on Stratigraphy), Cambridge.
- Colleoni, F., Krinner, G., Jakobsson, M., Peyaud, V., Ritz, C., 2009a. Influence of regional parameters on the surface mass balance of the Eurasian ice sheet during the peak Saalian (140 kya). *Global and Planetary Change, The 2005 HOTRAX Expedition to the Arctic Ocean* 68, p. 132–148.

- Colleoni, F., Krinner, G., Jakobsson, M., 2009b. Sensitivity of the Late Saalian (140 kyrs BP) and LGM (21 kyrs BP) Eurasian ice sheet surface mass balance to vegetation feedbacks. *Geophysical Research Letters*, 36, p. 1-5
- Combourieu-Nebout, N., Fauquette, S., Quezel, P., 2000. What was the late Pliocene Mediterranean climate like; a preliminary quantification from vegetation. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 171, p. 271–277.
- Combier, J., 1957. Rompon. *Gallia préhistoire*, 3, p. 111–112.
- Condemi, S., Moncel, M.-H., 2008. Les restes humains, in: Moncel, M.-H. (Ed.), *Le Site de Payre. Occupations Humaines Dans La Vallée Du Rhône à La Fin Du Pléistocène Moyen et Au Début Du Pléistocène Supérieur*, Mémoires de La Société Préhistorique Française. Société Préhistorique Française, Paris, p. 131–151.
- Cope, E.D., 1886. *The origin of the fittest : essays on evolution*. D. Appleton & Co, New York, 467 p.
- Cope, E.D., 1892. A contribution to the vertebrate paleontology of Texas. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 30, p. 123–131.
- Coqueugniot, H., Liguero, D., Tillier, A.-M., Chech, M., 1996. L'os frontal immature de La Chaise S. 15 (Abri Suard, La Chaise de Vouthon, Charente) : Phylogénie et pathologie. *PALEO*, 8, p. 9–17.
- COSEPAC, 2004. *Evaluation et rapport de situation sur le bison des prairies (Bison bison bison) au Canada*. Comité sur la situation des espèces en péril au Canada, Ottawa, 81 p.
- Costamagno, S., 1995. *Etude paléontologique et taphonomique d'un gisement en grotte : Coudou-lous II (Lot)*. Mémoire de D. E. A. Bordeaux I, 43 p.
- Cotte, C., 1905. *Considérations sur le Paléolithique de Provence*, in: Premier Congrès Préhistorique de France. 1905, Session de Périgueux, p. 151–158.
- Cotte, C., 1906. *La Provence avant l'histoire*, in: Congrès des Sociétés Savantes de Provence. Comptes rendus et mémoires, 31 juillet-2 août 1906, Marseille, p. 151–158.

- Couchoud, I., 2006. *Etude pétrographique et isotopique des spéléothèmes du sud-ouest de la France formés en contexte archéologique : Contribution à la connaissance des paléoclimats régionaux du stade isotopique 5*. Thèse de doctorat. Université Sciences et Technologies - Bordeaux I, 346 p.
- Couchoud, I., 2008. Les spéléothèmes, archives des variations paléoenvironnementales. *Quaternaire*, 19, 4, p. 255–274.
- Couchoud, I., Genty, D., Hoffmann, D., Drysdale, R., Blamart, D., 2009. Millennial-scale climate variability during the Last Interglacial recorded in a speleothem from south-western France. *Quaternary Science Reviews*, 28, p. 3263–3274.
- Coumont, M.-P., 2006. *Taphonomie préhistorique : mammifères fossiles en contexte d'ovens pièges. Apport pour l'étude des archeofaunes*. Thèse de doctorat. Université d'Aix-Marseille I, formation doctorale : Espaces, cultures, sociétés, Aix-en Provence, 513 p.
- Coutil, L., 1905. Similitude de certaines stations paléolithiques de la Dordogne, de la Charente, du Maconnais et de l'Eure. *Congrès Préhistorique de France*, p. 172–173.
- Cramer, B., 2002. *Morphometrische Untersuchungen an quartären Pferden in Mitteleuropa*. Thèse de doctorat. *Diss. Geowissenschaftl. Fak. Eberhard-Karls-Univ.*, Tübingen, 251 p.
- Crégut-Bonnoure, E., 1979. *La faune de mammifères du Pléistocène moyen de la Caune de l'Arago à Tautavel, Pyrénées Orientales*. Thèse de doctorat. Université de Provence, Marseille, 380 p.
- Crégut-Bonnoure, É., 1980. *Equus mosbachensis tautavelensis* nov. subsp., un nouvel equidae (*mammalia, perissodactyla*) du gisement pléistocène moyen anté-rissien de la Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées-orientales, France). *Géobios* 13, 121–127.
- Crégut-Bonnoure, E., 2002. *Les Ovibovini, Caprini et Ovini (Mammalia, Artiodactyla, Bovidae, Caprinae) du Plio-Pléistocène d'Europe : systématique, évolution et biochronologie*. Thèse de doctorat. Université Claude Bernard Lyon 1, 429 p.
- Croitor, R., Bonifay, M.-F., Brugal, J.-P., 2008. Systematic revision of the endemic deer *Haplodoceros* n. gen. *mediterraneus* (Bonifay, 1967) (*Mammalia, Cervidae*) from the Middle Pleistocene of Southern France. *Paläontologische Zeitschrift*, 82, p. 325–346.

Croll, J., 1864. On the physical cause of the change of climate during geological epochs. *The London, Edinburgh, and Dublin Philosophical Magazine and Journal of Science* XXVIII, 4th series, p. 121–137.

Cucchi, T., 2005. *Le commensalisme de la souris et les sociétés néolithiques méditerranéennes*. Thèse de doctorat. Museum d'Histoire naturelle, archéologie environnementale, Paris, 289 p.

Cuvier, G., 1812. *Recherches sur les ossements fossiles de quadrupèdes : où l'on rétablit les caractères de plusieurs espèces d'animaux que les révolutions du globe paraissent avoir détruites*. De-terville, Paris, 682 p.

D

Dahlberg, A.A., Kinzey, W., 1962. Etude microscopique de l'abrasion et de l'attrition sur la surface des dents. *Bulletin du Groupement International pour la Recherche Scientifique en Stomatologie*, 5, p. 242–251.

Dam, J.K.L., Crumley, B., Gibson, H., 1995. Ancient Hoofbeats. In Tibet, a missing link in equine evolution ? *Time magazine* vol 146, n°22.

Damuth, J., MacFadden, B.J., 1990. *Body size in mammalian paleobiology : estimation and biological implications*. Cambridge University Press, Cambridge, 397 p.

D'Andrade, R., 1937. *Les chevaux du Sorraia.*, in: Comptes Rendus Du XIIe Congrès International de Zoologie. Lisbonne, 1935.

Dansgaard, W., Clausen, H.B., Gundestrup, N., Hammer, C.U., Johnsen, S.F., Kristinsdottir, P.M., Reeh, N., 1982. A New Greenland Deep Ice Core. *Science*, 218, 4579, p. 1273–1277.

Dansgaard, W., Johnsen, S.J., Clausen, H.B., Dahl-Jensen, D., Gundestrup, N.S., Hammer, C.U., Hvidberg, C.S., Steffensen, J.P., Sveinbjornsdottir, A.E., Jouzel, J., 1993. Evidence for general instability of past climate from a 250-kyr ice-core record. *Nature*, 364, p. 218–220.

- Darwin, C., 1859. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. John Murray, London, 502 p.
- Daujeard, C., 2008. *Exploitation du milieu animal par les Néanderthaliens dans le Sud-Est de la France*. Thèse de doctorat. Université Lumière, Lyon 2, Lyon, 397 p.
- Daujeard, C., Moncel, M.-H., Rivals, F., Fernandez, P., Aureli, D., Auguste, P., Bocherens, H., Crégut-Bonnoure, É., Debard, E., Liouville, M., 2011. Quel type d'occupation pour l'ensemble F de Payre (Ardèche, France) ? Halte de chasse spécialisée ou campement de courte durée ? Un exemple d'approche multi disciplinaire, *in*: Bon, F., Costamagno, S., Valdeyron, N. (Eds.), *Haltes de Chasse En Préhistoire. Quelles Réalités Archéologiques ? Actes du colloque international du 13 au 15 mai 2009, P@lethnologie, Toulouse II, Le Mirail*, p. 77–101.
- Daura, J., Sanz, M., Julià, R., García-Fernández, D., Fornós, J.J., Vaquero, M., Allué, E., López-García, J.M., Blain, H.A., Ortiz, J.E., Torres, T., Albert, R.M., Rodríguez-Cintas, À., Sánchez-Marco, A., Cerdeño, E., Skinner, A.R., Asmeron, Y., Polyak, V.J., Garcés, M., Arnold, L.J., Demuro, M., Pike, A.W.G., Euba, I., Rodríguez, R.F., Yagüe, A.S., Villaescusa, L., Gómez, S., Rubio, A., Pedro, M., Fullola, J.M., Zilhão, J., 2015. Cova del Rinoceront (Castelldefels, Barcelona): a terrestrial record for the Last Interglacial period (MIS 5) in the Mediterranean coast of the Iberian Peninsula. *Quaternary Science Reviews*, 114, p. 203–227.
- David, P., 1956. *Les gisements de la Chaise de Vouthon (Charente)*, *in*: Congrès Préhistorique de France, XV^e Session. Poitiers-Angoulême, p. 148–154.
- David, P., Guillien, Y., 1953. Station de la Chaise : le site et les fouilles de la Chaise. *Bulletin de la Société archéologique et historique de Charente*, 20 p.
- David, P., Prat, F., 1962. Sur la présence d'un cheval de grande taille dans certains horizons moustériens de la station de la Chaise de Vouthon (Charente). *Supplément au Bulletin de la Société Archéologique et Historique de la Charente*, n° 7, p. 63–76.
- David, P., Prat, F., 1965. Considérations sur les faunes de la Chaise (commune de Vouthon, Charente), Abris Suard et Bourgeois-Delaunay. *Bulletin de l'Association française pour l'étude du quaternaire*, 3–4, p. 222–232.

- David, F., Farizy, C., Jaubert, J., 1994. *Hommes et bisons du Paléolithique moyen à Mauran (Haute-Garonne)*. Suppléments à Gallia Préhistoire. Editions du CNRS, 272 p.
- Davis, S.J.M., 1981. The Effects of Temperature Change and Domestication on the Body Size of Late Pleistocene to Holocene Mammals of Israel. *Paleobiology*, 7, p. 101–114.
- Davis, M.B., Shaw, R.G., 2001. Range Shifts and Adaptive Responses to Quaternary Climate Change. *Science*, 292, p. 673–679.
- Debénath, A., 1965. *Recherches sédimentologiques sur le remplissage des grottes-abris de la Chaise de Vouthon (Charente)*. Thèse de doctorat de troisième cycle. Université de Bordeaux, 165 p.
- Debénath, A., 1974a. *Recherches sur les terrains quaternaires charentais et les industries qui leurs sont associées*. Thèse de doctorat d'Etat. Université de Bordeaux I, 678 p.
- Debénath, A., 1974b. Position stratigraphique des restes humains antéwürmiens de Charente. *Bulletins et mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, 1, p. 417–426.
- Debénath, A., 1986. L'occupation humaine dans la vallée de la Tardoire au cours de l'avant-dernier glaciaire et du dernier interglaciaire, in: *Relations Entre Les Variations Des Paléomilieux, Le Peuplement Préhistorique et l'occupation Du Sol*. Colloque du Comité français de l'INQUA, Talence, 3-4 mars 1986, 1 p.
- Debénath, A., 2010. Les grottes de la Chaise-de-Vouthon (Charente), in: Buisson-Catil, J., Primault, J. (Eds.), *Préhistoire Entre Vienne et Charente : Hommes et Sociétés Du Paléolithique*, Mémoire. Association des publications chauvinoises, Chauvigny, p. 57–69.
- Debénath, A., Delpech, F., Geneste, J.-M., Rigaud, J.-P., Texier, J.-P., 1991. *Nouvelles recherches à La Micoque, Dordogne, France*. Résumé du Colloque commémoratif international de Miskolc (Hongrie), 5 p.
- Debénath, A., Rigaud, J.-P., 1992. *Rapport sur les fouilles effectuées à La Micoque (Dordogne), Campagne 1990 - 1992*.

- Debénath, A., Duport, L., 1971. *Os travaillés du Paléolithique ancien et moyen de la Charente*, in: Actes Du 25e Congrès Des Sociétés Savantes Du Centre-Ouest. Bulletins et mémoires de la Société archéologique et historique de la Charente, Angoulêmes, p. 189–202.
- Deconinck, J.-F., 2006. *Paléoclimats : l'enregistrement des variations climatiques*. Vuibert, Société géologique de France, Paris, 198 p.
- Defleur, A., 1981. *Rigabe (Artigues, Var)*. Rapport de fouilles programmées. LGQ-CNRS/LAP-MO, Marseille, 15 p.
- Defleur, A., 1984. *Rigabe (Artigues, Var)*. Rapport de fouilles programmées. LGQ-CNRS/LAP-MO, Marseille/Aix en Provence, 16 p.
- Defleur, A., 1985. *Rigabe (Artigues, Var)*. Rapport de fouilles programmées. LGQ-CNRS/LAP-MO, Marseille/Aix en Provence, 21 p.
- Defleur, A., 1986. Découverte d'un humérus de boeuf aménagé dans le moustérien de la grotte de Rigabe (Artigues, Var). *Travaux du Laboratoire d'anthropologie et de préhistoire des pays de la Méditerranée occidentale (LAPMO)*, 3, p. 2–6.
- Defleur, A., 1988. Contribution à la connaissance de l'industrie osseuse du Paléolithique moyen. *Bulletin de la Société préhistorique française*, 85, p. 138–140.
- Defleur, A., Crégut-Bonnoure, E., 1995. *Le gisement paléolithique moyen de la grotte des Cèdres (Var)*, Documents d'archéologie française. Editions de la Maison des sciences de l'homme, 182 p.
- Delagnes, A., 1992. *L'organisation de la production lithique au Paléolithique moyen. Approche technologique à partir de l'étude des industries de La Chaise-de-Vouthon (Charente)*. Thèse de doctorat. Université de Paris X, 386 p.
- Delagnes, A., Tournepiche, J.-F., Armand, D., Desclaux, E., Diot, M.-F., Ferrier, C., Le Fillâtre, V., Vandermeersch, B., 1999. Le gisement Pléistocène moyen et supérieur d'Artenac (Saint-Mary, Charente) : premier bilan interdisciplinaire. *Bulletin de la Société préhistorique française*, 96, p. 469–496.

- Delagnes, A., Féblot-Augustins, J., Meignen, L., Park, S.-J., 2006. L'exploitation des silex au Paléolithique moyen dans le Bassin de la Charente : qu'est-ce qui circule, comment... et pourquoi ? *Bulletin de liaison et d'information de l'Association des Archéologues de Poitou-Charentes*, 35, p. 15–24.
- Delpech, F., 1972. *Recherches paléontologiques concernant quelques gisements du magdalénien VI stations de la gare de Couze (Dordogne), du Morin (Gironde) et de Duruthy (Landes)*. Thèse de doctorat. Université de Bordeaux I, 202 p.
- Delpech, F., 1983. *Les Faunes du Paléolithique Supérieur Dans le Sud-Ouest de la France*, Cahiers du quaternaire, 6. Editions du CNRS, Paris, 453 p.
- Delpech, F., 1984. La Ferrassie : Carnivores, Artiodactyles et Périssodactyles., in: Delporte, H. (Ed.), *Le Grand Abri de La Ferrassie*. Etudes quaternaires, 7, pp. 61–89.
- Delpech, F., 1989. Les grands mammifères de la grotte de Vaufrey à l'exception des Ursidés, in: Rigaud, J.-P. (Ed.), *La grotte Vaufrey à Cenac et Saint-Julien (Dordogne): paleoenvironnements, chronologie et activités humaines*. Société Préhistorique Française, Paris, pp. 213–290.
- Delpech, F., 1999. La chasse au Bison dans le sud-ouest de la France au cours du Würm : choix humain ou contraintes pléistocènes ?, in: Brugal, J.-P., David, F., Enloe, J.G., Jaubert, J. (Eds.), *Le Bison : Gibier et Moyen de Subsistance Des Hommes Du Paléolithique Aux Paléoindiens Des Grandes Plaines*. APDCA éditions, Antibes, pp. 63–84.
- Delpech, F., Le Tensorer, J.-M., Pineda, R., Prat, F., 1978. Un nouveau gisement du Pleistocène moyen : Camp-de-Peyre à Sauveterre-la-Lémance (Lot-et-Garonne). *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 286, p. 1101–1103.
- Delpech, F., Prat, F., 1980. Les grands mammifères Pléistocènes du Sud-Ouest de la France, in: *Problèmes de Stratigraphie Quaternaire En France et Dans Les Pays Limitrophes*, Bulletin de l'Association Française Pour l'étude Du Quaternaire. Association française pour l'étude du quaternaire, Paris, pp. 268–297.
- Delpech, F., Prat, F., 1995. Nouvelles observations sur les faunes acheuléennes de Combe-Grenal (Domme, Dordogne). *PALEO*, 7, p. 123–137.

- Delpech, F., Geneste, J.-M., Rigaud, J.-P., Texier, J.-P., 1995. Les industries antérieures à la dernière glaciation en Aquitaine septentrionale. Chronologie, paléoenvironnements, technologie, typologie et économie de subsistance, in: Gabori, M. (Ed.), *Les Industries à Pointes Foliacées d'Europe Centrale*. Actes du Colloque de Miskolc, Paléo, 1, SAMRA, Les Eyzies, p. 133–163.
- Deng, T., 2006. Neogene Rhinoceroses of the Linxia Basin (Gansu, China), in: Maul, L.C., Kahlke, R.-D., Meyrick, R.A. (Eds.), *Late Neogene and Quaternary Biodiversity and Evolution: Regional Developments and Interregional Correlations*. Courier Forschungsinstitut Senckenberg, Berlin, pp. 43–56.
- Deng, T., 2008. Comparison between woolly rhino forelimbs from Longdan, Northwestern China and Tologoi, Transbaikalian region. *Quaternary International*, 179, p. 196–207.
- Deng, T., Wang, X., Fortelius, M., Li, Q., Wang, Y., Tseng, Z.J., Takeuchi, G.T., Saylor, J.E., Säilä, L.K., Xie, G., 2011. Out of Tibet: Pliocene woolly rhino suggests high-plateau origin of Ice Age megaherbivores. *Science*, 333, p. 1285–1288.
- Dennell, R., Roebroeks, W., 1996. The earliest colonization of Europe: the short chronology revisited. *Antiquity*, 70, p. 535–42.
- Denton, G.H., Alley, R.B., Comer, G.C., Broecker, W.S., 2005. The role of seasonality in abrupt climate change. *Quaternary Science Reviews*, 24, p. 1159–1182.
- Desmarest, A.G., 1822. *Mammalogie ou description des espèces de mammifères*. *Encyclopédie Méthodique par une société de gens de lettres, de savans et d'Artistes, contenant les ordres des rongeurs, des édentés, des pachydermes, des ruminans et des cétacés*. Paris.
- Desclaux, E., Defleur, A., 1997. Étude préliminaire des micromammifères de la Baume Moula-Guercy à Soyons (Ardèche, France). Systématique, biostratigraphie et paléoécologie. *Quaternaire*, 8, p. 213–223.

- Desclaux, E., El Hazzazi, N., Vilette, P., Dubar, M., 2008. Le contexte environnemental des occupations humaines. L'apport de la microfaune, des restes aviaires et de la malacofaune, *in*: Moncel, M.-H. (Ed.), *Le Site de Payre. Occupations Humaines Dans La Vallée Du Rhône à La Fin Du Pléistocène Moyen et Au Début Du Pléistocène Supérieur*, Mémoires de La Société Préhistorique Française. Société Préhistorique Française, Paris, p. 91–105.
- Desnoyers, J., 1829. Observations sur un ensemble de dépôts marins plus récents que les terrains tertiaires du bassin de la Seine, et pouvant constituer une Formation géologique distincte ; précédées d'un aperçu sur la non simultanité des bassins tertiaires. *Annales des sciences naturelles*, 16, p. 171–214.
- Dessart, C., 2001. *Etude de la faune de la grotte de Rigabe (Var) (Fouilles E. Bonifay)*. Mémoire de D. E. A.. Aix-Marseille I-Université de Provence, 225 p.
- Discamps, E., 2011a. *Hommes et hyènes face aux recompositions des communautés d'Ongulés (MIS 5-3) : Eléments pour un cadre paléoécologique des sociétés du Paléolithique moyen et supérieur ancien d'Europe de l'Ouest*. Thèse de doctorat. Université de Bordeaux I, 437 p.
- Discamps, E., 2011b. Discamps E. (2011) - Hommes et hyènes face aux recompositions des communautés d'Ongulés (MIS 5-3) : éléments pour un cadre paléoécologique des sociétés du Paléolithique moyen et supérieur ancien de l'Europe de l'Ouest. *Bulletin de la Société préhistorique française*, 109, p. 349–351.
- Discamps, E., 2011c. La place du Rhinocéros dans le régime alimentaire des hyènes à Camiac (Gironde, France) et ses implications pour la compétition avec les derniers néandertaliens, *in*: Brugal, J.-P., Gardeisen, A., Zucker (Eds.), *Prédateurs dans tous leurs états. Evolution, biodiversité, interactions, mythes, symboles*. XXXIe rencontres internationales d'archéologie et d'histoire d'Antibes, Editions APDCA, Antibes, 2011, pp. 33–48.
- Donard, E., 1982. *Recherches sur les léporidés quaternaires (Pleistocène moyen et supérieur, Holocène)*. Thèse de doctorat. Université de Bordeaux I. Institut du Quaternaire, Bordeaux, 161 p.
- Drees, M., 2005. Sexual dimorphism in Pleistocene *Bison priscus* (Mammalia, Bovidae) with a discussion on the position of *Bison schoetensacki*. *Senckenbergiana lethaea*, 85, p. 153–157.

Drennan, R.D., 2010. *Statistics for archaeologists : a common sense approach, Interdisciplinary contributions to archaeology*. Plenum Press editions, New York-Londres, 333 p.

Duncan, P.B., 1992. *Horses and grasses: the nutritional ecology of equids and their impact on the Camargue*. Springer-Verlag, New York, 287 p.

E

Ecker, M., Bocherens, H., Julien, M.-A., Rivals, F., Raynal, J.-P., Moncel, M.-H., 2013. Middle Pleistocene ecology and Neanderthal subsistence: Insights from stable isotope analyses in Payre (Ardèche, southeastern France). *Journal of Human Evolution*, 65, p. 363–373.

Eisenmann, V., 1979. Les métapodes d'*Equus sensu lato* (Mammalia, Périssodactyla). *Géobios*, 12, p. 863–886.

Eisenmann, V., 1980. *Les chevaux (Equus sensu lato) fossiles et actuels: crânes et dents jugales supérieures*, Cahiers de Paléontologie. Éditions du Centre national de la recherche scientifique, Paris, 186 p.

Eisenmann, V., 1984. Sur quelques caractères adaptatifs du squelette d'*Equus* et leurs implications paléoécologiques. *Bulletin du muséum d'Histoire Naturelle*, 2, p. 185–195.

Eisenmann, V., 1988. Tentative typology and biostratigraphy of some middle and late pleistocene western european horses. In *Quaternario*, 1, p. 103–109.

Eisenmann, V., 1991a. Les chevaux quaternaires européens (Mammalia, Perissodactyla). Taille, typologie, biostratigraphie et taxinomie. *Geobios*, 24, p. 747–759.

Eisenmann, V., 1991b. Proportions squelettiques de Chevaux quaternaires et actuels. *Géobios*, 13, p. 25–32.

- Eisenmann, V., 1998a. Quaternary horses: possible candidates to domestication, in: *The Horse : Its Domestication, Diffusion and Role in Past Communities*. ABACO Edizioni, Proceedings of the XIII International Congress of Prehistoric and Protohistoric Sciences, Forli, Italia, 8-14 September 1996, pp. 27–36.
- Eisenmann, V., 1998b. Folivores et tondeurs d’herbe: Forme de la symphyse mandibulaire des équidés et des tapiridés (*Perissodactyla*, *Mammalia*). *Geobios*, 31, p. 113–123.
- Eisenmann, V., 2006. Pliocene and Pleistocene Equids : palaeontology versus molecular biology, in: Maul, L.C., Mazza, P.P.A., Kahlke, R.D. (Eds.) : *Late Neogene and Quaternary Biodiversity and Evolution : Regional Developments and Interregional Correlations*. Courier Forschungsinstitut Senckenberg, Proceedings volume of the 18th International Senckenberg Conference ,(VI International Palaeontological Colloquium in Weimar), 25th-20th April 2004, pp. 71–89.
- Eisenmann, V., 2010. *L’évolution des Equidés, Études mongoles et sibériennes, centrasiatiques et tibétaines* [En ligne]. <http://emscat.revues.org/index1542.html> 41 | 2010.
- Eisenmann, V., Guérin, C., 1984. Morphologie fonctionnelle et environnement chez les périssodactyles. *Géobios*, 8, p. 69–74.
- Eisenmann, V., Crégut-Bonnoure, É., Moigne, A.-M., 1985. *Equus mosbachensis* et les grands chevaux de la Caune de l’Arago et de Lunel-Viel : crâniologie comparée. *Bulletin du muséum d’Histoire Naturelle*, p. 157–173.
- Eisenmann, V., Beckouche, S., 1986. Identification and Discrimination of Metapodials from Pleistocene and Modern Equus, Wild and Domestic. *Beihefte zum Tübinger Atlas des Vorderen Orients. Reihe A, Naturwissenschaften*, 19, 1, p. 117–163.
- Eisenmann, V., David, F., 1990. Les chevaux des niveaux XI et Xb-c de la grotte du renne à Arcy-sur-Cure (Yonne), in: *Paléolithique Moyen Récent et Paléolithique Supérieur Ancien En Europe*. Mémoires du Musée de Préhistoire d’Ile-de-France, Colloque international de Nemours, 9-11 mai 1988, p. 325–328bis.

- Eisenmann, V., David, F., 1994. Le Cheval de Mauran (Haute-Garonne) : stade de transition évolutive entre *Equus taubachensis* et *E. germanicus* ? In : Farizy C., David F., Jaubert J. et col-lab. *Hommes et bisons du paléolithique moyen à Mauran*, Haute-Garonne Gallia préhistoire. XXXe supplément, CNRS Paris., p. 41–46.
- Eisenmann, V., David, F., Brugal, J.-P., 2002. Evaluation de la taille et du poids chez les Equidés et les Bovinés, et de leurs changements au cours du Quaternaire., *in*: Colloque International Q3. *Evénements rapides, Instabilités, Changements culturels au Quaternaire*, MMSH, Aix-en-Provence, 24-26 janvier 2002.
- Eisenmann, V., Mashkour, M., 2005. Chevaux de Botai, chevaux récents et souches possibles de domestication, *in*: Gardeisen, A. (Ed.), *Les Equidés Dans Le Monde Méditerranéen Antique*. Edition de l'association pour le développement de l'archéologie en Languedoc-Roussillon, Athènes, 26-28 novembre 2003, pp. 41–48.
- Eldrett, J.S., Harding, I.C., Wilson, P.A., Butler, E., Roberts, A.P., 2007. Continental ice in Greenland during the Eocene and Oligocene. *Nature*, 446, p.176–179.
- El Hazzazi, N., 1998. *Paléoenvironnement et chronologie des sites du Pélisocène moyen et supérieur : Orgnac 3, Payre et l'abri des Pêcheurs (Ardèche, France) d'après l'étude des rongeurs*. Thèse de doctorat. Museum national d'histoire naturelle, institut de paléontologie humaine, Paris, 246 p.
- Elias, S.A., Corcker, B., 2008. The Bering Land Bridge: a moisture barrier to the dispersal of steppe tundra biome ? *Quaternary Science Reviews*, 27, p. 2473–2483.
- Elliot, M., Labeyrie, L., Duplessy, J.-C., 2002. Changes in North Atlantic deep-water formation associated with the Dansgaard–Oeschger temperature oscillations (60–10 ka). *Quaternary Science Reviews*, Decadal-to-Millennial-Scale Climate Variability, 21, 10, p. 1153–1165.
- Emiliani, C., 1955. Pleistocene temperatures. *Journal of Geology*, 63, p. 538–578.
- Enjalbert, H., 1947. Le karst de la Rochefoucauld (Charente). *Annales de Géographie*, 56, p. 104– 124.

EPICA c. m., 2004. Eight glacial cycles from an Antarctic ice core. *Nature*, 429, 6992, p. 623–628.

Escalon de Fonton, M., Lumley (de), H., 1960. Le Paléolithique moyen de la grotte de Rigabe (Artigues, Var). *Gallia préhistoire*, 3, p. 1–46.

Escarguel, G., 2008. *Macroécologie en temps profond : motifs, rythmes et modalités des changements de biodiversité à l'échelle des temps géologiques*. Mémoire d'Habilitation à Diriger des Recherches. Université Claude Bernard Lyon 1 Laboratoire « Paléoenvironnements & Paléobiosphère », UMRCNRS 5125 Lyon, 430 p.

F

Faivre, J.-P., 2011. *Organisation techno-économique des systèmes de production dans le Paléolithique moyen récent du nord-est aquitain*. BAR International Series, 2280, 244 p.

Faivre, J.-P., Discamps, E., Lahaye, C., Lenoble, A., Royer, A., 2015. *Combe-Grenal (Domme, Dordogne)*, 81 p.

Falconer, H., 1868. *Palaeontological memoirs and notes*. London, 675 p.

Falguères, C., Bahain, J.-J., Saleki, H., 1997. U-Series and ESR Dating of Teeth from Acheulian and Mousterian Levels at La Micoque (Dordogne, France). *Journal of Archaeological Science*, 24, p. 537–545.

Falguères, C., Shao, Q., Han, F., Bahain, J.J., Richard, M., Perrenoud, C., Moigne, A.M., Lumley (de), H., 2015. New ESR and U-series dating at Caune de l'Arago, France: A key-site for European Middle Pleistocene. *Quaternary Geochronology*, LED14 Proceedings 30, Part B, p. 547–553.

Farizier, F., 1981. Recherches paléobotaniques sur les tufs du Sud de la France : Montpellier, vallées de la Vis et du Tarn. *Paléobiologie continentale*, 12, p. 53–72.

- FAUNMAP Working Group, Graham, R.W., Lundelius, E.L., Graham, M.A., Schroeder, E.K., Toomey, R.S., Anderson, E., Barnosky, A.D., Burns, J.A., Churcher, C.S., Grayson, D.K., Guthrie, R.D., Harington, C.R., Jefferson, G.T., Martin, L.D., McDonald, H.G., Morlan, R.E., Semken, H.A., Webb, S.D., Werdelin, L., Wilson, M.C., 1996. Spatial Response of Mammals to Late Quaternary Environmental Fluctuations. *Science*, 272, p. 1601–1606.
- Fauquette, S., Suc, J.-P., Jiménez-Moreno, G., Micheels, A., Jost, A., Favre, E., Bachiri-Taoufiq, N., Bertini, A., Clet-Pellerin, M., Diniz, F., Farjanel, G., Feddi, N., Zheng, Z., 2007. Latitudinal climatic gradients in the Western European and Mediterranean regions from the Mid-Miocene (c. 15 Ma) to the Mid-Pliocene (c. 3.5 Ma) as quantified from pollen data, *in*: Williams, M., Haywood, M., Gregory, A.M., Schmidt, D.N. (Eds.), *deep-time perspectives on climate change: marrying the signal from computer models and biological proxies*, The Micropalaeontological Society, Special Publications. The Geological Society, Londres, p. 481–502.
- Faure, M., Guérin, C., 1983. Le *Sus scrofa* (mammalia, artiodactylea, suidae) du gisement pleistocène supérieur de Jaurens, à Nespouls, Corrèze, France. *Nouvelles archives du Museum d'Histoire Naturelle de Lyon*, 21, p. 45–63.
- Fernandez, P., 2001. *Étude paléontologique et archéozoologique des niveaux d'occupations moustériens au Bau de l'Aubesier (Monieux, Vaucluse): implications biochronologiques et paléthnologiques*. Thèse de doctorat. Université Claude Bernard, Lyon, 286 p.
- Fernandez, P., 2006. *Étude paléontologique des Ongulés du gisement moustérien du Bau de l'Aubesier, Vaucluse, France : morphométrie et contexte biochronologique*. UFR des sciences de la terre, Université Claude Bernard-Lyon 1, Villeurbanne, 231 p.
- Fischer (von Waldheim), G., 1808. *Programme d'invitation a la séance publique de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*. Moscou, 19-20 p.
- Fischer (von Waldheim), G., 1814. *Volumen Tertium. Quadrupedum reliquorum, Cetorum et Monotrymatum descriptionem continens, Zoognosia tabulis synopticis illustrata*. Nicolai Sergeidis Vsevolozsky, Mosquae, 732 p.
- Fleming, T.H., 1973. Numbers of Mammal Species in North and Central American Forest Communities. *Ecology*, 54, p. 555–563.

- Flerow, K.K., 1969. Die Bison-Reste aus den Kiesen von Sussenborn bei Weimar. *Paläontologische Abhandlungen*, 3, p. 489–520.
- Flerow, K.K., 1975. Die Bison reste aus den Travertinen von Weimar-Ehrigsdorf. *Paläontologische Abhandlungen*, 23, p. 171–199.
- Flerow, K.K., 1979. Systematic and evolution, in: Sokolov, V.E. (Ed.), *European Bison Morphology, Systematics, Evolution, Ecology.*, USSR Academy of Sciences, Soviet Comitee for the UNESCO Program MAB. Nauka, Moscow, pp. 9–127.
- Fligner, M.A., 1984. A Note on Two-Sided Distribution-Free Treatment versus Control Multiple Comparisons. *Journal of the American Statistical Association*, 79, p. 208–211.
- Forbes, E., 1846. On the connexion between the distribution of the existing fauna and flora of the British Isles and the geographical changes which have affected their area, especially during the epoch of the Northern Drift. *Great Britain Geological Survey Memoir*, 1, p. 336–432.
- Foronova, I., 2006. Late quaternary equids (genus *Equus*) of South-western and Southcentral Siberia., in: Mashkour, M. (Ed.), *Equids in Time and Space, Papers in Honour of Véra Eisenmann.* Proceedings of the 9th conference of the International Council of Archaeozoology, Oxbow Books, Oxford, Durham, Août 2002, pp. 20–30.
- Forsten, A., 1986. A review of the Süssenborn Horses and the origin of *Equus hydruntinus* Regalia. *Quartärpaläontologie*, 6, p. 43–52.
- Forsten, A., 1988. Middle Pleistocene replacement of stenoroid horses by caballoid horses – ecological implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, Elsevier Science Publisher B.V. 65, p. 23–33.
- Forsten, A., 1990. Old world « Asses ». *Quartärpaläontologie* 8, 71–78.
- Forsten, A., 1993. Size decrease in Late Pleistocene-Holocene caballoid horses (genus *Equus*), intra-or interspecific evolution? A discussion of alternatives. *Quaternary International*, 19, p. 71–75.

- Forsten, A., 1996. The Pleistocene horses from Achenheim, near Strasbourg (Alsace, France), and a comparison with contemporaneous finds. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 201, p. 163–178.
- Forsten, A., 1999a. A review of *Equus stenonis* Cocchi (Perissodactyla, Equidae) and related forms. *Quaternary Science Reviews*, 18, p.1373–1408.
- Forsten, A., 1999b. The horses (genus *Equus*) from the Middle Pleistocene of Steinheim, Germany, in: Haynes, G., Klimowicz, J., Reumer, J.W.F. (Eds.), *Mammoths and the Mammoth Fauna : Studies of an Extinct Ecosystem*. DEINSEA 6, pp. 147–154.
- Forsten, A., Ziegler, R., 1995. The horses (Mammalia, Equidae) from the early Würmian of Villa Seckendorff, StuttgartBad Cannstadt, Germany. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Series B (Geologie und Paläontologie)* 224, p. 1–22.
- Forsten, A., Moigne, A.-M., 1998. The horse from the middle Pleistocene of Orgnac-3 (Ardeche, France). *Association Française pour l'Etude du Quaternaire*, 4, n° sp.: Faune et Archeologie, Tautavel, 5-7 juin 1997 9, p. 315–324.
- Fortelius, M., 1982. Ecological aspects of dental functional morphology in the Plio-Pleistocene rhinoceroses of Europe, in: Kurtén, B. (Ed.), *Teeth: Form, Function and Evolution*. Cambridge University Press, New York, pp. 163–181.
- Fortelius, M., 1985. Ungulate cheek teeth: developmental, functional, and evolutionary interrelations. *Acta zoologica Fennica*, 180, p. 1–76.
- Fortelius, M., Mazza, P.P.A., Sala, B., 1993. *Stephanorhinus (mammalia: rhinocerotidae)* of the western European Pleistocene, with a revision of *S. etruscus* (Falconer, 1868). *Palaeontographia italica : raccolta di monografie paleontologiche*, p. 63–115.
- Fortelius, M., Kappelman, J., 1993. The largest land mammal ever imagined. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 107, p. 85–101.
- Fortelius, M., Solounias, N., 2000. Functional characterization of ungulate molars using the abrasion-attrition wear gradient: a new method for reconstructing paleodiets. *American Museum Novitates*, p. 1–36.

- Fosse, P., 1994a. *Taphonomie Paléolithique : les grands mammifères de Soleilhac (Haute-Loire) et de Lunel-Viel 1 (Hérault)*. Thèse de doctorat. Université de Provence, Aix-Marseille I, 257 p.
- Fosse, P., 1994b. L'hyène des cavernes comme agent d'accumulation des ossements à Lunel-Viel 1 (Hérault, France) : observations préliminaires, *in: Outillage Peu Élaboré En Os et Bois de Cervidés*. IV, Taphonomie - Bone Modification : 6e Table Ronde, Editions du CERDAC, Treignes, p. 91–96.
- Fosse, P., 1996. La grotte n° 1 de Lunel-Viel (Hérault, France) : Repaire d'hyènes du Pléistocène moyen. Etude taphonomique du matériel osseux. *PALEO*, 8, p. 47–79.
- Fourvel, J.-B., 2012. *Hyénidés modernes et fossiles d'Europe et d'Afrique : taphonomie comparée de leurs assemblages osseux*. Thèse de doctorat. Université Toulouse le Mirail - Toulouse II, 597 p.
- Fourvel, J.-B., Brugal, J.-P., Fosse, P., Tournepicte, J.F., Crégut-Bonnoure, E., 2012. Consumption of Ungulate long bones by Pleistocene Hyaenas: a comparative study. *Journal of taphonomy*, 10, p. 239–263.
- Fourvel, J.-B., Fosse, P., Fernandez, P., Antoine, P.-O., 2015. Large mammals of Fouvent-Saint-Andoche (Haute-Saône, France): a glimpse into a Late Pleistocene hyena den. *Geodiversitas*, 37, p. 237–266.
- Freudenberg, W., 1910. *Die Säugetierfauna des Pliocäns und Postpliocäns von Mexiko*. Jena.
- Freudenberg, W., 1911. Beiträge zur Gliederung des Quartärs von Weinheim an der Bergstrasse, Mauer bei Heidelberg, Jockgrim in der Pfalz u.a.m. und seine Bedeutung für den Bau der Oberrheinischen Tiefebene, Notizblatt des Vereins für Erdkunde und der Grossherzogl. Geol. Landesanstalt zu Darmstadt, IV. ed. Darmstadt, p. 76-149.
- Fyfe, R.M., Beaulieu, J.-L., Binney, H., Bradshaw, R.H.W., Brewer, S., Flao, A., Finsinger, W., Gaillard, M.-J., Giesecke, T., Gil-Romera, G., Grimm, E.C., Huntley, B., Kunes, P., Kühl, N., Leydet, M., Lotter, A.F., Tarasov, P.E., Tonkov, S., 2009. The European Pollen Database: past efforts and current activities. *Veget Hist Archaeobot*, 18, p. 417–424.

G

- Garralda, M.D., Vandermeersch, B., 2000a. Les Néandertaliens de la grotte de Combe-Grenal (Domme, Dordogne, France). *PALEO*, 12, p. 213–259.
- Garralda, M.D., Giacobini, C., Vandermeersch, B., 2005. Cut marks on the Neandertals from Combe-Grenal and Marillac (France). A SEM analysis. *L'Anthropologie*, XLIII, 2-3, p. 251–271.
- Garralda, M.D., Maureille, B., Pautrat, Y., Vandermeersch, B., 2008. La molaire d'enfant néandertalien de Genay (Côte-d'Or, France). Réflexions sur la variabilité dentaire des Néandertaliens. *PALEO*, 20, p. 89–100.
- Garrigou, F., 1865. *Étude comparative des alluvions quaternaires anciennes et des cavernes à ossements des Pyrénées et de l'Ouest de l'Europe, au point de vue géologique, paléontologique et anthropologique*. Delboy, Toulouse, 56 p.
- Gaudzinski-Windheuser, S., Kindler, L., 2012. Research perspectives for the study of Neandertal subsistence strategies based on the analysis of archaeozoological assemblages. *Quaternary International*, The Neanderthal Home: spatial and social behaviours, 247, p. 59–68.
- Gee, H.E., 1990. *Bovidae from the Pleistocene of Britain*. Ph.D. thesis. University of Cambridge.
- Gee, H., 1993. The distinction between postcranial bones of *Bos primigenius* Bojanus, 1827 and *Bison priscus* Bojanus, 1827 from the British pleistocene and the taxonomic status of *Bos* and *Bison*. *Journal of Quaternary Science*, 8, p. 79–92.
- Geikie, J., 1877. *The great ice age, and its relation to the antiquity of man*. D. Appleton & Co, New York.
- Geist, V., 1971. The relation of social evolution and dispersal in ungulates during the Pleistocene, with emphasis on the old world deer and the genus *Bison*. *Quaternary Research*, 1, p. 285–315.

- Geneste, J.-M., 1991. L'approvisionnement en matières premières dans les systèmes de production litique. *Treballs d'Arqueologia*, 1, p. 1–36.
- Genet-Varcin, E., 1976. Etude de dents humaines isolées provenant de La Chaise de Vouthon (Charente). *Bulletins et Mémoires de la Société d'anthropologie de Paris*, 3, p. 243–259.
- Genet-Varcin, E., 1982. Vestiges humains du Würmien inférieur de Combe-Grenal, commune de Domme (Dordogne). *Annales de Paléontologie*, 68, p. 133–169.
- Gentry, A.W., 1978. Bovidae, in: Maglio, J.V., Cooke, H.B.S. (Eds.), *Evolution of the African Mammals*. p. 540–572.
- Gentry, A., Clutton-Brock, J., Groves, C.P., 1996. Case 3010. Proposed Conservation Of Usage Of 15 Mammal Specific Names Based On Wild Species Which Are Antedated By Or Contemporary With Those Based On Domestic Animals. *Bulletin of Zoological Nomenclature*, 53, p. 28–37.
- George, M., Ryder, O.A., 1986. Mitochondrial DNA evolution in the genus *Equus*. *Molecular Biology and Evolution*, 3, p. 535–546.
- Geraards, D., Alemseged, Z., Reed, D., Wynn, J., Roman, D., 2004. The Pleistocene fauna (other than Primates) from Asbole, lower Awash Valley, Ethiopia, and its environmental and bio-chronological implications. *Geobios*, 37, p. 697–718.
- Gibbard, P.L., Head, M.J., 2009. The Definition of the Quaternary System/Era and the Pleistocene Series/Epoch. *Quaternaire*, 20, 2, p. 125–133.
- Gibbard, P.L., Head, M.J., Walker, M.J.C., The subcommission on Quaternary stratigraphy, 2010. Formal ratification of the Quaternary System/Period and the Pleistocene Series/Epoch with a base at 2.58 Ma. *Journal of Quaternary Science*, 25, 2, p. 96–102.
- Gibbard, P.L., 2010. The Newly-Ratified Definition of the Quaternary System/Period and Re-definition of the Pleistocene Series/Epoch, and Comparison of Proposals Advanced Prior to Formal Ratification. *Episodes*, 33, p. 152–158.

- Gidley, J.W., 1900. *A new species of Pleistocene horse from the Staked Plains of Texas*. Published by order of the Trustees, American Museum of Natural History, New York.
- Giraud, Y., 1985. *Rigabe (Artigues, Var) : rapport de fouilles 1985*, 13 p.
- Giraud, Y., 1986. Industrie lithique de la grotte de Rigabe (Artigues, Var). Etude préliminaire de la matière première. *Travaux du Laboratoire d'anthropologie et de préhistoire des pays de la Méditerranée occidentale (LAPMO)*, 4, p. 1–6.
- Gleason, H.A., 1926. The Individualistic Concept of the Plant Association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 53, p. 7–26.
- Gloger, C.W.L., 1841. *Gemeinnütziges Hand- und Hilfsbuch der Naturgeschichte*. Aug. Schulz & Comp., Breslau, 495 p.
- Godwin, H., 1975. *History of the British flora*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Goldberg, P., 1979. Micromorphology of Pech-de-l'Azé II sediments. *Journal of Archaeological Science*, 6, p. 17–47.
- Gordon, K.D., 1982. A study of microwear on chimpanzee molars: implications for dental microwear analysis. *American Journal of Physical Anthropology*, 59, p. 195–215.
- Gordon, K.D., 1984a. Hominoid Dental Microwear: Complications in the Use of Microwear Analysis to Detect Diet. *Journal of Dental Research*, 63, p. 1043–1046.
- Gordon, K.D., 1984b. Orientation of occlusal contacts in the chimpanzee, *Pan troglodytes verus*, deduced from scanning electron microscopic analysis of dental microwear patterns. *Archives of Oral Biology*, 29, p. 783–787.
- Gordon, K.D., 1984c. The assessment of jaw movement direction from dental microwear. *American Journal of Physical Anthropology*, 63, p. 77–84.
- Graham, R.W., 1985. Response of mammalian communities to environmental changes during the late Quaternary, in: Diamond, J., Case, T.J. (Eds.), *Community Ecology*. Harper and Row,

- New York, pp. 300–313.
- Graham, R.W., Grimm, E.C., 1990. Effects of global climate change on the patterns of terrestrial biological communities. *Trends in Ecology & Evolution*, 5, p. 289–292.
- Gradstein, F.M., Ogg, G., Schmitz, M., 2012. *The Geologic Time Scale 2012*. Elsevier.
- Gray, J.E., 1821. On the natural arrangement of Vertebrate Animals. *London Medical Repository*, 15, p. 297–310.
- Green, R.E., Krause, J., Ptak, S.E., Briggs, A.W., Ronan, M.T., Simons, J.F., Du, L., Egholm, M., Rothberg, J.M., Paunovic, M., Pääbo, S., 2006. Analysis of one million base pairs of Neanderthal DNA. *Nature*, 444, p. 330–336.
- Gregory, W.K., 1912. Notes on the Principles of Quadrupedal Locomotion and on the Mechanism of the Limbs in Hoofed Animals. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 22, 267–294.
- Griggo, C., 1995. *Significations environnementales des communautés animales pléistocènes reconnues à l'Abri Suard (Charente) et à la grotte du Bois-Ragot (Vienne)*. Thèse de doctorat. Université de Bordeaux 1, 207 p.
- Griggo, C., 1996. Etablissement de courbes climatiques quantifiées à partir des communautés animales pléistocènes suivi d'une application aux gisements de l'Abri Suard (Charente) et la grotte de Bois-Ragot (Vienne). *PALEO*, 8, p. 81–97.
- Grine, F.E., 1986. Dental evidence for dietary differences in Australopithecus and Paranthropus: a quantitative analysis of permanent molar microwear. *Journal of Human Evolution*, 15, p. 783–822.
- Gromova, V., 1949. *Le Genre "Equus", Première partie : revue et description des formes*, Trad. Pietresson de Saint-Aubin. Annales du Centre d'Etudes et de Documentation Paléontologiques, 1955, n° 13. Travaux Inst. Paléontol. Acad. Sci. URSS, t. 17, 373 p.
- Groves, C.P., 1974. *Horses, asses, and zebras in the wild*. David & Charles, Devon.
- Groves, C.P., 1981. Systematic relationships in the Bovini (*Artiodactyla*, *Bovidae*). *Journal of*

- Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 19, p. 264–278.
- Groves, C.P., 1983. Phylogeny of the living species of Rhinoceros. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 21, p. 293–313.
- Grün, R., Mellars, P.A., Laville, H., 1991. ESR chronology of a 100,000 year archaeological sequence at Pech de l'Azé II, France. *Antiquity*, 65, p. 544–551.
- Guadelli, J.-L., 1987. *Contribution à l'étude des zoocénoses préhistoriques en Aquitaine (Würm ancien et interstade würmien*. Thèse de doctorat. Université de Bordeaux 1, France, 558 p.
- Guadelli, J.-L., 1991. Les Chevaux de Solutré (Saône et Loire, France)., in: *Datation et Caractérisation Des Milieux Pléistocènes*. Actes des Symposiums 11 et 17 de la 11ème R.S.T., Cahier du Quaternaire, Clermont-Ferrand, 1986, pp. 261–336.
- Guadelli, J.-L., Prat, F., 1995. Le cheval du gisement pléistocène moyen de Camp-de-Peyre (Sauveterre-la-Lémance, Lot-et-Garonne). *PALEO*, 7, p. 85–121.
- Guadelli, J.-L., 1999. Quelques clés de détermination des portions pétreuses de temporal de(s) bison(s). Comparaison avec les rochers de Bos., in: Brugal, J.-P., David, F., Enloe, J.G., Jaubert, J. (Eds.), *Le Bison: Gibier et Moyen de Subsistance Des Hommes Du Paléolithique Aux Paléoindiens Des Grandes Plaines*. APDCA, Toulouse, 1995, p. 51–62.
- Guérin, C., 1973. Les trois espèces de rhinocéros (mammalia, perissodactyla) du gisement pléistocène moyen des Abîmes de la Fage à Noailles (Corrèze). *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon*, 11, p. 55–84.
- Guérin, C., 1980. *Les Rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pleistocène supérieur en Europe occidentale. Comparaison avec les espèces actuelles*. Thèse de doctorat. Univ. Claude-Bernard, Département des Sciences de la Terre, Lyon, p. 1184
- Guérin, C., 1982a. Première biozonation du Pléistocène Européen, principal résultat biostratigraphique de l'étude des *Rhinocerotidae* (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur d'Europe Occidentale. *Géobios* 15, 593–598.
- Guérin, C., 1982b. Les *Rhinocerotidae* (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au

- Pleistoène supérieur d'Europe Occidentale comparés aux espèces actuelles: Tendances évolutives et relations phylogénétiques. *Géobios* 15, 599–605.
- Guérin, C., 1983a. Les rhinocéros du Pléistocène moyen du dépôt de Vergranne, Doubs. *Annales scientifiques de l'université de Besançon*.
- Guérin, C., 1983b. Le gisement pléistocène supérieur de la grotte de Jaurens à Nespouls, Corrèze, France : Les *rhinocerotidae* (*Mammalia*, *Perissodactyla*). *Nouvelles archives du Museum d'histoire naturelle de Lyon*, 21, p. 65–85.
- Guérin, C., 1989. La famille des *rhinocerotidae* (*mammalia*, *perissodactyla*): systématique, histoire, évolution, paléoécologie. *Cranium*, 2, p. 3–14.
- Guérin, C., 1998. Mammifères, datations et paléoenvironnements en préhistoire. *Quaternaire*, 9, p. 249–260.
- Guérin, C., 1999. La Fage-aven I (commune de Noailles), Middle Pleistocene, and Jaurens (commune de Nespouls), Upper Pleistocene. A comparison of two paleontological sites in Corrèze, France, in: Gaudzinski, S., Turner, Elaine, Turner, E. (Eds.), *The Role of Early Humans in the Accumulation of European Lower and Middle Palaeolithic Bone Assemblages*. Mainz, p. 396.
- Guérin, C., 2002. Biochronologie, in: Miskovsky, J.-C. (Ed.), *Géologie de La Préhistoire. Association pour l'étude de l'environnement géologique de la Préhistoire*, Paris, pp. 1079–1084.
- Guérin, C., 2007. Biozonation continentale du Plio-Pléistocène d'Europe et d'Asie occidentale par les mammifères : état de la question et incidence sur les limites Tertiaire/Quaternaire et Plio/Pléistocène. *Quaternaire. Revue de l'Association française pour l'étude du Quaternaire*, p. 23–33.
- Guérin, C., 2010. *Coelodonta antiquitatis praecursor* (*Rhinocerotidae*) du Pléistocène moyen final de l'aven de Romain-la-Roche (Doubs, France). *Revue de Paleobiologie*, 29, 697–746.
- Guérin, C., Philippe, M., Vilain, R., 1979. Le gisement Pléistocène supérieur de la grotte de Jaurens à Nespouls, Corrèze, France : histoire et généralités. *Nouvelles Archives du Museum d'Histoire Naturelle de Lyon*, 17, p. 11–16.

- Guérin, C., Faure, M., Ballesio, R., Mourer-Chauviré, C., Debard, E., 1983. Biostratigraphie comparée des faunes de grands mammifères et d'oiseaux du Pléistocène moyen et supérieur en Europe occidentale et en URSS d'Europe. *Bulletin de l'Association française pour l'étude du quaternaire*, 20, p. 133–144.
- Guérin, C., Eisenmann, V., Faure, M., 1993. Les grands mammifères du gisement pléistocène moyen de Latamné (vallée de l'Oronte, Syrie), *in*: Sanlaville, P., Besançon, J., Copeland, L., Muhesen, S. (Eds.), *Le Paléolithique de La Vallée Moyenne de l'Oronte (Syrie), Peuplement et Environnement*, British Archaeological Reports - International Series. Tempus Reparatum, Oxford, pp. 169–178.
- Guérin, C., Patou-Mathis, M., 1996. *Les grands mammifères plio-pleistocènes d'Europe*, Collection Préhistoire. Paris, France, 291 p.
- Guérin, C., Valli, A.M.F., 2000. Le gisement Pléistocène supérieur de la grotte de Jaurens à Nespouls, Corrèze, France : les *bovidae* (*mammalia, artiodactyla*). *Cahiers scientifiques du Muséum de Lyon* 1, p. 7–39.
- Guérin, C., Paupe, P., Affolter, J., Argant, A., Argant, J., Auguste, P., Bahain, J.-J., Baillon, S., Boulbes, N., Detrey, J., Durllet, C., Falguères, C., Fernandez, P., Fosse, P., Fourvel, J.-B., Gayet, J., Gourichon, L., Jeannet, M., Labe, B., Le Gall, O., Malvesy, T., Motte, D., Rousselieres, F., Qingfeng, S., Vercoutère, C., Archéofaune comtoise, 2010. Le gisement pléistocène moyen récent de Romain-la-Roche (Doubs, France) : synthèse biostratigraphique et paléoécologique. *Revue de Paléobiologie*, 29, p. 881–895.
- Guichard, F., 2000. Le Pech de l'Azé, de l'aube de la préhistoire aux plus récentes découvertes. *Société d'Art et d'Histoire de Sarlat et du Périgord Noir*, 80, p. 7–15.
- Guilhaumon, D., 1982. *Approche méthodologique pour l'étude du matériel osseux fragmenté du gisement de Lunel-Viel (Hérault)*. Mémoire de Diplôme d'Etude Supérieures. Université d'Aix-Marseille II, 72 p.
- Guiot, J., Reille, M., Beaulieu (de), J.-L., Pons, A., 1992. Calibration of the climatic signal in a new pollen sequence from La Grande Pile. *Climate Dynamics*, 6, 3, p. 259–264.

-
- Guo, Z.T., Ruddiman, W.F., Hao, Q., Wu, H.B., Qiao, Y.S., Zhu, R.X., Peng, S.Z., Wei, J.J., Yuan, B.Y., Liu, T.S., 2002. Onset of Asian desertification by 22 Myr ago inferred from loess deposits in China. *Nature*, 416, p. 159–163.
- Guthrie, R.D., 1966. Bison horn cores –character choice and systematics. *Journal of Paleontology*, 40, 738–740.
- Guthrie, R.D., 1982. Mammals of the Mammoth steppe as paleoecological indicators, in: Hopkins, D.M., Chambers, F.M., Matthews, J.V., Schweger, C.E., Young, S.B. (Eds.), *Paleoecology of Beringia*. Academic Press, pp. 307–326.
- Guthrie, R.D., 1990. *Frozen fauna of the Mammoth Steppe: the story of Blue Babe*. University of Chicago Press, Chicago.
- Guthrie, R.D., 2001. Origin and causes of the mammoth steppe: a story of cloud cover, woolly mammal tooth pits, buckles, and inside-out Beringia. *Quaternary Science Reviews*, 20, p. 549–574.
- Guthrie, R. D., 2003. Rapid body size decline in Alaskan Pleistocene horses before extinction. *Nature*, 426, p. 169–171.
- Guthrie, R.D., Kolfschoten (van), T., 2000. Neither warm and moist nor cold and arid : the ecology of the Mid Upper Palaeolithic, in: Roebroeks, W., Mussi, M., Svoboda, J., Fennema, K. (Eds.), *Hunters of the Golden Age : The Mid Upper Palaeolithic of Eurasia 30,000-20,000 BP*, *Analecta Praehistorica Leidensia*. University of Leiden Press, Leiden, pp. 13–30.

H

- Haimovici, S., Balasescu, A., 2006. Zooarchaeological study of the faunal remains from Te-chirghiol (Hamangia Culture, Dobrogea, Romania). *Cercetari Archeologice*, 13, 371–391.
- Hamilton Smith, C., 1827. A treatise on the order *Ruminantia* of the Baron Cuvier : (*Pecora* of Linneus), in: *The Animal Kingdom : Arranged in Conformity with Its Organization*. G. B. Whittaker, London.
- Handa, N., Pandolfi, L., 2016. Reassessment of the Middle Pleistocene Japanese Rhinoceroses (*Mammalia, Rhinocerotidae*) and Paleobiogeographic Implications. *Paleontological Research*, 20, p. 247–260.
- Hassanin, A., Douzery, E.J., 1999. The tribal radiation of the family *Bovidae* (*Artiodactyla*) and the evolution of the mitochondrial cytochrome b gene. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 13, p. 227–243.
- Hauser, O., 1907. *La Micoque. Les nouvelles fouilles de La Micoque, Dordogne, et leurs résultats pour la connaissance de la civilisation paléolithique*. Dédiée à la Société anthropologique de Cologne pour l'ouverture du Musée de Cologne le 28 Juillet 1907, Traduction.
- Hauser, O., 1908. Fouilles scientifiques dans la vallée de la Vézère : La Micoque, Laugerie- Basse, Laugerie-Haute, Le Moustier, Miremont, Longueroche. *L'Homme préhistorique*, 2, p. 2–10.
- Hays, J.D., Imbrie, J., Shackleton, N.J., 1976. Variations in the Earth's Orbit: Pacemaker of the Ice Ages. *Science*, 194, 4270, p. 1121–1132.
- Head, M.J., Gibbard, P., Salvador, A., 2008. The Quaternary: Its Character and Definition. *Episodes*, 31, p. 234–238.
- Hedberg, H., 1979. *Guide stratigraphique international. Classification, terminologie et règles de procédure*. Doin éditeur, Paris, 233 p.

- Hedrick, P.W., 2009. Conservation genetics and North American bison (*Bison bison*). *The Journal of Heredity*, 100, p. 411–420.
- Heinrich, H., 1988. Origin and consequences of cyclic ice rafting in the Northeast Atlantic Ocean during the past 130,000 years. *Quaternary Research*, 29, 2, p. 142–152.
- Heintz, E., 1970. *Les Cervidés villafranchiens de France et d'Espagne*. Mémoire du Muséum d'Histoire Naturelle. Paris, 195 p.
- Heran, M.A., 2006. *Mammifères et climat : reconstitutions paléoclimatiques du Cénozoïque d'Europe occidentale sur la base des faunes fossiles*. Université Claude Bernard Lyon 1, 348 p.
- Hérisson, D., 2012. *Étude des comportements des premiers Néandertaliens du Nord de la France. Les occupations saaliennes des gisements de Biache-Saint-Vaast et de Therdonne*. Thèse de doctorat. Université Charles de Gaulle - Lille III, 502 p.
- Hernández Fernández, M., 2001. Bioclimatic discriminant capacity of terrestrial mammal faunas. *Global Ecology and Biogeography*, 10, p. 189–204.
- Hernández Fernández, M., 2006. Rodent paleofaunas as indicators of climatic change in Europe during the last 125,000 years. *Quaternary Research*, 65, p. 308–323.
- Hernández Fernández, M., Pelaez-Campomanes, P., 2003. The bioclimatic model : a method of palaeoclimatic qualitative inference based on mammal associations. *Global Ecology and Biogeography*, 12, p. 507–517.
- Hewitt, G.M., 1999. Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society*, 68, p. 87–112.
- Hewitt, G., 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, 405, p. 907–913.
- Hillson, S., 1986. *Teeth*. Cambridge University Press, Cambridge, 376 p.
- Hoffstetter, R., 1952. *Les mammifères pléistocènes de la République de l'Equateur*, Mémoires de la Société géologique de France : Nouvelle série. Société géologique de France, 31, Paris, 391 p.

- Hokr, Z., 1951. A method of the quantitative determination of the climate in the Quaternary period by means of mammal associations. *Geological Survey Czechoslovakia*, 18, pp. 209–218.
- Hollander, M., Wolfe, D.A., Chicken, E., 2014. *Nonparametric statistical methods*. Wiley, 848 p.
- Hooijer, D.A., 1961. Middle Pleistocene Mammals from Latamne, Orontes Valley, Syria. *Les Annales archéologiques de Syrie*, p. 101–104.
- Hu, A., Meehl, G.A., Otto-Bliesner, B.L., Waelbroeck, C., Han, W., Loutre, M.-F., Lambeck, K., Mitrovica, J.X., Rosenbloom, N., 2010. Influence of Bering Strait flow and North Atlantic circulation on glacial sea-level changes. *Nature Geoscience*, 3, p. 118–121.
- Hubback, T., 1939. the two-horned Asiatic rhinoceros (*Dicerorhinus sumatrensis*). *Journal of the Bombay Natural History Society*, 4, p. 594–617.
- Hublin, J.-J., 1980. La Chaise Suard, Engis 2 et La Quina H18 : développement de la morphologie occipitale externe chez l'enfant préneandertalien et néandertalien. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 291, p. 669–672.
- Hublin, J.-J., 1998. Climatic changes, paleogeography, and the evolution of the Neandertals, *in*: Akazawa, T., Aoki, K., Bar-Yosef, O. (Eds.), *Neandertals and Modern Humans in Western Asia*. Plenum Press editions, New York, p. 295–310.
- Hublin, J.-J., 2007. Origine et évolution des néandertaliens, *in*: Vandermeersch, B., Maureille, B. (Eds.), *Les Néandertaliens. Biologie et Cultures.*, Documents Préhistoriques. Éditions du CTHS, Paris, p. 95–107.
- Hublin, J.-J., Roebroeks, W., 2009. Ebb and flow or regional extinctions? On the character of Neandertal occupation of northern environments. *Comptes Rendus Palevol*, 8, p. 503–509.
- Hue, E., 1909. Deuxième note sur le *Bos primigenius*, Bojanus, de Chalain. *Bulletin de la Société préhistorique de France*, 6, p. 325–332.

I-J

- Iacumin, P., Nikolaev, V., Ramigni, M., 2000. C and N stable isotope measurements on Eurasian fossil mammals, 40 000 to 10 000 years BP: Herbivore physiologies and palaeoenvironmental reconstruction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 163, p. 33–47.
- Imbrie, J., Hays, J.D., Martinson, D.G., McIntyre, A., Morley, J.J., Pisias, N.G., Prell, W.L., Shackleton, N.J., 1984. The orbital theory of Pleistocene climate: support from a revised chronology of the marine $\delta^{18}\text{O}$ record, in: Berger, A.L., Imbrie, J., Hays, J.D., Kukla, G., Saltzman, B. (Eds.), *Milankovitch and Climate. Understanding the Response to Astronomical Forcing*. Part I. Reidel Publishing Cie, p. 269–305.
- Isaac, J.L., 2005. Potential causes and life-history consequences of sexual size dimorphism in mammals. *Mammal Review*, 35, p. 101–115.
- Jablonski, D., Sepkoski, J.J., 1996. Paleobiology, Community Ecology, and Scales of Ecological Pattern. *Ecology*, 77, p. 1367–1378.
- Jackson, S.T., Williams, J.W., 2004. Modern analogs in Quaternary paleoecology : here today, gone yesterday, gone tomorrow ? *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 32, p. 495–537.
- Jacobs, Z., Jankowski, N.R., Dibble, H.L., Goldberg, P., McPherron, S.J.P., Sandgathe, D., Soressi, M., 2016. The age of three Middle Palaeolithic sites: Single-grain optically stimulated luminescence chronologies for Pech de l’Azé I, II and IV in France. *Journal of Human Evolution*, 95, p. 80–103.
- Jäger, G.F., 1839. *Ueber die fossilen säugethiere welche in Württemberg in verschiedenen Formationen aufgefunden worden sind, nebst geognostischen Bemerkungen über diese Formationen*. Carl Erhard Edition, Stuttgart, 214 p.
- Janis, C.M., 1990. The correlation between diet and dental wear in herbivorous mammals and its

- relationship to the determination of diets of extinct species, *in*: Boucot, A.J. (Ed.), *Evolutionary Paleobiology of Behavior and Coevolution*. Elsevier, Amsterdam, p. 241–259.
- Janis, C.M., 1995. Correlation between craniodental morphology and feeding behavior in ungulates: reciprocal illumination between living and fossil taxa, *in*: Thomason, J.J. (Ed.), *Functional Morphology in Vertebrate Paleontology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 76–98.
- Jaubert, J., Lorblanchet, M., Laville, H., Slott-Moller, R., Turq, A., Brugal, J.-P., 1990. *Les Chasseurs d'Aurochs de La Borde: un site du Paléolithique moyen (Livernon, Lot)*. Editions de la Maison des sciences de l'homme, Paris, 160 p.
- Jaubert, J., Kervazo, B., Brugal, J.-P., Falguères, C., Jeannet, M., Louchart, A., Martin, H., Maksud, F., Mourre, V., Quinif, Y., 2005. La séquence Pléistocène moyen de Coudoulous I (Lot). Bilan pluridisciplinaire. *In Les premiers peuplements en Europe: Données récentes sur les modalités de peuplement et sur le cadre chronostratigraphique, géologique et paléogéographique des industries du Paléolithique ancien et moyen en Europe*, *in*: Molines, N., Moncel, M.-H., Monnier, J.-L. (Eds.), Actes Du Colloque International, Rennes, 22-25 Septembre 2003, International Series. British Archaeological Reports, Oxford, pp. 237–251.
- Jeannet, M., 1976. Lunel-Viel. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon*, p. 45–46.
- Jeannet, M., 1981. Les rongeurs du site acheuléen d'Orgnac 3 (Ardèche) : essai de paléoécologie et de chronostratigraphie. *Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Lyon*, 64, p. 41–48.
- Jeannet, M., 2005. La microfaune de l'Igue des Rameaux à Saint-Antonin-Noble-Val (Tarn-et-Garonne, France). Essai de Biostratigraphie. *Bulletin de Préhistoire du Sud-Ouest*, 12, p. 109–125.
- Jeannet, M., 2010. Aven de Romain-la-Roche (Doubs, France) Paléoécologie et biostratigraphie selon les microvertébrés. *Revue de Paléobiologie*, 29, p. 477–493.
- Jeannet, M., 2010. L'écologie quantifiée. Essai de description de l'environnement continental à l'aide des microvertébrés. *Préhistoires Méditerranéennes*, 1, p. 11–34.

-
- Jeannet, M., Mein, P., 2016. Les *Muridae* (Mammalia, Rodentia) du Pléistocène moyen de l'Igüe des Rameaux (Tarn-et-Garonne, France). *PALEO*, 27, 177–205.
- Joannin, S., 2007. *Changements climatiques en Méditerranée à la transition Pléistocène inférieur-moyen : pollens, isotopes stables et cyclostratigraphie*. Thèse de doctorat, Université Claude Bernard - Lyon I, Lyon, 249 p.
- Jousse, H., Escarguel, G., 2006. The use of Holocene bovid fossils to infer palaeoenvironment in Africa. *Quaternary Science Reviews*, 25, p. 763–783.
- Jouzel, J., Lorius, C., Petit, J.R., Genthon, C., Barkov, N.I., Kotlyakov, V.M., Petrov, V.M., 1987. Vostok ice core: a continuous isotope temperature record over the last climatic cycle (160,000 years). *Nature*, 329, 6138, p. 403–408.
- Jouzel, J., Masson-Delmotte, V., Cattani, O., Dreyfus, G., Falourd, S., Hoffmann, G., Minster, B., Nouet, J., Barnola, J.M., Chappellaz, J., Fischer, H., Gallet, J.C., Johnsen, S., Leuenberger, M., Loulergue, L., Luethi, D., Oerter, H., Parrenin, F., Raisbeck, G., Raynaud, D., Schilt, A., Schwander, J., Selmo, E., Souchez, R., Spahni, R., Stauffer, B., Steffensen, J.P., Stenni, B., Stocker, T.F., Tison, J.L., Werner, M., Wolff, E.W., 2007. Orbital and Millennial Antarctic Climate Variability over the Past 800,000 Years. *Science*, 317, 5839, p.p 793–796.

K

- Kahlke, H.D., 1969. Die Rhinocerotiden-Reste aus den Kiesen von Süßenborn bei Weimar. *Paläontologische Abhandlungen A III*, p. 667–708.
- Kahlke, H.D., 1975. Die Rhinocerotiden-Reste aus den Travertinen von Weimar-Ehringsdorf. *Paläontologische Abhandlungen*, p. 337–398.
- Kahlke, H.D., 1977. Die Rhinocerotidenreste aus den Travertinen von Taubach. *Quartärpaläon-*

tologie, 2, p. 305–359.

- Kahlke, H.D., 2001. Die Rhinocerotiden-Reste aus dem Unterpleistozän von Untermassfeld, in: Kahlke, R.-D. (Ed.), *Das Pleistozän von Untermassfeld Bei Meiningen (Thüringen)*. RGZM, Mainz, pp. 501–555.
- Kahlke, R.-D., 1994. Die Entstehungs-, Entwicklungs- und Verbreitungsgeschichte des oberpleistozänen *Mammuthus-Coelodonta*-Faunenkomplexes in Eurasien (Grosssäuger). *Abhandlungen der senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft*, 546, p. 1–164.
- Kahlke, R.-D., 1999. *The History of the Origin, Evolution and Dispersal of the Late Pleistocene Mammuthus-Coelodonta Faunal Complex in Eurasia (Large Mammals)*. Mammoth Site of Hot Springs, 219 p.
- Kahlke, R.-D., 2006. *Untermassfeld – A late Early Pleistocene (Epivillafranchian) fossil site near Meiningen (Thuringia, Germany) and its position in the development of the European mammal fauna*. BAR International Series, 1578, 141 p.
- Kahlke, R.-D., 2014. The origin of Eurasian Mammoth Faunas (*Mammuthus-Coelodonta* Faunal Complex). *Quaternary Science Reviews*, 96, p. 32–49.
- Kahlke, R.-D., Lacomat, F., 2008. The earliest immigration of woolly rhinoceros (*Coelodonta tologijensis*, *Rhinocerotidae*, *Mammalia*) into Europe and its adaptive evolution in Palaeartic cold stage mammal faunas. *Quaternary science reviews*, 27, p. 1951–1961.
- Kahlke, R.-D., Kaiser, T.M., 2011. Generalism as a subsistence strategy: advantages and limitations of the highly flexible feeding traits of Pleistocene *Stephanorhinus hundsheimensis* (*Rhinocerotidae*, *Mammalia*). *Quaternary Science Reviews*, Beringia and Beyond: Papers Celebrating the Scientific Career of Andrei Vladimirovich Sher, 1939–2008, 30, p. 2250–2261.
- Kaiser, T.M., Fortelius, M., 2003. Differential mesowear in occluding upper and lower molars: Opening mesowear analysis for lower molars and premolars in hypsodont horses. *Journal of Morphology*, 258, p. 67–83.
- Kaiser, T.M., Solounias, N., 2003. Extending the tooth mesowear method to extinct and extant equids. *Geodiversitas*, 25, p. 321–345.

- Kalai, C., 1998. *Reconstitution du paléoenvironnement végétal et du paléoclimat de la fin du pléistocène moyen et du pléistocène supérieur d'après les analyses polliniques de la Baume Moula-Guercy, du site de Payre et de l'abri des Pêcheurs (Ardèche, France)*. Thèse de doctorat. Muséum national d'histoire naturelle, institut de paléontologie humaine, Paris, 170 p.
- Kalai, C., Moncel, M.-H., Renault-Mikovsky, J., 2001. Le paléoenvironnement végétal des occupations humaines de la Grotte de Payre à la fin du Pléistocène moyen et au début du Pléistocène supérieur (Ardèche, France). *Trabajos de Prehistoria*, 58, p. 143–151.
- Kallen, E., Crafoord, C., Ghil, M., 1979. Free oscillations in a coupled atmosphere-hydrosphere-cryosphere system. *Journal of Atmospheric Science*, 36, p. 2292–2303.
- Kaup, J.J., 1841. *Akten der Urwelt, oder Osteologie der urweltlichen Säugethiere und Amphibien*. Verlag des herausgebers, Darmstadt, p. 1-10.
- Keppel, G., Van Niel, K., Wardell-Johnson, G., Yates, C., Byrne, M., Mucina, L., Schut, A., Hopper, S., Franklin, S., 2011. Refugia: identifying and understanding safe havens for biodiversity under climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 21, p. 393–404.
- Kervazo, B., Brugal, J.-P., Bruxelles, L., Ferrier, C., Keravis, D., Konik, S., 2008. Géologie de Coudoulous II. Journées AFK/AGSO/CFH-Excursions en Quercy - Livret-Guide, p. 235–240.
- King, T., Andrews, P., Boz, B., 1999. Effect of taphonomic processes on dental microwear. *American Journal of Physical Anthropology*, 108, p. 359–373.
- Klingel, H., 1975. Social organization and reproduction in equids. *Journal of Reproduction and Fertility*, supplement, p. 7–11.
- Klingel, H., 1974. A comparison of the Social Behaviour of the *Equidae*, in: Geist, V., Walther, F.R. (Eds.), *The Behaviour of Ungulates and Its Relation to Management*. IUCN Publications, pp. 124–132.
- Klingel, H., 1982. Social organization of feral horses. *Journal of reproduction and fertility*. Supplement, 32, p. 89–95.

- Koenigswald (von), W., Heinrich, W.-D., 1999. Mittelpleistozäne Säugetierfaunen aus Mitteleuropa – der Versuch einer biostratigraphischen Zuordnung. *Kaupia*, 9, p. 53–112.
- Kolfschoten (van), T., 1995. On the application of fossil mammals to the reconstruction of the palaeoenvironment of northwestern Europe. *Acta Zoologica Cracoviensia* 38, p. 73–84.
- Komers, P.E., Messier, F., Gates, C.C., 1993. Group structure in wood bison: nutritional and reproductive determinants. *Canadian Journal of Zoology*, 71, p. 1367–1371.
- Köppen, W.P., Wegener, A., 1924. *Die klimare der geologischen vorzeit*. Gebrüder Borntraeger.
- Krasinska, M., Krasinski, Z.A., 2002. Body mass and measurements of the European bison during postnatal development. *Acta Theriologica*, 47, p. 85–106.
- Kretzoi, M., 1842. Bemerkungen zum System der Nachmiozänen Nashorn-Gattungen. *Földtani Közlöni*, Budapest, p. 309–318.
- Krings, M., Stone, A., Schmitz, R.W., Krainitzki, H., Stoneking, M., Pääbo, S., 1997. Neandertal DNA Sequences and the Origin of Modern Humans. *Cell*, 90, p. 19–30
- Krukoff, S., 1970. L'occipital de La Chaise (Suard), caractères métriques, distances de forme et de format. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 270, p. 42–45.
- Kruskal, W.H., Wallis, W.A., 1952. Use of Ranks in One-Criterion Variance Analysis. *Journal of the American Statistical Association*, 47, p. 583–621.
- Kuntz, D., 2011. *Ostéométrie et migration(s) du renne (Rangifer tarandus) dans le Sud-Ouest de la France au cours du dernier Pléni-glaciaire et du Tardiglaciaire (21500 - 13000 ca. BP)*. Thèse de doctorat. Université de Toulouse II Le Mirail, Temps, espaces, sociétés et cultures, TRACES UMR 5608, 467 p.
- Kurtén, B., 2007. *Pleistocene mammals of Europe*. AldineTransaction, 326 p.
- Kuzmin, Y., 2010. Extinction of the woolly mammoth (*Mammuthus primigenius*) and woolly

rhinoceros (*Coelodonta antiquitatis*) in Eurasia: Review of chronological and environmental issues. *Boreas*, 39, p. 247–261.

Kuzmina, I.E., 1997. Horses of North Eurasia from the Pliocene till the present time, *in*: Vereschagin, N.K. (Ed.), *Proceedings of the Zoological Institute*, 273, Russian Academy of Sciences. Saint-Petersbourg.

Kuzmina, S.A., Sher, A.V., Edwards, M.E., Haile, J., Yan, E.V., Kotov, A.V., Willerslev, E., 2010. The late Pleistocene environment of the Eastern West Beringia based on the principal section at the Main River, Chukotka. *Quaternary Science Reviews*, 30, p. 2091–2106.

L

Lachniet, M.S., 2009. Climatic and environmental controls on speleothem oxygen-isotope values. *Quaternary Science Reviews*, 28, 5-6, p. 412–432.

Lacombat, F., 2003. *Étude des rhinocéros du Pléistocène de l'Europe méditerranéenne et du Massif Central Paléontologie, phylogénie et biostratigraphie*. Thèse de doctorat. Museum national d'histoire naturelle, Paris, 511 p.

Lacombat, F., 2005. *Les rhinocéros fossiles des sites préhistoriques de l'Europe méditerranéenne et du Massif Central, Paléontologie et implications biochronologiques*. BAR International Series 1419, 175 p.

Lacombat, F., 2006. Pleistocene Rhinoceroses in Mediterranean Europe and in Massif Central (France), *in*: Kahlke, R.-D., Maul, L.C., Mazza, P.P.A. (Eds.), *Late Neogene and Quaternary Biodiversity and Evolution : Regional Developments and Interregional Correlations*. Courier Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt, p. 57–69.

Lacombat, F., 2009. Biochronologie et grands mammifères au Pléistocène moyen et supérieur en Europe occidentale: l'apport des *Rhinocerotidae* (genre *Stephanorhinus*). *Quaternaire*, 52,

p. 429–435.

- Lacombat, F., Crégut-Bonnoure, É., Mallye, J.-B., 2008. Le contexte environnemental des occupations humaines. Rhinocéros, Thar et Blaireau, *in*: Moncel, M.-H. (Ed.), *Le Site de Payre. Occupations Humaines Dans La Vallée Du Rhône à La Fin Du Pléistocène Moyen et Au Début Du Pléistocène Supérieur*. Société Préhistorique Française, Paris, p. 77–90.
- Lacombe, J.-P., 1977. *Etude anatomique d'un pariétal anté-würmien provenant du gisement de La Chaise de Vouthon (Charente). Sa place parmi les fossiles humains anténéandertaliens*. Thèse en médecine. Université de Bordeaux II, 99 p.
- Lalande, B., 1986. *Contribution à l'étude des faunes magdaléniennes de la grotte d'Enlène (Ariège). Les grands mammifères de la Salle du Fond, fouilles anciennes*. D. E. S. Université de Bordeaux I. Institut du Quaternaire, 240 p.
- Langlois, A., 2004. *Au sujet du Cheval de La Micoque (Dordogne) et des comportements humains de subsistance au Pléistocène moyen dans le nord-est de l'Aquitaine*. Thèse doctorat. Université de Bordeaux I, France, 383 p.
- Langlois, A., 2005. Le Cheval du gisement Pléistocène moyen de La Micoque (Les Eyzies-de-Tayac, Dordogne) : *Equus mosbachensis micoquii* nov. ssp. *PALEO*, p. 73–110.
- Laquay, G., 1981. *Recherches sur les faunes du Würm I en Périgord*. Thèse doctorat. Bordeaux I, 506 p.
- Laville, H., 1973. *Climatologie et chronologie du Paléolithique en Périgord : étude sédimentologique de dépôts en grottes et sous abris*. Thèse de doctorat d'Etat. Université de Bordeaux I, 720 p.
- Laville, H., 1975. *Climatologie et chronologie du paléolithique en Périgord*. Laboratoire de Paléontologie humaine et de préhistoire, Université de Provence, Marseille, 422 p.
- Laville, H., Rigaud, J.-P., 1969. *La Micoque. Révision stratigraphique*. Complément au livret-guide de l'excursion A5 Landes-Périgord. INQUA.
- Laville, H., Rigaud, J.-P., Sackett, J., 1980. *Rock Shelters of the Perigord: Geological Stratigraphy*

- and Archaeological Succession*. Academic Press.
- Lavocat, R., 1966. *Atlas de la préhistoire*. Tome III : faunes et flores préhistoriques de l'Europe occidentale, l'Homme et ses origines. Boubée, Paris, 489 p.
- Lawrence, B., 1951. Post-cranial skeletal characters of deer, pronghorn and sheep-goat with notes on *Bos* and *Bison*. *Peabody Museum, Harvard University, Papers XXXV*, p. 9–41.
- Le Louarn, H., Quéré, J.-P., 2003. *Les Rongeurs de France : Faunistique et Biologie*, 2e édition. INRA éditions, Paris, 260 p.
- Legendre, S., 1986. Analysis of mammalian communities from the Eocene and Oligocene of southern France. *Palaeovertebrata*, 16, p. 191–212.
- Legendre, S., 1989. *Les communautés de mammifères du Paléogène (Eocène supérieur et Oligocène) d'Europe occidentale : structures, milieux et évolution*. Vol. 1. F. Pfeil, München, 110 p.
- Legendre, S., Montuire, S., Maridet, O., Escarguel, G., 2005. Rodents and climate: A new model for estimating past temperatures. *Earth and Planetary Science Letters*, 235, p. 408–420.
- Legoud, P., 1976. Les dents de La Chaise-de-Vouthon. Etude radiologique. *Bulletin et mémoire de la Société d'anthropologie de Paris*, 3, p. 345–361.
- Le Grand, Y., 1994a. *Approche méthodologique et technologique d'un site d'habitat du Pléistocène moyen : la grotte n°1 du Mas des Caves (Lunel-Viel, Hérault)*. Résumé de thèse par l'auteur. *Préhistoire anthropologie méditerranéennes*, 3, p. 205–206.
- Le Grand, Y., 1994b. Processus de formation des dépôts archéologiques du Pléistocène moyen de Lunel-Viel 1 (Hérault). L'utilisation des remontages. *Préhistoire anthropologie méditerranéennes*, 3, p. 57–64.
- Lehman, U., 1949. Der Ur in Diluvium Deutschlands und seine Verbreitung. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie B*. 90, p. 163–266.
- Leithner (von), O., 1927. *Der Ur*. Bericht der internationalen Gesellschaft zur Erhaltung des

- Wisents*, Berlin, 140 p.
- Le Mort, F., 1989. Traces de décharnement sur les ossements néandertaliens de Combe-Grenal (Dordogne). *Bulletin de la Société préhistorique française*, 86, p. 79–87.
- Lenoble, A., 2003. *Le rôle du ruissellement dans la formation des sites préhistoriques : approche expérimentale*. Thèse de doctorat. Université de Bordeaux 1, 310 p.
- Leslie, D.M., Schaller, G.B., 2009. *Bos grunniens* and *Bos mutus* (*Artiodactyla: Bovidae*). *Mammalian Species Archive*, 836, p. 1–17.
- Le Tensorer, J.-M., 1973. Le gisement du Martinet à Sauveterre-la-Lémance (Lot-et-Garonne). Etude géologique et géochimique. *Bulletin de l'Association française pour l'étude du quaternaire*, 10, p. 215–237.
- Le Tensorer, J.-M., 1981. *Le Paléolithique de l'Agenais*, Cahiers du quaternaire. Editions du Centre National de la Recherche Scientifique, 3, Paris, France, 526 p.
- Lewis, P.J., Buchanan, B., Johnson, E., 2005. Sexing Bison Metapodials Using Principal Component Analysis. *Plains Anthropologist*, 50, p. 159–172.
- Lihoreau, F., Ducrocq, S., Antoine, P.-O., Vianey-Liaud, M., Rafaÿ, S., Garcia, G., Valentin, X., 2009. First Complete Skulls of *Elomeryx crispus* (Gervais, 1849) and of *Protaceratherium albigense* (Roman, 1912) from a New Oligocene Locality near Moissac (SW France). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29, 242–253.
- Lindsay, E.H., Opdyke, N.D., Johnson, N.M., 1980. Pliocene dispersal of the horse *Equus* and late Cenozoic mammalian dispersal events. *Nature*, 287, p. 135–138.
- Lindstedt, S.L., Boyce, M.S., 1985. Seasonality, fasting endurance, and body size in mammals. *The American naturalist*, 125, p. 873–878.
- Linné, C. von, 1758. *Systema Naturae: Per Regna Tria Naturae, Secundum Classes, Ordines, Genera, Species Cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis*. Laurentii Salvii, Holmiae, Stockholm, 823 p.

- Lisiecki, L.E., Raymo, M.E., 2007. Plio–Pleistocene climate evolution: trends and transitions in glacial cycle dynamics. *Quaternary Science Reviews*, 26, p. 56–69.
- Lister, A.M., Parfitt, S.A., Owen, F.J., Collinge, S.E., Breda, M., 2010. Metric analysis of ungulate mammals in the early Middle Pleistocene of Britain, in relation to taxonomy and biostratigraphy: II: *Cervidae*, *Equidae* and *Suidae*. *Quaternary International*, The West Runton Freshwater Bed and the West Runton Mammoth 228, 157–179.
- Litt, T., Gibbard, P., 2008. Definition of a Global Stratotype Section and Point (GSSP) for the Base of the Upper (Late) Pleistocene Subseries (Quaternary System/Period). *Episodes*, 31, 2, p. 260–263.
- Liu, Z., Herbert, T.D., 2004. High-latitude influence on the eastern equatorial Pacific climate in the early Pleistocene epoch. *Nature*, 427, p. 720–723.
- Loison, A., Gaillard, J.-M., Pélabon, C., Yoccoz, N.G., 1999. What factors shape sexual size dimorphism in ungulates ? *Evolutionary Ecology Research*, 1, p. 611–633.
- Loose, H., 1975. Pleistocene *Rhinocerotidae* of W. Europe with reference to the recent two-horned species of Africa and S.E. Asia. *Scripta Geologica*, 33, p. 1–59.
- López González, F., Vila Taboada, M., Grandal d'Anglade, A., 1999. Sobre los grandes bóvidos pleistocenos (*Bovidae*, *Mammalia*) en el NO de la Península Ibérica. *Cadernos Lab. Xeolóxico de Laxe*, *Coruña*, 24, p. 57–71.
- Lorius, C., Lambert, G., Hagemann, R., Merlivat, L., Ravoire, J., Ardouin, B., Baur, A., Martin, J., Ricou, G., 1970. Dating of firn layers in Antarctica : application to the determination of the rate of snow accumulation, in: *Antartic Glaciological Exploration*. the Hanover Symposium, September 1968, IAHS, pp. 3–15.
- Lourens, L., Hilgen, F.J., Shackleton, N.J., Laskar, J., Wilson, D., 2004. The Neogene Period, in: Gradstein, F.M., Ogg, J.G., Smith, A.G. (Eds.), *A Geologic Time Scale 2004*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 409–440.
- Lourens, L.J., 2008. On the Neogene-Quaternary Debate. *Episodes*, 31, 2, p. 239–242.

- Lumley (de), H., 1971. Le Paléolithique inférieur et moyen du Midi méditerranéen dans son cadre géologique : Tome I : Ligurie-Provence, *Gallia préhistoire*. Supplément. CNRS éditions, Paris, 5, 1, 467 p.
- Lumley (de), M.-A., 1973. *Anténéandertaliens et néandertaliens du bassin méditerranéen occidental européen*. Éditions du Laboratoire de paléontologie humaine et de préhistoire, Marseille, 626 p.
- Lumley (de), M.-A., 1976. *Les néandertaliens dans le midi méditerranéen*, in: La Préhistoire Française. Editions du CNRS, Paris.
- Lydekker, R., 1898. *Wild oxen, sheep & goats of all lands, living and extinct*, R. Ward, London, 318 p.
- Lyell, C., 1833. *Principles of geology. Being an attempt to explain the former changes of the earth's surface by reference to causes now in operation*. John Murray, London.
- Lyell, C., 1839. *Nouveaux éléments de géologie*. Pitois-Levragnet, Paris.
- Lyell, C., 1857. *Supplement to the fifth edition*. John Murray, London, 40 p.
- Lyell, C., 1873. *The geological evidences of the antiquity of Man with an outline of glacial and post-tertiary geology and remarks on the origin of species with special reference to man's first appearance on the earth*, 4e édition. ed. John Murray, London.

M

- Made (van der), J., 2000. A preliminary note on the rhinos from Bilzingsleben. *Praehistoria Thuringica*, 4, p. 41–64.

- Made, J. van der, 2001. Les ongles d'Atapuerca. Stratigraphie et biogéographie. *L'Anthropologie*, 1, p. 95–113.
- Made (van der), J., 2010. The rhinos from the Middle Pleistocene of Neumark-Nord (Saxony-Anhalt). *Veröffentlichungen des Landesamtes für Archeologie*, 62, p. 432–527.
- Made (van der), J., Grube, R., 2010. The rhinoceroses from Neumark-Nord and their nutrition, in: Meller, H. (Ed.), *Elefantenreich – Eine Fossilwelt in Europa*. Halle/Saale, pp. 382–394.
- Madurell-Malapeira, J., Minwer-Barakat, R., Alba, D.M., Garcés, M., Gómez, M., Aurell-Garrido, J., Ros-Montoya, S., Moyà-Solà, S., Berástegui, X., 2010. The Vallparadís section (Terrassa, Iberian Peninsula) and the latest Villafranchian faunas of Europe. *Quaternary Science Reviews*, 29, p. 3972–3982.
- Magniez, P., 2010. *Etude paléontologique des artiodactyles de la grotte Tournal (Bize-Minervois, Aude, France) étude taphonomique, archéozoologique et paléoécologique des grands Mammifères dans leur cadre biostratigraphique et paléoenvironnemental*. Thèse de doctorat. Université de Perpignan, 792 p.
- Magri, D., Palombo, M.R., 2013. Early to Middle Pleistocene dynamics of plant and mammal communities in South West Europe. *Quaternary International*, Quaternary in Italy: knowledge and perspective 288, p. 63–72.
- Magri, D., 2010. Persistence of tree taxa in Europe and Quaternary climate changes. *Quaternary International*, Plio-Pleistocene Correlation and Global Change 219, p. 145–151.
- Mallye, J.-B., 2007. *Les restes de blaireau en contexte archéologique : taphonomie, archéozoologie et éléments de discussion des séquences préhistoriques*. Thèse de doctorat. Université de Bordeaux 1, 545 p.
- Maniakas, I., Kostopoulos, D.S., 2017. Morphometric-palaeoecological discrimination between *Bison* populations of the western Palaearctic. *Geobios*, 50, p. 155–171.
- Mann, H.B., Whitney, D.R., 1947. On a test of whether one of two random variables is stochastically larger than the other. *Annals of mathematical statistics*, 18, p. 50–60.

- Marion, A.F., 1866. *Premières observations sur l'ancienneté de l'Homme dans les Bouches-du-Rhône*, in: Congrès Scientifique de France. 33e Session, 1ère Partie. I. Section Des Sciences. Aix-en-Provence, décembre 1866, p. 357–373.
- Marion, A.F., 1867. *Note sur la faune quaternaire en Provence*, in: Congrès National d'Anthropologie et d'Archéologie Préhistorique. Compte rendu de la 2e session, Paris, 1867, p. 96–98.
- Markova, A.K., Puzachenko, A.Y., van Kolfschoten, T., van der Plicht, J., Ponomarev, D.V., 2012. WITHDRAWN: Recent data on dynamics of mammoth and woolly rhinoceros ranges in Europe during the second half of the Late Pleistocene –Holocene. *Quaternary International*.
- Martínez-Navarro, B., Antonio Pérez-Claros, J., Palombo, M.R., Rook, L., Palmqvist, P., 2007. The Olduvai buffalo *Pelorovis* and the origin of *Bos*. *Quaternary Research*, 68, p. 220–226.
- Martínez-Navarro, B., Rook, L., Papini, M., Libsekal, Y., 2010. A new species of bull from the Early Pleistocene paleoanthropological site of Buia (Eritrea): Parallelism on the dispersal of the genus *Bos* and the Acheulian culture. *Quaternary International*, 212, p. 169–175.
- Martínez-Navarro, B., Karoui-Yaakoub, N., Oms, O., Amri, L., López-García, J.M., Zerai, K., Blain, H.-A., Mtimet, M.-S., Espigares, M.-P., Ben Haj Ali, N., Ros-Montoya, S., Boughdiri, M., Agustí, J., Khayati-Ammar, H., Maalaoui, K., El Khir, M.O., Sala, R., Othmani, A., Hawas, R., Gómez-Merino, G., Solè, À., Carbonell, E., Palmqvist, P., 2014. The early Middle Pleistocene archeopaleontological site of Wadi Sarrat (Tunisia) and the earliest record of *Bos primigenius*. *Quaternary Science Reviews*, 90, p. 37–46.
- Marquet, J.-C., 1993. *Paléoenvironnement et chronologie des sites du domaine atlantique français d'âge Pléistocène moyen et supérieur d'après l'étude des Rongeurs*. Thèse de doctorat. Université de Dijon, 636 p.
- Martinson, D.G., Pisias, N.G., Hays, J.D., Imbrie, J., Moore, T.C., Shackleton, N.J., 1987. Age dating and the orbital theory of the ice ages: Development of a high-resolution 0 to 300,000-year chronostratigraphy. *Quaternary Research*, 27, p. 1–29.
- Masaoudi, H., 1995. *Application des méthodes du déséquilibre des familles de l'Uranium ($^{230}\text{Th}/^{234}\text{U}$) et de la résonance de spin électronique à la datation des sites d'Orgnac 3, de Payre et de l'Abri des*

- Pêcheurs (Ardèche)*. Thèse de doctorat. Museum National d'Histoire Naturelle, 155 p.
- Masaoudi, H., Falgueres, C., Bahain, J.-J., Moncel, M.-H., 1997. Datation du site Paléolithique moyen de Payre (Ardèche) : nouvelles données radiométriques (méthodes U/Th et ESR). *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 324, p. 149–156.
- Mashkour, M., 2002. Chasse et élevage au nord du Plateau central iranien entre le Néolithique et l'Âge du Fer. *Paléorient*, 28, p. 27–42.
- Masini, F., 1988. *I bovini villafranchiani dell'Italia*. Thèse de doctorat. Università di Firenze.
- Masini, F., Palombo, M.R., Rozzi, R., 2013. A reappraisal of the Early to Middle Pleistocene Italian *Bovidae*. *Quaternary International*, Quaternary in Italy: knowledge and perspective 288, p. 45–62.
- Maslin, M.A., Ridgwell, A.J., 2005. Mid-Pleistocene Revolution and the “eccentricity myth,” in: Head, M.J., Gibbard, P.L. (Eds.), Early–Middle Pleistocene Transitions: The Land–Ocean Evidence. *Geological Society*, Special publications, 247, Londres, pp. 19–34.
- Massaud, J., 1984. Le Bos primigenius de la vallée des Eaux-Clares (Torsac-Charente). *Société spéléologique et préhistorique de Bordeaux*, 25, p. 1–72.
- Massilani, D., Guimaraes, S., Brugal, J.-P., Bennett, E.A., Tokarska, M., Arbogast, R.-M., Baryshnikov, G., Boeskorov, G., Castel, J.-C., Davydov, S., Madelaine, S., Putelat, O., Spasskaya, N.N., Uerpmann, H.-P., Grange, T., Geigl, E.-M., 2016. Past climate changes, population dynamics and the origin of *Bison* in Europe. *BMC Biology*, 14, 93.
- Masson-Delmotte, V., 2012. Les grandes oscillations du climat depuis 800 000 ans, in: Berger, J.-F. (Ed.), *Des Climats et Des Hommes*. Editions la découverte, Paris, pp. 57–72.
- Matolcsi, J., 1970. Historische Erforschung der Körpergrösse des Rindes auf Grund von ungarischem Knochenmaterial. *Zeitschrift für Tierzucht und Züchtungsbiologie*, 87, p. 89–137.
- Maul, L.C., Rzebik-Kowalska, B., 1998. A record of *Macroneomys brachygnathus* Fejfar, 1966 (*Mammalia*, *Insectivora*, *Soricidae*) in the early Middle Pleistocene (late Biharian) locality of Voigtstedt (Germany) and the history of the genus *Macroneomys*. *Acta zoologica cracoviensia*,

41, p. 79–100.

Maureille, B., Garralda, M.D., Madelaine, S., Turq, A., Vandermeersch, B., 2010. Le plus ancien enfant d'Aquitaine : Combe-Grenal 31 (Domme, France). *PALEO*, 21, p. 189–202.

Mayr, E., 1956. Geographical Character Gradients and Climatic Adaptation. *Evolution*, 10, p. 105–108.

Mazza, P., 1988. The Tuscan Early Pleistocene rhinoceros *Dicerorhinus etruscus*. *Palaeontographia Italica*, 75, p. 1–87.

Mazza, P., 1993. Ethological inferences on Pleistocene rhinoceroses of Europe. *Rendiconti Lincei*, 9, p. 127–137.

Mazza, P., Sala, B., Fortelius, M., 1993. A small latest Villafranchian (Late Early Pleistocene) rhinoceros from Pietrafitta (Perugia, Umbria, central Italy), with notes on the the Pirro and Westerhoven rhinoceroses. *Paleontographia italica*, 80, p. 25–50.

McCuaig Balkwill, D., Cumbaa, S.L., 1992. A guide to the identification of postcranial bones of *Bos taurus* and *Bison bison*. *Syllogeus*, 71, 274 p.

Mein, P., 1975. Résultats du groupe de travail des Vertébrés, in: Senes, J. (Ed.), *Report on Activity of the RCMNS Working Groups*. pp. 78–81.

Mein, P., 1989. Updating of MN zones, in: Lindsay, E.H., Fahlbusch, V., Mein, P. (Eds.), *NATO Symposium : European Neogene Mammal Chronology*. Plenum Press editions, New York, pp. 73–90.

Mein, P., 2000. *La biochronologie des Mammifères néogènes d'Europe. L'échelle MN, son application à la succession des faunes du Portugal*. 1° Congresso sobre o Cenozoico de Portugal, Ciencias da Terra, pp.335–342.

Melentis, J.K., 1965. *Studien über fossilen Vertebraten Griechenlands. 4. Die pleistozänen Nashörner des Beckens von Megalopolis in Peloponnes (Griechenland)*, Annales Géologiques des Pays Helléniques. Laboratoire de Géologie de l'Université, Athènes.

- Mellars, P., 1996. *The Neanderthal Legacy : An Archaeological Perspective from Western Europe*. Princeton University Press, New York, 471 p.
- Mendoza, M., Janis, C.M., Palmqvist, P., 2002. Characterizing complex craniodental patterns related to feeding behaviour in ungulates: a multivariate approach. *Journal of Zoology*, 258, p. 223–246.
- Merceron, G., Blondel, C., Brunet, M., Sen, S., Solounias, N., Viriot, L., Heintz, E., 2004. The Late Miocene paleoenvironment of Afghanistan as inferred from dental microwear in artiodactyls. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 207, p. 143–163.
- Meyer, M., Arsuaga, J.-L., de Filippo, C., Nagel, S., Aximu-Petri, A., Nickel, B., Martínez, I., García, A., de Castro, J.M.B., Carbonell, E., Viola, B., Kelso, J., Prüfer, K., Pääbo, S., 2016. Nuclear DNA sequences from the Middle Pleistocene Sima de los Huesos hominins. *Nature*, 531, p. 504–507.
- Michelot, M., 2015. Le Tarpan, descendant métissé du cheval sauvage. Origine, statut et perspectives, in: *Les Mammifères Sauvages - Recolonisation et Réémergence*. 11e Rencontres Bourgogne-Nature et 37e Colloque francophone de Mammalogie, Revue scientifique Bourgogne-Nature, p. 348–357.
- Mihlbachler, M.C., Rivals, F., Solounias, N., Semprebon, G.M., 2011. Dietary change and evolution of horses in North America. *Science*, 331, p. 1178–1181.
- Milankovitch, M., 1920. *Théorie mathématique des phénomènes thermiques produits par la radiation solaire*. Gauthier-Villars, Paris.
- Milankovitch, M., 1941. *Kanon der Erdbestrahlungen und seine Anwendung auf das Eiszeitenproblem*. Belgrade.
- Miller, K.G., Fairbanks, R.G., Mountain, G.S., 1987. Tertiary oxygen isotope synthesis, sea level history, and continental margin erosion. *Paleoceanography*, 2, 1, p. 1–19.
- Mills, J.R.E., 1955. Ideal dental occlusion in the primates. *Dental Practitioner*, 6, p. 47–61.

- Mills, M.G.L., 1990. *Kalahari hyaenas: the comparative behavioural ecology of two species*.
- Mistrot, V., Vigne, J.-D., 1996. L'apport des micromammifères, *in*: Renault, S. (Ed.), *Les Niveaux de l'Age Du Bronze Du Mourre de La Barque À Jouques (Bouches-Du-Rhône) : Première Analyse Du Mobilier et Reconstitution Paléoenvironnementale*. Association pour la Diffusion de l'Archéologie Méridionale, Lattes, France, p. 33–56.
- Mistrot, V., 2001. *Contribution des micromammifères de la balma de l'abeurador à la connaissance de l'évolution des paysages tardiglaciaires et holocènes en Languedoc-Roussillon*. Thèse de doctorat, Université Paris I Panthéon-Sorbonne, Paris, 340 p.
- Molines, N., Moncel, M.-H., Monnier, J.-L., 2005. Les premiers peuplements en Europe: colloque international : *données récentes sur les modalités de peuplement et sur le cadre chronostratigraphique, géologique et paléogéographique des industries du Paléolithique ancien et moyen en Europe*, Rennes, 22-25 septembre 2003. Hadrian Books, Oxford, 590 p.
- Moncel, M.-H., 1993. Le site de Payre (Commune de Rompon, Ardèche) : Une occupation humaine du Paléolithique moyen ancien. *Quaternaire*, 4, p. 149–157.
- Moncel, M.-H., 1996. Une nouvelle industrie lithique du Paléolithique moyen ancien : le site de Payre (Ardèche, France). *Comptes rendus de l'Académie des sciences*. Série 2. Sciences de la terre et des planètes, 323, p. 275–282.
- Moncel, M.-H., Bahain, J.-J., Falgueres, C., El Hazzazi, N., Kalai, C., Masaoudi, H., Mjihad, M., Patou-Mathis, M., Renault-Miskovsky, J., 1993. Le site de Payre (Commune de Rompon, Ardèche) : Un site paléolithique moyen ancien dans un contexte d'abri effondré. *Quaternaire*, 4, p. 159–173.
- Moncel, M.-H., Condemi, S., 1996. Découverte de dents humaines dans le site Paléolithique moyen de Payre (Ardèche, France). *Comptes rendus de l'Académie des sciences*. Série 2. Sciences de la terre et des planètes, 322, p. 251–257.
- Moncel, M.-H., Condemi, S., 1997. Des restes humains dans le site paléolithique moyen ancien de Payre (Ardèche) : dents et pariétal [Nouvelles découvertes de 1996]. *Bulletin de la Société préhistorique française*, 94, p. 168–171.

- Moncel, M.-H., Debard, E., Desclaux, E., Dubois, J.-M., Lamarque, F., Patou-Mathis, M., Villette, P., 2002. Le cadre de vie des hommes du Paléolithique moyen (stades isotopiques 6 et 5) dans le site de Payre (Rompon, Ardèche) : d'une grotte à un abri sous roche effondré. *Bulletin de la Société préhistorique française*, 99, 2, p. 249–273.
- Moncel, M.-H., Fernandes, P., 2008. Matières premières, type d'approvisionnement et traitement des roches, in: Moncel, M.-H. (Ed.), *Le Site de Payre. Occupations Humaines Dans La Vallée Du Rhône à La Fin Du Pléistocène Moyen et Au Début Du Pléistocène Supérieur*, Mémoires de La Société Préhistorique Française. Société Préhistorique Française, Paris, p. 155–169.
- Moncel, M.-H., 2008. Les différentes phases d'occupations humaines à Payre et hypothèses sur les types d'occupation, in: Patou-Mathis, M., Moncel, M.-H. (Eds.), *Le Site de Payre. Occupations Humaines Dans La Vallée Du Rhône à La Fin Du Pléistocène Moyen et Au Début Du Pléistocène Supérieur*. Société Préhistorique Française, Paris, p. 309–314.
- Moncel, M.-H., Crégut-Bonnoure, É., Daujeard, C., Lartigot, A.-S., Lebon, M., Puaud, S., Boulbes, N., Croizet, S., 2008a. Le site de la baume Flandin (commune d'Orgnac-l'Aven) : nouvelles données sur ce gisement du Paléolithique moyen. *Comptes Rendus Palevol*, 7, p. 315–325.
- Moncel, M.-H., 2008b. Le site de Payre et son remplissage, in: Moncel, M.-H. (Ed.), *Le Site de Payre. Occupations Humaines Dans La Vallée Du Rhône à La Fin Du Pléistocène Moyen et Au Début Du Pléistocène Supérieur*. Société Préhistorique Française, Paris, p. 23–30.
- Moncel, M.-H., Debard, E., Dubois, J.-M., 2008c. Remplissage et occupations humaines, in: Moncel, M.-H. (Ed.), *Le Site de Payre. Occupations Humaines Dans La Vallée Du Rhône à La Fin Du Pléistocène Moyen et Au Début Du Pléistocène Supérieur*. Société Préhistorique Française, Paris, p. 31–42.
- Moncel, M.-H., Auguste, P., Bahain, J.-J., Debard, E., Desclaux, E., Falguères, C., Mercier, N., Patou-Mathis, M., Valladas, H., 2008d. Le cadre paléoenvironnemental des occupations humaines du site de Payre et implications sur le type d'occupation, in: *Le Site de Payre. Occupations Humaines Dans La Vallée Du Rhône À La Fin Du Pléistocène Moyen et Au Début Du Pléistocène Supérieur*, Mémoires de La Société Préhistorique Française, 46. Société Préhistorique Française, Paris, p. 269–280.

- Montuire, S., 1994. *Communautés de mammifères et environnements : l'apport des faunes aux reconstitutions des milieux en Europe depuis le Pliocène et l'impact des changements climatiques sur la diversité*. Thèse de doctorat. Université de Montpellier, 2, 128 p.
- Montuire, S., Michaux, J., Legendre, S., Aguilar, J.-P., 1997. Rodents and climate. 1. A model for estimating past temperatures using arvicolids (*Mammalia: Rodentia*). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 128, p. 187–206.
- Mooring, M.S., Reising, D.D., Osborne, E.R., Kanallakan, A.L., Hall, B.M., Schaad, E.W., Wiseman, D.S., Huber, R.R., 2005. Sexual Segregation in *Bison* : A Test of Multiple Hypotheses. *Behaviour*, 142, p. 897–927.
- Mortillet (de), G., 1869. *Essai d'une classification des cavernes et des stations sous abri, fondée sur les produits de l'industrie humaine*. Matériaux pour l'Histoire primitive et naturelle de l'Homme, p. 172–179.
- Moullé, P.-E., Lacombat, F., Echassoux, A., 2006. Apport des grands mammifères de la grotte du Vallonnet (Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes, France) à la connaissance du cadre biochronologique de la seconde moitié du Pléistocène inférieur d'Europe. *L'Anthropologie, Paléanthropologie, paléontologie*, 110, p. 837–849.
- Mourer-Chauviré, C., 1972. Etude de nouveaux restes de vertébrés provenant de la carrière Fournier à Châtillon-Saint-Jean. III. Artiodactyles, chevaux, oiseaux. *Bulletin de l'Association française pour l'étude du quaternaire*, 9, p. 271–305.
- Mourer-Chauviré, C., 1975. *Les oiseaux du Pléistocène moyen ou supérieur de France*. Thèse de doctorat. Faculté des sciences de Lyon, 624 p.
- Mourer-Chauviré, C., Philippe, M., Quinif, Y., Chaline, J., Debard, E., Guérin, C., Hugué, M., 2003. Position of the palaeontological site Aven I des Abîmes de La Fage, at Noailles (Corrèze, France), in the European Pleistocene chronology. *Boreas*, 32, p. 521–531.
- Müller, H., 1974. Pollenanalytische untersuchungen und jahresschichtenzählung an der eem-zeitlichen Kieselgur von Bispingen/Luhe. *Geologische Jahrbuch series A* 21, p. 57–67.
- Munsell ®, 2013. *Soil color book*.

Musil, R. (Von), 1971. *Stranska Skala I 1910-1945. Anthropos studie z oboru anthropologie, paleoethnologie, paleontologie et kuarterni geologie c. 20 (N. S. 12) Studia musei Moraviae.* Vydava Moravské museum-Ustav Anthropos, Czech Republic.

Musil, R. (Von), 1977. Die Equidenreste aus den Travertisen von Taubach. *Quartärpaläontologie*, 2, p. 237–264.

N-O

Naughton, F., Sanchez Goñi, M.F., Desprat, S., Turon, J.-L., Duprat, J., Malaizé, B., Joli, C., Cortijo, E., Drago, T., Freitas, M.C., 2007. Present-day and past (last 25 000 years) marine pollen signal off western Iberia. *Marine Micropaleontology*, 62, 2, p. 91–114.

Naundrup, P.J., Svenning, J.-C., 2015. A Geographic Assessment of the Global Scope for Rewilding with Wild-Living Horses (*Equus ferus*). *PLOS ONE*, 10, e0132359.

Nehring, A., 1890. *Über Tundren und Steppen der Jetzt- und Vorzeit, mit besonderer Berücksichtigung ihrer Fauna.* F. Dümmler, Berlin, 257 p.

Nehring, A., 1884. *Fossile Pferde aus deutschen Diluvial-Ablagerungen und ihre Beziehungen zu den lebenden Pferden: Ein Beitrag zur Geschichte des Hauspferdes, Landwirtschaftlichen Jahrbüchern*, 13. ed. P. Parey, Berlin.

Nobis, G., 1971. *Vom Wildpferd zum Hauspferd: Studien zur Phylogenie pleistozäner Equiden Eurasiens und das Domestikationsproblem unserer Hauspferde.* Böhlau, Köln, 96 p.

Noe-Nygaard, N., Price, T.D., Hede, S.U., 2005. Diet of aurochs and early cattle in southern Scandinavia: evidence from ¹⁵N and ¹³C stable isotopes. *Journal of Archaeological Science*, 32, p. 855–871.

Noonan, J.P., Coop, G., Kudaravalli, S., Smith, D., Krause, J., Alessi, J., Chen, F., Platt, D., Pää-

- bo, S., Pritchard, J.K., Rubin, E.M., 2006. Sequencing and Analysis of Neanderthal Genomic DNA. *Science*, 314, p. 1113–1118.
- North Greenland Ice Core Project m., 2004. High-resolution record of Northern Hemisphere climate extending into the last interglacial period. *Nature*, 431, 7005, p. 147–151.
- Noury, F., 2005. *Analyse et distinction des Cervidés du Pléistocène moyen de la grotte I du Mas des Caves (Lunel-Viel, Hérault, France)*. Diplômes d'Etudes approfondies Anthropologie option Préhistoire. Université Bordeaux I - Institut de Préhistoire et de Géologie du Quaternaire, 113 p.
- Odin, G.S., Limondin-Lozouet, N., Brugal, J.-P., 2007. Principes de subdivision stratigraphique de l'histoire de la terre ; le cas du Quaternaire, sa signification et son rang hiérarchique. *Quaternaire. Revue de l'Association française pour l'étude du Quaternaire*, 18/1, p. 9–22.
- Odum, E.P., 1971. *Fundamentals of ecology*. Saunders, Philadelphia.
- Olsen, S.J., 1960. Post-cranial skeletal characters of *Bison* and *Bos*. *Papers of the Peabody Museum of Archaeology and Ethnology*, 35, p. 1–15.
- Oppel, A., 1856-1858. *Die Juraformation Englands, Frankreichs und des südwestlichen Deutschlands*. Verlag von Ebner & Seubert, Stuttgart, 858 p.
- Orlando, L., Leonard, J.A., Thenot, A., Laudet, V., Guerin, C., Hänni, C., 2003. Ancient DNA analysis reveals woolly rhino evolutionary relationships. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, Special Issue: Papers presented at the Mammalian Phylogeny symposium during the 2002 Annual Meeting of the Society for Molecular Biology and Evolution, Sorrento, Italy, June 13-16, 2002, 28, p. 485–499.
- Orlando, L., Mashkour, M., Burke, A., Douady, C.J., Eisenmann, V., Hänni, C., 2006. Geographic distribution of an extinct equid (*Equus hydruntinus*: *Mammalia*, *Equidae*) revealed by morphological and genetical analyses of fossils. *Molecular Ecology*, 15, p. 2083–2093.
- Orlando, L., Ginolhac, A., Zhang, G., Froese, D., Albrechtsen, A., Stiller, M., Schubert, M., Cappellini, E., Petersen, B., Moltke, I., Johnson, P.L.F., Fumagalli, M., Vilstrup, J.T., Raghavan, M.,

Korneliusson, T., Malaspinas, A.-S., Vogt, J., Szklarczyk, D., Kelstrup, C.D., Vinther, J., Dolocan, A., Stenderup, J., Velazquez, A.M.V., Cahill, J., Rasmussen, M., Wang, X., Min, J., Zazula, G.D., Seguin-Orlando, A., Mortensen, C., Magnussen, K., Thompson, J.F., Weinstock, J., Gregersen, K., Røed, K.H., Eisenmann, V., Rubin, C.J., Miller, D.C., Antczak, D.F., Bertelsen, M.F., Brunak, S., Al-Rasheid, K.A.S., Ryder, O., Andersson, L., Mundy, J., Krogh, A., Gilbert, M.T.P., Kjær, K., Sicheritz-Ponten, T., Jensen, L.J., Olsen, J.V., Hofreiter, M., Nielsen, R., Shapiro, B., Wang, J., Willerslev, E., 2013. Recalibrating *Equus* evolution using the genome sequence of an early Middle Pleistocene horse. *Nature*, 499, p. 74–78.

Orlova, L.A., Kuzmin, Y.V., Dementiev, V.N., 2004. A Review of the Evidence for Extinction Chronologies for Five Species of Upper Pleistocene Megafauna in Siberia. *Radiocarbon*, 46, p. 301–314.

Osborn, H.F., 1929. The Titanotheres of ancient Wyoming, Dakota and Nebraska. *Monographs of the united states geological survey*, 55, vol. 1, 701 p. ; vol. 2, 703-894.

Overpeck, J.T., Webb, R.S., Webb, T., 1992. Mapping eastern North American vegetation change of the past 18 ka: No-analogs and the future. *Geology*, 20, p. 1071–1074.

Ozenda, P., 1994. *La végétation du continent européen*. Delachaux et Niestlé, Lausanne.

Ozenda, P., Borel, J.-L., 2000. An ecological map of Europe: why and how? *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie*, 323, p. 983–994.

P-Q

Pailler, D., Bard, E., 2002. High frequency paleoceanographic changes during the past 140000 yr recorded by the organic matter in sediments of the Iberian Margin. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 181, 4, p. 431–542.

- Palacio, P., Berthonaud, V., Guérin, C., Lambourdière, J., Maksud, F., Philippe, M., Plaire, D., Stafford, T., Marsolier-Kergoat, M.-C., Elalouf, J.-M., 2017. Genome data on the extinct *Bison schoetensacki* establish it as a sister species of the extant European bison (*Bison bonasus*). *BMC Evolutionary Biology*, 17, 11 p.
- Pales, L., Garcia, M.A., 1981. *Atlas ostéologique pour servir à l'identification des mammifères du Quaternaire*. Herbivores, tome II : tête, rachis, ceinture scapulaires et pelviennes, membres. CNRS éditions, Paris, 177 p.
- Paquereau, M.-M., 1969. Etude palynologique du Wurm I du Pech de l'Azé (Dordogne). *Quaternaria*, XI, p. 227–233.
- Paquereau, M.-M., 1976. Flore des deux derniers interglaciaires dans le Sud-Ouest de la France. *L'Anthropologie*, 80, p. 201–228.
- Pandolfi, L., Petronio, C., Salari, L., 2011. *Bos primigenius* Bojanus, 1827 from the Early Late Pleistocene Deposit of Avetrana (Southern Italy) and the Variation in Size of the Species in Southern Europe: Preliminary Report. *Journal of Geological Research*, 2011, 11 p.
- Pandolfi, L., Petronio, C., 2011. *Stephanorhinus etruscus* (Falconer, 1868) from Pirro Nord (Apricena, Foggia, Southern Italy) with notes on the other late Early Pleistocene rhinoceros remains of Italy. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 117, p. 173–187.
- Pandolfi, L., Gaeta, M., Petronio, C., 2013. The skull of *Stephanorhinus hemitoechus* (Mammalia, Rhinocerotidae) from the middle pleistocene of campagna romana (Rome, central Italy): Biochronological and paleobiogeographic implications. *Bulletin of Geosciences*, 88, p. 51–62.
- Pandolfi, L., Grossi, F., Frezza, V., 2015. New insight into the Pleistocene deposits of Monte delle Piche, Rome, and remarks on the biochronology of *Hippopotamus* (Mammalia, Hippopotamidae) and *Stephanorhinus etruscus* (Mammalia, Rhinocerotidae) in Italy. *Estudios Geológicos*, 71, e026.
- Parfitt, S.A., 1999. Mammalia, in: Roberts, M.B., Parfitt, S.A. (Eds.), Boxgrove. *A Middle Pleistocene Hominid Site at Earham Quarry, Boxgrove, West Sussex*. English Heritage Arch. Report, pp. 197–290.

- Pascal, M., Lorvelec, O., Vigne, J.-D., 2006. *Invasions biologiques et extinctions*. Quae-Belin, 352 p.
- Patou-Mathis, M., 2000. Neanderthal subsistence behaviours in Europe. *International Journal of Osteoarchaeology*, 10, p. 379–395.
- Patou-Mathis, M., Auguste, P., Bouteaux, A., Crépin, L., Daschek, E., Lacomat, F., Julien, M.-A., Liouville, M., Pautret-Homerville, C., Péan, S., 2008. Contexte écologique et cadre chronologique des occupations paléolithiques de Payre d'après l'analyse des grands mammifères, *in*: Moncel, M.-H. (Ed.), *Le Site de Payre. Occupations Humaines Dans La Vallée Du Rhône À La Fin Du Pléistocène Moyen et Au Début Du Pléistocène Supérieur*, Mémoires de La Société Préhistorique Française. Société Préhistorique Française, Paris, p. 43–50.
- Pearson, K., 1895. *Notes on regression and inheritance in the case of two parents*. Proceedings of the Royal Society of London, 58, p. 240–242.
- Penck, A., Brückner, E., 1909. *Die Alpen im eiszeitalter*. C. H. Tauchnitz, 540 p.
- Pérez-Barbería, F.J., Yearsley, J.M., 2010. Sexual selection for fighting skills as a driver of sexual segregation in polygynous ungulates: an evolutionary model. *Animal Behaviour*, 80, p. 745–755.
- Peters, R.H., 1983. *The ecological implication of body size*. Cambridge University Press, Cambridge, 329 p.
- Petit, R.J., Aguinagalde, I., Beaulieu, J.-L. de, Bittkau, C., Brewer, S., Cheddadi, R., Ennos, R., Fineschi, S., Grivet, D., Lascoux, M., Mohanty, A., Müller-Starck, G., Demesure-Musch, B., Palmé, A., Martín, J.P., Rendell, S., Vendramin, G.G., 2003. Glacial Refugia: Hotspots But Not Melting Pots of Genetic Diversity. *Science*, 300, p. 1563–1565.
- Petronio, C., Sardella, R., 2001. Mammal faunas from Ponte Galeria Formation, *in*: Sardella, R. (Ed.), *Galerian and Aurelian Fossiliferous Localities in the Rome Area*. EuroMam, p. 22–24.
- Peyrony, D., 1908. Etude comparée des deux niveaux quaternaires de La Micoque (Dordogne).

- Bulletin de Géographie de Bordeaux*, p. 3–12.
- Peyrony, D., 1920. *Le Moustérien, ses faciès*, in: Actes de La 44e Session. Association française pour l'avancement des sciences, Strasbourg, p. 1–2.
- Peyrony, D., 1933. *La Micoque et ses diverses industries*, in: XVe Congrès International d'anthropologie et d'archéologie Préhistorique. Ve session de l'institut international d'anthropologie, librairie E. Nourry, Paris, France, 20-27 septembre 1931, p. 6.
- Peyrony, D., 1938. La Micoque. Les fouilles récentes – leur signification. *Bulletin de la Société Préhistorique Française*, 6, p. 257–288.
- Pichardo, M., 2006. Update of Equids in paleoindian time, in: Mashkour, M. (Ed.), *Equids in Time and Space*, Papers in Honour of V. Eisenmann. Oxbow Books, Oxford, p. 31–48.
- Pillans, B., Gibbard, P.L., 2012. The Quaternary period, in: Gradstein, F.M., Ogg, G., Schmitz, M. (Eds.), *The Geologic Time Scale 2012*. Elsevier, p. 980–1004.
- Piveteau, J., 1970. Les grottes de La Chaise (Charente), paléontologie humaine : l'Homme de l'abri Suard. *Annales de Paléontologie*, 56, p. 175–224.
- Piveteau, J., Lumley (de), M.-A., Debénath, A., 1982. *Les hominidés de La Chaise, comparaisons avec l'Homme de Tautavel*, in: 1er Congrès International de Paléontologie Humaine. Nice, p. 901–917.
- Poinsot, D., 2004. *Statistiques pour statophobes*. [en ligne : <http://perso.univ-rennes1.fr/denis.poinsot>], 142 p.
- Poliakov, I.S., 1881. Przewalski's horse (*Equus przewalskii* n. sp.). *Isvestia Russki Geographiceski obsch-va*, St Petersburg, 17.
- Poplin, F., 1979. Le destin de la grande faune européenne à la fin des Temps glaciaires : le changement de nature et l'appel de la domestication, in: *La fin des Temps Glaciaires en Europe : Chronostratigraphie et Écologie Des Cultures Du Paléolithique Final*. Colloques internationaux du Centre National de la Recherche Scientifique, Talence, 1977, p. 77–84.

- Prat, F., 1957. *Sur la discrimination des phalanges antérieures et postérieures d'Equidés*. Procès verbaux de la Société Linnéenne de Bordeaux, 97, p. 22–25.
- Prat, F., 1968. *Recherches sur les Equidés pléistocènes en France*. Thèse de doctorat d'Etat ès Sciences Naturelles, n°226. Faculté des Sciences de Bordeaux, 696 p.
- Prat, F., 1969. Le Cheval de Solutré, *Equus caballus gallicus* Prat, 1968. *Société anthropologique du Sud-Ouest*, 4, 6.
- Prat, F., 1977. L'Équidé du gisement acheuléen de Torralba (Soria, Espagne) : *Equus caballus torralbae* nov. subsp. *Recherches françaises sur le Quaternaire*. Supplément au Bulletin de l'Association Française pour l'Étude du Quaternaire, 1, p. 33–46.
- Prat, F., 1980. *Les Équidés villafranchiens en France: genre Equus*, Cahiers du quaternaire. Centre national de la recherche scientifique, Paris, 290 p.
- Prat, F., Delpech, F., Cancel, N., Guadelli, J.-L., Slott-Moller, R., 2003. Le Bison des steppes, *Bison priscus* Bojanus, 1827, de la grotte d'Habarra à Arudy (Pyrénées-Atlantiques). *PALEO*, 15, p. 1–102.
- Prat, S., 2007. The quaternary boundary: 1.8 or 2.6 millions years old? Contributions of early homo. *Quaternaire*, 18, 1, p. 99–107.
- Prothero, D.R., Guérin, C., Manning, E., 1989. The History of the *Rhinocerotidae*, in: *The Evolution of Perissodactyls* IVth Theriological Congress, Edmonton, Alberta, 1985. Oxford University Press, New York, p. 321–340.
- Prus-Głowacki, W., Urbaniak, L., Bujas, E., Curtu, A.L., 2012. Genetic variation of isolated and peripheral populations of *Pinus sylvestris* (L.) from glacial refugia. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 207, p. 150–158.
- Pushkina, D., 2007. The Pleistocene easternmost distribution in Eurasia of the species associated with the Eemian *Palaeoloxodon antiquus* assemblage. *Mammal Review*, 37, p. 224–245.
- Qiu, Z., Wang, B.Y., Deng, T., 2004. Indricotheres (*Perissodactyla*, *Mammalia*) from Oligocene

in Linxia Basin, Gansu, China. *Vertebrata Palasiatica*, 42, p. 177–192.

R

- Radulescu, C., Samson, P., 1985. Pliocene and Pleistocene mammalian biostratigraphy in southeastern Transylvania (Romania). *Travaux de l'Institut de Speologie «Emile Racovitza»*, 24, p. 85–95.
- Rahmstorf, S., Sirocko, F., 2004. Modes of Oceanic and Atmospheric Circulation During the Quaternary, in: Schellnhuber, H.-J. (Ed.), *Earth System Analysis for Sustainability*. MIT Press, pp. 129–142.
- Ralls, K., 1976. Mammals in which females are larger than males. *The Quarterly Review of Biology*, 51, p. 245–276.
- Ramstein, G., 2015. *Voyage à travers les climats de la Terre*, sciences. Odile Jacob, Paris, 351 p.
- Rat, P., 1980. Méthodologie stratigraphique et quaternaire, in: Chaline, J. (Ed.), *Problèmes de Stratigraphie En France et Dans Les Pays Limitrophes*. Bulletin de l'AFEQ, N. S., Paris, pp. 4–14.
- Raymo, M.E., Nisancioglu, K.H., 2003. The 41 kyr world: Milankovitch's other unsolved mystery. *Paleoceanography*, 18, 1-6, p. 10-11.
- R Core Team, 2014. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Reboul, H.P.I., 1833. *Géologie de la période quaternaire et introduction à l'histoire ancienne*. F. G. Levrault, Paris.
- Reck, H., 1928. *Wissenschaftliche Ergebnisse der Oldoway-Expedition 1913 NF 3*. Borntraeger,

Leipzig.

- Reichenau, W. von, 1915. Beiträge zur näheren Kenntnis fossiler Pferde aus deutschem Pleistozän, insbes. über Die Entwicklung und die Abkaustadien des Gebisses vom Hochterassenpferd (*Equus mosbachensis* v. R.), *Abh. hess. Geol. Landesanst. ed. Grossherzogl. Staatsverl.*, Darmstadt, 7, 1.
- Reille, M., Beaulieu (de), J.L., 1990. Methods for the Study of Stratigraphical Records Pollen analysis of a long upper Pleistocene continental sequence in a Velay maar (Massif Central, France). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 80, 1, p. 35–48.
- Reille, M., Beaulieu (de), J.-L., Svobodova, H., Andrieu-Ponel, V., Goeury, C., 2000. Pollen analytical biostratigraphy of the last five climatic cycles from a long continental sequence from the Velay region (Massif Central, France). *Journal of Quaternary Science*, 15, 7, p. 665–685.
- Reisch, C., Poschlod, P., Wingender, R., 2003. Genetic variation of *Saxifraga paniculata* Mill. (*Saxifragaceae*): molecular evidence for glacial relict endemism in central Europe. *Biological Journal of the Linnean Society*, 80, p. 11–21.
- Rendu, W., Bourguignon, L., Costamagno, S., Meignen, L., Armand, D., Beauval, C., David, F., Griggo, C., Jaubert, J., Maureille, B., Park, S.-J., 2011. Approche interdisciplinaire et réflexions méthodologiques sur la question des haltes de chasse au Moustérien, *in*: Bon, F., Costamagno, S., Valdeyron, N. (Eds.), *Haltes de Chasse En Préhistoire. Quelles Réalités Archéologiques ?* Presented at the Actes du colloque international du 13 au 15 mai 2009, Palethnologie, Université Toulouse II - Le Mirail, pp. 61–76.
- Rensberger, J.M., 1973. An occlusion model for mastication and dental wear in herbivorous mammals. *Journal of Paleontology*, 47, p. 515–527.
- Reshetov, V.Y., 1974. Étude comparative ostéologie du squelette postcranien des bisons en liaison avec l'histoire du genre *Bison* (en russe). *Teriologija*, 2, p. 57–64.
- Reynolds, S.H., 1939. The *Bovidae*. In “A Monograph on the British Pleistocene mammalia.” *Palaeontography society of London*, 3, p. 1–65.
- Richards, M.P., Pellegrini, M., Niven, L., Nehlich, O., Dibble, H., Turq, A., McPherron, S.J.P.,

2017. Temporal variations in *Equus* tooth isotope values (C,N,O) from the Middle Paleolithic site of Combe Grenal, France (ca. 150,000 to 50,000 BP). *Journal of Archaeological Science: Reports*, 14, p. 189–198.
- Richards, M.P., Hedges, R.E.M., 2003. Variations in bone collagen $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of fauna from Northwest Europe over the last 40 000 years. *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology*, 193, p. 261–267.
- Richmond, G.M., 1996. The INQUA-approved provisional Lower-Middle Pleistocene boundary, in: Turner, C. (Ed.), *The Early Middle Pleistocene in Europe*. Balkema, Rotterdam, pp. 319–326.
- Rightmire, G.P., 1998. Human evolution in the Middle Pleistocene: The role of *Homo heidelbergensis*. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 6, p. 218–227.
- Rightmire, G.P., 2001. Patterns of hominid evolution and dispersal in the Middle Pleistocene. *Quaternary International*, 75, p. 77–84.
- Rivals, F., Solounias, N., Mihlbachler, M.C., 2007. Evidence for geographic variation in the diets of late Pleistocene and early Holocene bison in North America, and differences from the diets of recent bison. *Quaternary Research*, 68, p. 338–346.
- Rivals, F., Solounias, N., 2007. Differences in tooth microwear of populations of caribou (*rangifer tarandus, ruminantia, mammalia*) and implications to ecology, migration, glaciations and dental evolution. *Journal of mammalian evolution*, 14, p. 182–192.
- Rivals, F., Schulz, E., Kaiser, T.M., 2009a. Late and middle Pleistocene ungulates dietary diversity in Western Europe indicate variations of Neanderthal paleoenvironments through time and space. *Quaternary Science Reviews*, p. 3388–3400.
- Rivals, F., Moncel, M.-H., Patou-Mathis, M., 2009b. Seasonality and intra-site variation of Neanderthal occupations in the Middle Palaeolithic locality of Payre (Ardèche, France) using dental wear analyses. *Journal of Archaeological Science*, 36, p. 1070–1078.
- Rivals, F., Mihlbachler, M.C., Solounias, N., Mol, D., Semprebon, G.M., de Vos, J., Kalthoff, D.C., 2010. Palaeoecology of the Mammoth Steppe fauna from the late Pleistocene of the North Sea and Alaska: Separating species preferences from geographic influence in paleoecological

- dental wear analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 286, p. 42–54.
- Rivals, F., 2012. Ungulate feeding ecology and middle Pleistocene paleoenvironments at Hundsheim and Deutsch-Altenburg 1 (eastern Austria). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 317–318, p. 27–31.
- Rivals, F., Julien, M.-A., Kuitens, M., Van Kolfschoten, T., Serangeli, J., Drucker, D.G., Boucherens, H., Conard, N.J., 2015a. Investigation of equid paleodiet from Schöningen 13 II-4 through dental wear and isotopic analyses: Archaeological implications. *Journal of Human Evolution*, Special Issue: Excavations at Schöningen: New Insights into Middle Pleistocene Lifeways in Northern Europe, 89, p. 129–137.
- Rivals, F., Prignano, L., Semprebon, G.M., Lozano, S., 2015b. A tool for determining duration of mortality events in archaeological assemblages using extant ungulate microwear. *Scientific Reports*, 5, 17330.
- Rivals, F., Lister, A.M., 2016. Dietary flexibility and niche partitioning of large herbivores through the Pleistocene of Britain. *Quaternary Science Reviews*, 146, p. 116–133.
- Roebroeks, W., Kolfschoten (van), T., 1994. The earliest occupation of Europe : a short chronology. *Antiquity*, 68, p. 489–503.
- Roebroeks, W., 2001. Hominid behaviour and the earliest occupation of Europe: an exploration. *Journal of Human Evolution*, 41, p. 437–461.
- Roesslin, E., 1593. *Des Elsass und gegen Lothringen Wasgawischen Gebirgs Gelegenheit*.
- Roiron, P., 1993. Evolution des flores et du paysage végétal de la région de Millau au Quaternaire, in: Ambert, P., Vernet, J.-L. (Eds.), *Les Hommes et Leurs Environnements Quaternaires Dans Les Causses de l'Aveyron*. pp. 44–47.
- Roman, C., 2008. *Etude morpho-métrique des phalanges de grands bovidae actuels et fossiles*. Mémoire de master II. Université de Provence, Aix-Marseille I, Aix-en-Provence, 128 p.
- Rookmaaker K, Klee E.L, 2010. Sighting of a rhinoceros in upper Myanmar in 1996. *Pachyderm*, 48, p. 73–73.

- Rosendahl, G., 2006. Les couches supérieures de La Micoque (Dordogne). *Paléo*, 18, p. 161–192.
- Rossoni-Notter, E., Notter, O., Simone, S., Simon, P., 2016. Acheulean breccias of Prince cave (Liguria, Italy): New insights and regional issues. *Quaternary International*, p. 1–18.
- Rouquette, 1868. *Grotte de Peyre*. Procès-Verbaux des Séances de la Société des Lettres, Sciences et Arts de l'Aveyron, VI, p. 152–155.
- Rouzaud, F., 1985. *Compte rendu de visite à la suite de la découverte d'une galerie fossilifère par la société spéléo-archéologique de Caussade*. Toulouse, 16 p.
- Rouzaud, F., Soulier, M., Ballesio, R., Brugal, J.-P., Diot, M.-F., Guérin, C., Jaubert, J., Kervazo, B., Jeannet, M., 1986. *Compte rendu des recherches effectuées en 1986 dans l'Igue des Rameaux (Saint-Antonin-Noble-Val, Tarn-et-Garonne)*. SRA Midi-Pyrénées, Toulouse, 50 p.
- Rouzaud, F., Soulier, M., Ballesio, R., Brugal, J.-P., Diot, M.-F., Guérin, C., Jaubert, J., Kervazo, B., Jeannet, M., 1987. *Compte rendu des recherches effectuées en 1987 dans l'Igue des Rameaux (Saint-Antonin-Noble-Val, Tarn-et-Garonne)*. SRA Midi-Pyrénées, Toulouse, 55 p.
- Rouzaud, F., Soulier, M., Ballesio, R., Brugal, J.-P., Diot, M.-F., Guérin, C., Jaubert, J., Kervazo, B., Jeannet, M., 1988. *Compte rendu des recherches effectuées en 1988 dans l'Igue des Rameaux (Saint-Antonin-Noble-Val, Tarn-et-Garonne)*. SRA Midi-Pyrénées, Toulouse, 42 p.
- Rouzaud, F., Soulier, M., Ballesio, R., Brugal, J.-P., Diot, M.-F., Guérin, C., Jaubert, J., Kervazo, B., Jeannet, M., 1989. *Compte rendu des recherches effectuées en 1989 dans l'Igue des Rameaux (Saint-Antonin-Noble-Val, Tarn-et-Garonne)*. SRA Midi-Pyrénées, Toulouse, 23 p.
- Rouzaud, F., Soulier, M., Brugal, J.-P., Jaubert, J., 1990a. L'igue des Rameaux (Saint-Antonin-Noble-Val, Tarn-et-Garonne). Un nouveau gisement du Pléistocène moyen. Premiers résultats. *PALEO*, 2, p. 89–106.
- Rouzaud, F., Soulier, M., Ballesio, R., Brugal, J.-P., Diot, M.-F., Guérin, C., Jaubert, J., Kervazo, B., Jeannet, M., 1990b. *Compte rendu des recherches effectuées en 1990 dans l'Igue des Rameaux (Saint-Antonin-Noble-Val, Tarn-et-Garonne)*. SRA Midi-Pyrénées, Toulouse.
- Rouzaud, F., Soulier, M., Ballesio, R., Brugal, J.-P., Diot, M.-F., Guérin, C., Jaubert, J., Kervazo,

B., Jeannet, M., 1991. *Compte rendu des recherches effectuées en 1991 dans l'Igüe des Rameaux (Saint-Antonin-Noble-Val, Tarn-et-Garonne)*. SRA Midi-Pyrénées, Toulouse, 15 p.

Royer, A., 2013. *Etude paléoenvironnementale et paléoclimatique du Pléistocène supérieur du Sud-Ouest de la France à partir d'analyses comparées d'associations fauniques et de biogéochimies effectuées sur les micromammifères*. Thèse de doctorat. Ecole pratique des hautes études, mention "Systèmes intégrés, environnement, biodiversité," Bordeaux I, 415 p.

Ruddiman, W.F., McIntyre, A., 1984. Ice-age thermal response and climatic role of the surface Atlantic Ocean, 40°N to 63°N. *Geological Society of America Bulletin*, 95, p. 381–396.

Rüttimeyer, L., 1865. Beiträge zu einer palaeontologischen Geschichte der Wiederkauer, zunächst von Linné's Genus *Bos*. *Verhandlungen Naturforschung Gesellschaft*, 4, p.299–354.

Rüttimeyer, L., 1877. *Die Rinder der Tertiär-Epoche nebst vorstudien zu einer natürlichen Geschichte der Antilopen*. Druck von Zürcher und Furrer, Zurich, 208 p.

S

Saarinen, J., Eronen, J., Fortelius, M., Seppä, H., Lister, A.M., 2016. Patterns of diet and body mass of large ungulates from the Pleistocene of Western Europe, and their relation to vegetation. *Palaeontologia Electronica* 19.3.32A, p. 1–58.

Sala, B., 1986. *Bison schoetensacki* Freud. from Isernia la Pineta (early Mid.-Pleistocene in Italy) and revision of the european species of bison. *Palaeontographia italica*, 74, p. 113–170.

Sam, Y., 2009. *Étude paléontologique, archéozoologique et taphonomique des grands mammifères du site Pléistocène moyen d'Orgnac 3 (Ardèche, France)*. Thèse de doctorat. Perpignan, 301 p.

Sanchez, A., Fraile, S., Made (van der), J., Morales, J., Quiralte, V., Salesa, M.J., Sanchez, I.M., Sanchiz, B., Soria, D., Jimenez, J., Barbadillo, L.J., Laplana, C., Szyndlar, Z., 2005. Primeros

- datos faunísticos del Neolítico madrileño: la cueva de la Ventana (Torrelaguna, Madrid), in: Arias Cabal, P., Ontanon Peredo, R., Gracia-Monco Pineiro, C. (Eds.), *Monografías Del Instituto Internacional de Investigaciones*. Congreso del Neolítico en la Península Ibérica, 2003, Prehistóricas de Cantabria, pp. 155–165.
- Sanchez Goñi, M.F., 1996. Les changements climatiques du Paléolithique Supérieur : Enquête sur le rapport entre Paléoclimatologie et Préhistoire. *Zephyrus*, 49, p. 3–36.
- Sánchez Goñi, M.F., Loutre, M.F., Crucifix, M., Peyron, O., Santos, L., Duprat, J., Malaizé, B., Turon, J.-L., Peypouquet, J.-P., 2005. Increasing vegetation and climate gradient in Western Europe over the Last Glacial Inception (122–110 ka): data-model comparison. *Earth and Planetary Science Letters*, 231, p. 111–130.
- Sánchez Goñi, M.F., Landais, A., Fletcher, W.J., Naughton, F., Desprat, S., Duprat, J., 2008. Contrasting impacts of Dansgaard–Oeschger events over a western European latitudinal transect modulated by orbital parameters. *Quaternary Science Reviews*, 27, 11–12, p. 1136–1151.
- Sánchez-Hernández, C., Rivals, F., Blasco, R., Rosell, J., 2015. Tale of two timescales: Combining tooth wear methods with different temporal resolutions to detect seasonality of Palaeolithic hominin occupational patterns. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 6, p. 790–797.
- Sardella, R., Caloi, L., Di Stefano, G., Palombo, M.R., Petronio, C., Abbazzi, L., Azzaroli, A., Ficcarelli, G., Mazza, P., Mezzabotta, C., Rook, L., Torre, D., Argenti, P., Capasso Barbato, L., Kotsakis, T., Gliozzi, E., Masini, F., Sala, B., 1998. Mammal fauna turnover in Italy from Middle Pliocene to the Holocene. *Mededelingen Nedelands Institut voor Toegepaste geowetenschappen TNO*, 60, p. 499–512.
- Savoy, J., Scherler, L., Becker, D., 2012. Variabilité morphologique et biométrique des dents d'*Equus germanicus* des dolines pléistocènes d'Ajoie (Jura, Suisse). *Actes de la Société jurassienne d'émulation*, p. 17–36.
- Schaurte, W.T., 1964. Darstellung eines Elasmotherium in der Felsmalerei von Rouffignac. *Natur und Museum*, 94, p. 354–356.

- Schertz, E., 1936a. Zur Unterscheidung von *Bison priscus* Boj. und *Bos primigenius* Boj. an Metapodien und Astragalus, *nebst Bemerkungen über einige diluviale Fundstellen*, p. 37-71.
- Schertz, E., 1936b. Der Geschlechts-Unterschied an Metapodien von *Bison*. *Senckenbergiana*, 1-2, p. 357-381.
- Schmitt, T., 2007. Molecular biogeography of Europe: Pleistocene cycles and postglacial trends. *Frontiers in Zoology*, 4, p. 11.
- Schroeder, H., 1903. *Die Wirbelthier-Fauna des Mosbacher Sandes*. Kgl. Geol. Landesanst., Berlin, 141 p.
- Schulz, E., Kaiser, T.M., 2007. Feeding strategy of the Urus *Bos primigenius* Bojanus, 1827 from the Holocene of Denmark. *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*, 259, p. 155-164.
- Schvoerer, M., Rouanet, J.-F., Navailles, H., Debénath, A., 1977. Datation absolue par thermoluminescence des restes humains antéwürmiens de l'abri Suard à la Chaise-de-Vouthon (Charente). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 284, p. 1979-1982.
- Schwarcz, H.P., Debénath, A., 1979. Datations absolues des restes humains de la Chaise-de-Vouthon (Charente) au moyen des déséquilibres des séries. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 288, p. 1155-1157.
- Schwarcz, H.P., Blackwell, B., 1983. $^{230}\text{Th}/^{234}\text{U}$ age of a Mousterian site in France. *Nature*, 301, p. 236-237.
- Scott, L., Fernandez-Jalvo, Y., Carrion, J.S., Brink, J., 2003. Preservation and interpretation of pollen in hyaena coprolites : taphonomic observations from Spain and southern Africa. *Palaeontologica Africa*, 39, p. 83-91.
- Semprebon, G., Godfrey, L.R., Solounias, N., Sutherland, M.R., Jungers, W.L., 2004a. Can low-magnification stereomicroscopy reveal diet? *Journal of Human Evolution*, 47, p. 115-144.
- Semprebon, G., Janis, C., Solounias, N., 2004b. The diets of the *Dromomerycidae* (Mammalia: Artiodactyla) and their response to Miocene vegetational change. *Journal of Vertebrate*

- Paleontology*, 24, p. 427–444.
- Semprebon, G.M., Rivals, F., 2007. Was grass more prevalent in the pronghorn past? An assessment of the dietary adaptations of Miocene to Recent *Antilocapridae* (*Mammalia: Artiodactyla*). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 253, p. 332–347.
- Serangeli, J., Bolus, M., 2008. Out of Europe - The dispersal of a successful European hominin form. *Quartär*, 55, p. 83–98.
- Serres, M. (de), 1830. *De la simultanéité des terrains de sédiment supérieur*. Imprimerie de Madame veuve Agasse, Paris, 124 p.
- Serres (de), M., Dubreuil, J.-M., Jeanjean, A.-E., 1839. *Recherches sur les ossements humanoïdes des cavernes de Lunel-Viel*. Boehm, Montpellier, 275 p.
- Serre, D., Langaney, A., Chech, M., Teschler-Nicola, M., Paunovic, M., Mennecier, P., Hofreiter, M., Possnert, G., Pääbo, S., 2004. No evidence of Neandertal mtDNA contribution to early modern humans. *PLoS Biol.* 2, p. 0313–0317.
- Shackleton, N.J., Opdyke, N.D., 1973. Oxygen isotope and palaeomagnetic stratigraphy of Equatorial Pacific core V28-238 : Oxygen isotope temperatures and ice volumes on a 105 year and 106 year scale. *Quaternary Research*, 3, p. 39–55.
- Shackleton, N.J., Opdyke, N.D., 1976. Oxygen-Isotope and Paleomagnetic Stratigraphy of Pacific Core V28-239 Late Pliocene to Latest Pleistocene. *Geological Society of America Memoirs*, 145, p. 449–464.
- Shackleton, N.J., Chapman, M., Sánchez-Goñi, M.F., Paillet, D., Lancelot, Y., 2002. The Classic Marine Isotope Substage 5e. *Quaternary Research*, 58, p. 14–16.
- Shackleton, N.J., Sánchez-Goñi, M.F., Paillet, D., Lancelot, Y., 2003. Marine Isotope Substage and the Eemian Interglacial. *Global and Planetary Change*, 36, p. 151–155.
- Sher, A.V., 1997. Late-Quaternary extinction of large mammals in northern Eurasia: a new look at the Siberian contribution, *in*: Huntley, B., Cramer, W., Morgan, A.V., Prentice, H.C., Allen, J.M.R. (Eds.), *Past and Future Rapid Environmental Changes: The Spatial and Evolutionary*

-
- Responses of Terrestrial Biota*. Springer-Verlag, Berlin and Heidelberg, pp. 319–339.
- Sher, A.V., 1997b. An early Quaternary *Bison* population from Untermassfeld : *Bison menneri* sp. nov., in: Kahlke, R.-D. (Ed.), *Das Pleistozän von Untermassfeld Bei Meiningen (Thüringen)*. Dr. Rudolf Habelt GmbH, Bonn, pp. 101–180.
- Sher, A.V., Kuzmina, S.A., Kuznetsova, T.V., Sulerzhitsky, L.D., 2005. New insights into the Weichselian environment and climate of the East Siberian Arctic, derived from fossil insects, plants, and mammals. *Quaternary Science Reviews*, 24, p. 533–569.
- Shpansky, A.V., Billia, E.M., 2012. Records of *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäger, 1839) (*Mammalia*, *Rhinocerotidae*) from the Ob' River at Krasny Yar (Tomsk region, southeast of Western Siberia). *Russian Journal of Theriology*, 11, p. 47–55.
- Shpansky, A.V., Svyatko, S.V., Reimer, P.J., Titov, S.V., 2016. Records of *Bison priscus* Bojanus (*Artiodactyla*, *Bovidae*) skeletons in Western Siberia. *Russian Journal of Theriology*, 15, p. 100–120.
- Shpansky, A.V., Aliyassova, V.N., Ilyina, S.A., 2016. The Quaternary Mammals from Kozhamzhar Locality (Pavlodar Region, Kazakhstan). *American Journal of Applied Sciences*, 13, p. 189–199.
- Sickenberg, O., 1962. Über die Grösse der pleistozänen Pferde der caballus-Gruppe in Europa und Nordasien. *Eiszeitalter und Gegenwart*, 12, p. 99–124.
- Simpson, G.G., 1941. *Large Pleistocene felines of North America*. *American Museum of Natural History*, New York City, 27 p.
- Simpson, G.G., 1951. *Horses: The Story of the Horse Family in the Modern World and Through Sixty Million Years of History*. Oxford University Press, Oxford, 247 p.
- Slimak, L., Giraud, Y., 2007. Circulations sur plusieurs centaines de kilomètres durant le Paléolithique moyen. Contribution à la connaissance des sociétés néandertaliennes. *Comptes Rendus Palevol*, 6, p. 359–368.
- Slott-Moller, R., 1988. *Contribution à l'étude paléontologique d'un gisement préhistorique: l'exemple du Roc de Marcamps (Gironde)*, D. E. A. Institut du quaternaire, Université de Bor-

deaux, 173 p.

Slott-Moller, R., 1990. La faune, *in*: Jaubert, J., Lorblanchet, M., Laville, H., Slott-Moller, R., Turq, A., Brugal, J.-P. (Eds.), *Chasseurs d'aurochs de La Borde : un site du Paléolithique moyen (Livernon, Lot)*. Editions de la Maison des sciences de l'homme, pp. 33–68.

Soergel, W., 1914. *Die diluvialen Säugetiere Badens. Beiträge zur Paläontologie und Geologie des Diluviums*. Mitt. Grossherzoglichen Badischen Geol. Landesanstalt, 254 p.

Solounias, N., Hayek, L.-A.C., 1993. New methods of tooth microwear analysis and application to dietary determination of two extinct antelopes. *Journal of Zoology*, 229, p. 421–445.

Solounias, N., Semprebon, G., 2002. Advances in the reconstruction of ungulate ecomorphology with application to early fossil equids. *Ungulate dietary ecomorphology*, 3366, p. 49.

Sondaar, P.Y., 1968. *The osteology of the manus of fossil and recent Equidae with special reference to phylogeny and function*, Verhandelingen der Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Afd. Natuurkunde. N.V. Noord-Hollandsche Uitgevers Maatschappij, Amsterdam, 25, 74 p.

Soubrier, J., Gower, G., Chen, K., Richards, S.M., Llamas, B., Mitchell, K.J., Ho, S.Y.W., Kosintsev, P., Lee, M.S.Y., Baryshnikov, G., Bollongino, R., Bover, P., Burger, J., Chivall, D., Crégut-Bonnou, E., Decker, J.E., Doronichev, V.B., Douka, K., Fordham, D.A., Fontana, F., Fritz, C., Glimmerveen, J., Golovanova, L.V., Groves, C., Guerreschi, A., Haak, W., Higham, T., Hofman-Kamińska, E., Immel, A., Julien, M.-A., Krause, J., Krotova, O., Langbein, F., Larson, G., Rohrlach, A., Scheu, A., Schnabel, R.D., Taylor, J.F., Tokarska, M., Tosello, G., Plicht, J. van der, Loenen, A. van, Vigne, J.-D., Wooley, O., Orlando, L., Kowalczyk, R., Shapiro, B., Cooper, A., 2016. Early cave art and ancient DNA record the origin of European bison. *Nature Communications*, 7, 13158.

Spassov, N., Iliev, N., 2002. The animal bones from the prehistoric necropolis near Durankulak (NE Bulgaria) and the latest record of *Equus hydruntinus* Regalia., *in*: Todorova, H. (Ed.), *Durankulak II-1*. pp. 313–324.

Spearman, C., 1904. "General Intelligence," Objectively Determined and Measured. *The Ameri-*

- can Journal of Psychology*, 15, p. 201–292.
- Stampfli, H.R., 1963. Die trennung von Wiesent und Ur. Die Tierreste. *Acta Bernensia*, 2, p. 96–117.
- Stenon, N., 1669. *De solido intra solidum naturaliter contento dissertationis prodromus*. Florentiae.
- Stevens, R.E., Hedges, R.E.M., 2004. Carbon and nitrogen stable isotope analysis of northwest European horse bone and tooth collagen, 40,000BP–present: Palaeoclimatic interpretations. *Quaternary Science Reviews, Isotopes in Quaternary Palaeoenvironmental reconstruction*, 23, p. 977–991.
- Stewart, J.R., 2008. The progressive effect of the individualistic response of species to Quaternary climate change: an analysis of British mammalian faunas. *Quaternary Science Reviews, Ice Age Refugia and Quaternary Extinctions: An Issue of Quaternary Evolutionary Palaeoecology*, 27, p. 2499–2508.
- Stewart, J.R., Lister, A.M., Barnes, I., Dalén, L., 2010. Refugia revisited: individualistic responses of species in space and time. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 277, p. 661–671.
- Stiner, M.C., 2004. Comparative ecology and taphonomy of spotted hyenas, humans, and wolves in Pleistocene Italy. *Revue de Paléobiologie*, 23, p. 771–785.
- Stringer, C., 2012. The status of *Homo heidelbergensis* (Schoetensack 1908). *Evol. Anthropol.*, 21, p. 101–107.
- Stuart, A., Lister, A., 2007. Patterns of Late Quaternary megafaunal extinctions in Europe and northern Asia. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, p. 287–297.
- Stuart, A., Lister, A., 2012. Extinction chronology of the woolly rhinoceros *Coelodonta antiquitatis* in the context of late Quaternary megafaunal extinctions in northern Eurasia. *Quaternary Science Reviews*, 51, p. 1–17.
- Suc, J.-P., Bertini, A., Combourieu-Nebout, N., Diniz, F., Leroy, S., Russo Ermolli, E., Zeng, Z.,

Bessais, E., Ferrier, J., 1995. Structure of West Mediterranean vegetation and climate since 5.3 Ma. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 38, p. 3–16.

Suc, J.-P., Bertini, A., Leroy, S.A.G., Suballyova, D., 1997. Towards the lowering of the Pliocene/Pleistocene boundary to the Gauss-Matuyama reversal. *Quaternary International*, 40, p. 37–42.

T

Taberlet, P., Fumagalli, L., Wust-Saucy, A.G., Cosson, J.F., 1998. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology*, 7, p. 453–464.

Tchernov, E., Guérin, C., Ballesio, R., Beden, M., Bar-Yosef, O., Eisenmann, V., Faure, M., Geraards, D., Volokita, M., 1986. Conclusion sur la faune du gisement pléistocène ancien d'Oubeidiyeh (Israël) : implications paléoécologiques, biogéographiques et stratigraphiques, in: Tchernov, E., Guérin, C., Ballesio, R., Bar-Yosef, O., Beden, M., Eisenmann, V., Faure, M., Geraards, D., Volokita, M. (Eds.), *Les Mammifères Du Pléistocène Inférieur de La Vallée Du Jourdain À Oubeidiye, Mémoires et Travaux Du Centre de Recherche Français de Jérusalem*, 5. Association Paléorient, Paris, p. 351–398.

Teaford, M.F., 1988. A review of dental microwear and diet in modern mammals, *Scanning Microscopy*, 2, p. 1149–1166.

Teilhol, V., 2001. *Contribution à l'étude individuelle des ossements d'enfants de La Chaise-de-Vouthon (Charente, France) : approche paléodémographique, paléoethnologique, aspect morphologique et étude métrique. Place phylogénique des enfants de La Chaise*. Thèse de doctorat. Université de Perpignan.

Teilhol, V., 2010. Les restes humains de la Chaise (Charente), in: Buisson-Catil, J., Primault, J. (Eds.), *Préhistoire Entre Vienne et Charente : Hommes et Sociétés Du Paléolithique*, Mémoire.

-
- Association des publications chauvinoises, Chauvigny, p. 70–72.
- Texier, J.-P., 2009. *Histoire géologique de sites préhistoriques classiques du Périgord : une vision actualisée la Micoque, la grotte Vaufrey, le Pech de l'Azé I et II, la Ferrassie, l'abri Castanet, le Flageolet, Laugerie Haute*, Documents préhistoriques. Comité des travaux historiques et scientifiques, Paris, 193 p.
- Texier, J.-P., Bertran, P., 1993. Nouvelle interprétation paléoenvironnementale et chronostratigraphique du site paléolithique de la Micoque (Dordogne) : implications archéologiques. *Comptes-rendus de l'académie des sciences*, Paris, 316, p. 1611–1617.
- Teyssandier, J., 2010. *Étude typo-technologique de l'industrie lithique de la couche 4c2 du Pech de l'Azé II (Dordogne). Éléments pour une rediscussion du concept de Moustérien typique*. Mémoire de master II. Université de Bordeaux 1, 81 p.
- Théry-Parisot, I., Renault-Miskovsky, J., Girard, M., Brugal, J.-P., Kervazo, B., 2008. Étude paléobotanique des dépôts du pléistocène supérieur de la grotte de Coudoulous II (Tour-de-Faure, Lot, France). *Quaternaire*, 19, p. 205–216.
- Theurillat, J.-P., Guisan, A., 2001. Potential Impact of Climate Change on Vegetation in the European Alps: A Review. *Climatic Change*, 50, p. 77–109.
- Thiede, J., Winkler, A., Wolf-Welling, T., Eldholm, O., Myhre, A.M., Baumann, K.-H., Henrich, R., Stein, R., 1998. Late Cenozoic history of the polar north Atlantic : results from ocean drilling. *Quaternary Science Reviews*, 17, p. 185–208.
- Thomason, J.J., 1986. The Functional Morphology of the Manus in the Tridactyl Equids *Merychippus* and *Mesohippus*: Paleontological Inferences from Neontological Models. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 6, p. 143–161.
- Tilkens, M.J., Wall-Scheffler, C., Weaver, T.D., Steudel-Numbers, K., 2007. The effects of body proportions on thermoregulation: an experimental assessment of Allen's rule. *Journal of Human Evolution*, 53, p. 286–291.
- Tiunov, A.V., Kirillova, I.V., 2010. Stable isotope ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ and $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) composition of the woolly rhinoceros *Coelodonta antiquitatis* horn suggests seasonal changes in the diet. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 24, p. 3146–3150.

- Tong, H., 2001. Rhinocerotids in China - systematics and material analysis. *Geobios*, 34, p. 585–591.
- Tong, H.-W., 2012. Evolution of the non-*Coelodonta* dicerorhine lineage in China. *Comptes rendus Palevol*, 11, p. 555–562.
- Tong, H.-W., Wu, X., 2010. *Stephanorhinus kirchbergensis* (Rhinocerotidae, Mammalia) from the Rhino Cave in Shennongjia, Hubei. *Chinese Science Bulletin*, 55, p. 1157–1168.
- Tong, H.-W., Wang, X.-M., 2014. Juvenile skulls and other postcranial bones of *Coelodonta nihewanensis* from Shanshenmiaozui, Nihewan Basin, China. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34, p. 710–724.
- Toro-Moyano, I., Martínez-Navarro, B., Agustí, J., Souday, C., Bermúdez de Castro, J.M., Martínón-Torres, M., Fajardo, B., Duval, M., Falguères, C., Oms, O., Parés, J.M., Anadón, P., Julià, R., García-Aguilar, J.M., Moigne, A.-M., Espigares, M.P., Ros-Montoya, S., Palmqvist, P., 2013. The oldest human fossil in Europe, from Orce (Spain). *Journal of Human Evolution*, 65, p. 1–9.
- Toula, F., 1902. *Das Nashorn von Hundsheim* Rhinoceros (*Ceratorhinus Osborn*) hundsheimensis nov. form. Mit Ausführungen über die Verhältnisse von elf Schädeln von Rhinoceros (*Ceratorhinus*) sumatrensis. die geologische Reichsanstalt, 92 p.
- Toula, F., 1906. Das Gebiß und Reste der Nasenbeine von *Rhinoceros* (*Ceratothinus Osborn*) hundsheimensis. *Abhandl. Kaiserl.-Kgl. Geol. Reichsanstalt*, 20, p. 1–38.
- Tsoukala, E., 1991. A *Coelodonta antiquitatis praecursor* (Mammalia, Rhinocerotidae, Zone 24) from the Axios Valley deposits (Gephyra, Macedonia, N. Greece). *Bulletin of the Geological Society of Greece*, 25, p. 473–485.
- Tsoukala, E., Guérin, C., 2016. The *Rhinocerotidae* and *Suidae* of the Middle Pleistocene from Petralona Cave (Macedonia, Greece). *Acta Zoologica Bulgarica*, 68, p. 243–264.
- Turq, A., 2005. Réflexions méthodologiques sur les études de matières premières lithiques. *Paleo. Revue d'archéologie préhistorique*, 17, p. 111–132.

- Turq, A., 1992. *Le Paléolithique inférieur et moyen entre les vallées de la Dordogne et du Lot*. Thèse de doctorat. Bordeaux I, 782 p.
- Turq, A., Martinez-Navarro, B., Palmquist, P., Arribas, A., Agusti, J., Rodriguez-Vidal, J., 1996. Le Plio-Pléistocène de la région d'Orce, province de Grenade, Espagne : bilan et perspectives de recherche. *PALÉO*, 8, p. 161–204.
- Turq, A., Antignac, G., Roussel, P., 1999. Les silicifications coniaciennes du Sarladais et du Gourdonnais : inventaire et implications archéologiques. *PALEO*, 11, p. 145–160.
- Turq, A., Dibble, H.L., Goldberg, P., McPherron, S.P., Sandgathe, D., Jones, H., Maddison, K., Maureille, B., Mentzer, S., Rink, J., Steenhuyse, A., 2011. Les fouilles récentes du Pech de l'Azé IV (Dordogne). *Gallia préhistoire*, 53, p. 1–58.
- Tzedakis, P.C., Bennett, K.D., 1995. Interglacial vegetation succession: A view from southern Europe. *Quaternary Science Reviews*, 14, p. 967–982.

U-V

- Uhlig, U., 1999. *Die Rhinoceroidea (Mammalia) aus der unteroligozänen Spaltenfüllung Möhren 13 bei Treuchtlingen in Bayern, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse*. Neue Folge. Abhandlungen Bayerische Akademie der Wissenschaften, München, 254 p.
- Ungar, P.S., Scott, J.R., Steininger, C.M., 2016. Dental microwear differences between eastern and southern African fossil bovids and hominins. *South African Journal of Science*, 112, 5 p.
- Uzunidis, A., 2013. *Les grands herbivores de la couche 9 (fin Pléistocène moyen) de Coudoulous II (Tour-de-Faure, Lot) : paléontologie, paléoécologie, taphonomie*. Mémoire de master II. Aix-Marseille université, Aix-en-Provence, 294 p.
- Uzunidis, A., Brugal, J.-P., Maksud, F., Castel, J.-C., 2016. Un nouveau site à faune de la fin du

- Pléistocène moyen dans le lot : l'aven d'Assier. *Quaternaire*. Revue de l'Association française pour l'étude du Quaternaire 39–54.
- Uzunidis, A., Rivals, F., Brugal, J.-P., 2017. (sous presse). Relation between morphology and dietary traits in horse jugal upper teeth during the Middle Pleistocene in southern France. *Quaternaire*.
- Uerpmann, H.P., 1982. Faunal Remains from Shams ed-Din Tannira, a Halafian Site in Northern Syria. *Berytus Archaeological Studies Beyrouth*, 30, p.3–52.
- Vaccari, E., 2006. The “classification” of mountains in eighteenth century Italy and the lithostratigraphic theory of Giovanni Arduino (1714-1795). *Geological Society of America Special Paper*, 411, p. 157–177.
- Valentine, J.W., Jablonski, D., 1993. Fossil communities : compositional variation at many time scales, *in*: Ricklefs, R.E., Schluter, D. (Eds.), *Species Diversity in Ecological Communities*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 341–349.
- Valensi, P., Bailon, S., Michel, V., Desclaux, E., Rousseau, L., Onoratini, G., Genty, D., Blamart, D., Lumley, H. (de), 2007. Cadre climatique et environnemental des acheuléens de la grotte du Lazaret, à Nice. Données paléontologiques, biogéochimiques et radiométriques établies sur les faunes de vertébrés et d'invertébrés. *ArchéoSciences. Revue d'archéométrie*, 31, p. 137–150.
- Valverde, J.A., 1964. Remarques sur la structure et l'évolution des communautés de vertébrés terrestres. *La Terre et la vie*, 111, p. 121–154.
- Van Asperen, E.N., 2010. Ecomorphological adaptations to climate and substrate in late Middle Pleistocene caballoid horses. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 297, p. 584–596.
- Van Asperen, E.N., 2012. Late Middle Pleistocene horse fossils from northwestern Europe as biostratigraphic indicators. *Journal of Archaeological Science*, 39, p. 1974–1983.
- Van Asperen, E.N., 2013a. Position of the Steinheim interglacial sequence within the marine oxygen isotope record based on mammalian biostratigraphy. *Quaternary international*, 292,

- p. 33–42.
- Van Asperen, E.N., 2013b. Implications of age variation and sexual dimorphism in modern equids for Middle Pleistocene equid taxonomy. *International Journal of Osteoarchaeology*, 23, p. 1–12.
- Van Asperen, E.N., Kahlke, R.-D., 2015. Dietary variation and overlap in Central and Northwest European *Stephanorhinus kirchbergensis* and *S. hemitoechus* (Rhinocerotidae, Mammalia) influenced by habitat diversity: “You’ll have to take pot luck!” (proverb). *Quaternary Science Reviews*, 107, p. 47–61.
- Vandermeersch, B., 1987. Le peuplement du Poitou-Charentes au Paléolithique inférieur et moyen, in: *Préhistoire de Poitou-Charentes, Problèmes Actuels*. Comité des travaux historiques et scientifiques, Paris, p. 7–15.
- Vandavelde, S., Brochier, J.E., Petit, C., Slimak, L., 2017 (sous presse). Establishment of occupation chronicles in Grotte Mandrin using sooted concretions : Rethinking the Middle to Upper Paleolithic transition. *Journal of Human Evolution*.
- Vangengejm, E.A., Belyaeva, E.I., Garutt, V.E., Dmitrieva, E.I., Zazhigin, V.S., 1966. *Mlekopitayushchie eopleistocena zapadnogo Zabaikal’ya*. Nauka, Moskva.
- Van Zyll de Jong, C.G., 1986. *A systematic study of recent bison, with particular consideration of the wood bison (Bison bison athabascae Rhoads, 1898)*, Publications de sciences naturelles. National Museum of Natural Sciences, 69 p.
- Vaufrey, R., 1933. Le Moustérien de tradition acheuléenne au Pech-de-l’Azé (Dordogne). *L’Anthropologie*, 43, p. 425–427.
- Vekua, A.K., 1962. *Akhalkalaxskaja nijnepleistotsenovaja fauna mlekopitayuschikh*. Isdat. Akad. Nauk Gruzinskoj SSR, Tbilisi.
- Venetz, I., 1830. *Sur l’ancienne extension des glaciers, et sur leur retraite dans leurs limites actuelles*, Actes de La Société Helvétique Des Sciences Naturelles. Réunion à l’Hospice du grand Saint-Bernard, 1829.
- Venetz, I., 1833. Mémoire sur les variations de température dans les Alpes de la Suisse. *Denkschrif-*

- ten der Allgemeinen Schweizerischen Gesellschaft für die Gesamten Naturwissenschaften*, 2, p. 1–38.
- Vercoutère, C., Guérin, C., 2010. Les *Bovidae* (*Mammalia*, *Artiodactyla*) du Pléistocène moyen final de l'aven de Romain-la-Roche (Doubs, France). *Revue de Paleobiologie*, 29, p. 655–696.
- Vercoutère, C., Guérin, C., Crépin, L., Richardin, P., Gandolfo, N., Vincent, J., Marsac, J., Cersoy, S., Rousselière, H., Walter, P., Brunelle, A., Nowik, W., Brissaud, D., Drucker, D.G., van der Plicht, J., Patou-Mathis, M., Vialet, A., 2013. Étude pluridisciplinaire du squelette de rhinocéros laineux, *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799), de l'Institut de paléontologie humaine (Paris, France). *L'Anthropologie*, 117, p. 1–47.
- Vereshchagin, N.K., 1959. *Mlekopitayushchie Kavkaza – Istorya Formirovaniya Fauny*. Akademya Nauk Azerbayjanskoy SSR, Izd-vo AN SSSR, Moskva, 703 p.
- Vernet, J.-L., Ambert, P., Andre, J., Brugal, J.-P., Casanova, J., Michaux, J., Semah, F., 1983. Les travertins pléistocènes de la vallée du Tarn, dans le Sud du Massif Central : intérêts paléocologiques, *in: Paléoécologie*. 1er congrès international, Lyon.
- Vernet, J.-L., Mercier, N., Bazile, F., Brugal, J.-P., 2008. Travertins et terrasses de la moyenne vallée du Tarn à Millau (Sud du Massif Central, Aveyron, France). *Quaternaire*. Revue de l'Association française pour l'étude du Quaternaire, 19, p. 3–10.
- Vezián, R., 2014. *Etude paléontologique des Bovinae et des Equidae de la grotte moustérienne du Portel-ouest (Ariège, France) : Cadres biostratigraphique, biochronologique et paléoenvironnemental*. Thèse de doctorat. Université de Perpignan Via Domitia, 429 p.
- Vigne, J.-D., Valladas, H., 1996. Small Mammal Fossil Assemblages as Indicators of Environmental Change in Northern Corsica during the Last 2500 Years. *Journal of Archaeological Science*, 23, pp. 199–215.
- Viret, J., 1954. Le Loess à Bancs Durcis de Saint-Vallier (Drôme) et sa faune de Mammifères villafranchiens. *Nouvelles archives du Museum d'Histoire Naturelle de Lyon*, 200 p.
- Vuure, T. van, 2005. *Retracing the aurochs history, morphology and ecology of an extinct wild ox*. Pensoft, 432 p.

W-Z

- Wainer, K., Genty, D., Blamart, D., Hoffmann, D., Couchoud, I., 2009. A new stage 3 millennial climatic variability record from a SW France speleothem. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 271, p. 130–139.
- Walker, A., Hoeck, H.N., Perez, L., 1978. Mecrowear of mammalian teeth as an indicator of diet. *Science*, 201, p. 908–910.
- Wernert, P., 1957. *Stratigraphie paléontologique et préhistorique des sédiments quaternaires d'Alsace Achenheim*, Mém. Serv. Carte géol. Alsace-Lorraine, 14. Strasbourg, 262 p.
- Wilcoxon, F., 1945. Individual comparisons by ranking methods. *Biometrics Bulletin*, 1, p. 80–83.
- Williams, J.W., 2009. Quaternary vegetation distributions, in: Gornitz, V. (Ed.), *Encyclopedia of Paleoclimatology and Ancient Environments*. Springer, Dordrecht, Pays-bas, pp. 856–862.
- Willms, C., 1989. *Zum Aussterben des europäischen Wildesels*. Germania, 67, p. 143–148.
- Woillard, G.M., 1978. Grande Pile peat bog: A continuous pollen record for the last 140,000 years. *Quaternary Research*, 9, p. 21.
- Woillard, G.M., Mook, W.G., 1982. Carbon-14 dates at grande pile: correlation of land and sea chronologies. *Science*, 215, p. 159–161.
- Wright, E., Viner-Daniels, S., 2015. Geographical variation in the size and shape of the European aurochs (*Bos primigenius*). *Journal of Archaeological Science*, 54, p. 8–22.
- Wronski, T., Sandouka, M.A., Plath, M., Cunningham, P., 2010. Differences in sexual dimorphism among four gazelle taxa (*Gazella* spp.) in the Middle East. *Animal Biology*, 60, p. 395–412.

- Wüst, E., 1901. Das Pliozän und das älteste Pleistozän Thüringens? Nördlich vomThüringer Walde und Westlich von der Saale. *Abhandlungen der Naturforsegung Gessellschaften zu Halle*, 23, 1–352 p.
- Zelikson, E.M., 1997. The flora and vegetation in Europe during the Alleröd. *Quaternary International*, 41–42, p. 97–101.
- Zimov, S.A., Chuprynin, V.I., Oreshko, A.P., Chapin III, F.S., Reynolds, J.F., Chapin, M.C., 1995. Steppe-Tundra Transition: A Herbivore-Driven Biome Shift at the End of the Pleistocene. *The American Naturalist*, 146.
- Zimov, S.A., Zimov, N.S., Tikhonov, A.N., Chapin III, F.S., 2012. Mammoth steppe: a high-productivity phenomenon. *Quaternary Science Reviews*, 57, p. 26–45.
- Zhigotsky, V.Y., 1982. Korennoe izmenenie geokhimii landshaftov na nizmennostyah Severo-Vostoka SSSR na granice Pleistocene-Holocene, *in*: Shumilov, Y.V. (Ed.), *Merzlotno-Geologicheskie Processi I Paleogeografia Nizmennostei Severo-Vostoka Azii*. Magadan, pp. 101–110.

Table des figures



Figure 1 : Echelle chronologique du Quaternaire modifiée (Cohen et Gibbard, 2011).	.21
Figure 2 : Courbe de l'intensité des radiations solaires en fonction des paramètres orbitaux de Milankovitch pour les derniers 190 000 ans, adaptée de W. Koppën et A. Wegener, 1924.	.24
Figure 3 : Cycles orbitaux de Milankovic régulant l'insolation terrestre.	.25
Figure 4 : Anomalies de températures du Dôme C, Vostok. Le graphique du haut montre les correspondances avec les cycles de Dansgaard-Oeschger enregistrés par le North Greenland Ice Core Project. Les stades isotopiques sont indiqués et les transitions numérotés de TI à TIX. D'après Jouzel et al., 2007.	.29
Figure 5 : Figure 8 : Carte de végétation européenne (Ozenda et Borel, 2000) avec les divisions géobotaniques principales d'Europe (Ozenda, 1994).	.31
Figure 6 : Groupement phytogéographiques fin Pliocène de la Sila projetés sur un climatogramme avec les gradients altitudinaux en phases glaciaire et interglaciaire représentés (d'après Combourieu-Nebout et al., 2000).	.33
Figure 7 : Schéma des successions végétales pendant les cycles du Pléistocène moyen et supérieur (Beaulieu (de) et al., 2006).	.33
Figure 8 : Carte schématique de l'Eurasie et du Nord-Est de l'Amérique du Nord illustrant l'extension maximale de la steppe à Mammouth et les facteurs environnementaux qui l'ont permis (d'après Guthrie, 2001).	.36
Figure 9 : Température de l'air pendant le Saalien en : a) hiver ; b) été ; c) moyenne annuelle des précipitations ; d) convergence des flux d'humidité. Le trait noir représente les limites de l'inlandsis (Colleoni et al., 2009a).	.37
Figure 10 : Modélisation de la couverture végétale durant le Saalien (Colleoni et al., 2009b).	.38
Figure 11 : Modèle schématisé des communautés et de leur délimitation selon a) Clements et b) Gleason. Chaque couleur correspond à un taxon, <i>in</i> Royer, 2013.	.39
Figure 12 : Représentation schématique théorique des recolonisations post-glaciaires des espèces tempérées à partir des trois zones refuges européennes principales (Hewitt, 2000).	.41
Figure 13 : Carte de l'Europe et de l'Asie occidentale représentant les différents refuges proposés. En rouge les refuges des taxons tempérés, en bleu, ceux des taxons de milieux froids (Stewart et al., 2010).	.41
Figure 14 : Répartition des sites ayant livré des fossiles de pré-néandertaliens (triangles) et de néandertaliens anciens (carré). La zone grise figure leur répartition maximum supposée (Serangeli et Bolus, 2008).	.47
Figure 15 : Reconstitution d'un aurochs (dessin numérique; avec l'aurorisation de phan-tom.deviantart.com)	.54
Figure 16 : Phylogénie des aurochs durant le Pléistocène en Afrique et en Eurasie, d'après Martinez-Navarro, 2010, modifiée.	.55
Figure 17 : dessin du <i>Bison priscus</i> d'Altamira, source : Wikicommons	.56
Figure 18 : Position biochronologique de la lignée des bisons en Italie (d'après Masini et al., 2013, modifiée)	.57
Figure 19 : Estimation de la distribution maximum de l'aurochs durant le Pléistocène (zone grise et hachurée) et	

durant l'Holocène (zone grise), d'après Vuure, 2005	.59
Figure 20 : Répartition maximale du <i>Bison priscus</i> selon Guthrie, 1990 ; Cardoso, 1993 ; Kahlke, 1994	.61
Figure 21 : Tarpan du Bugey de souche polonaise (source : arthen-tarpan.fr)	.62
Figure 22 : Figure 8 : Démographie des chevaux au cours des deux derniers millions d'années. En rouge : ancêtre commun le plus récent âgé de 4,5 Ma ; en bleu : ancêtre commun le plus récent âgé de 4 Ma. Renouvellement générationnel supposé de 8 ans, in Orlando et al., 2013.	.64
Figure 23 : Arbre phylogénique des équidés d'Europe de l'Ouest depuis le Günz, d'après Prat, 1968, modifiée	.71
Figure 24 : Distribution maximale des chevaux durant le Quaternaire (résolution : 10 km). La carte superpose la distribution des équidés durant l'Holocène et à la fin du Pléistocène, in Naundrup et Svenning, 2015.	.75
Figure 25 : Composition et évolution des groupes sociaux chez les chevaux sauvages, in Bignon, 2003.	.76
Figure 26 : Position phylogénétique des <i>Rhinocerotidea</i> depuis l'Eocène. La couleur associée à chaque rhinocéros indique sa position géographique : rouge, Afrique ; bleu, Eurasie ; violet, Extrême-Orient (Asie de l'Est et du Sud-Est incluses), in Deng et al., 2011 d'après Antoine, 2002. <i>Dihopphus kirchbergensis</i> est synonyme de <i>Stephanorhinus kirchbergensis</i> .	.77
Figure 27 : Cladogramme des caractères crâniens et dentaires du genre <i>Stephanorhinus</i> , in Lacomat, 2003.	.81
Figure 28 : Distribution stratigraphique des différents rhinocéros en Europe de l'Ouest au cours du Quaternaire, in Made (van der), 2010 modifiée.	.86
Figure 30 : Reconstitution du squelette de <i>S. hundsheimensis</i> à partir d'un individu mâle d'Untermabfeld daté de 1,05 Ma (Kahlke, 2006).	.87
Figure 29 : Aire de répartition approximative de <i>S. hundsheimensis</i> , in Kahlke, 1969	.87
Figure 31 : Aire de répartition approximative de <i>S. hemitoechus</i> en Europe et en Asie, d'après Pushkina, 2007.	.88
Figure 32 : Aire de répartition approximative de <i>S. kirchbergensis</i> , in Billia et Zervanova, 2015.	.89
Figure 33 : Aire de répartition approximative maximale de <i>C. antiquitatis</i> (d'après Kahlke et Lacomat, 2008).	.91
Figure 34 : Position géographique et chronologique des gisements du corpus d'étude.	.98
Figure 36 : Plan du gisement de Camp-de-peyre, in Le Tensorer, 1981.	.99
Figure 35 : Emplacement géographique de Camp-de-peyre	.99
Figure 37 : Stratigraphie générale (Coupe II) du site de Camp-de-peyre, in Le Tensorer, 1981.	.100
Figure 39 : Profil transversal du versant gauche de la vallée du Manaurie au droit du site de La Micoque, in Texier, 2009	.102
Figure 38 : Emplacement géographique de La Micoque	.102
Figure 40 : Séquence stratigraphique de La Micoque avec lithostratigraphie du témoin principal. a : horizon K du sol de surface ; b : horizons cimentés par des carbonates ; c : niveaux diamictiques rouges ; d : alluvions graveleuses à stratification horizontales mal exprimée ; e : alluvions graveleuses à stratification entrecroisée ; f : allu-	

vions argileuses ; g : substratum et blocs calcaires volumineux. Les couches indiquées proviennent des travaux de Peyrony, 1938 et de Laville et Rigaud, 1969. Les ensembles F1 et F2 ont été définis par Texier, 2009, <i>in</i> Texier, 2009, modifié.	.103
Figure 41 : Essai de reconstitution de l'environnement morfo-sédimentaire lors des occupations humaines. En gris, la rivière à chenaux tressés. a : alluvions grossières ; b : éboulis ; c : alluvions à stratification sub-horizontale ; d : alluvions à stratification entrecroisée ; e : alluvions argileuses ; f : altérites et coulées de débris formées aux dépens de celles-ci, <i>in</i> Texier, 2009.	.106
Figure 44 : Relevé topographique de la cavité de l'Igue des Rameaux, d'après F. Rouzaud et al., 1990a, <i>in</i> Coumont, 2006.	.107
Figure 43 : Plan simplifié de la cavité. Modifié d'après Rouzaud et al., 1990a. La flèche indique le Nord et les lettres, les secteurs de fouille, <i>in</i> Boudadi-Maligne, 2010.	.107
Figure 42 : Emplacement géographique de l'Igue des Rameaux	.107
Figure 45 : Emplacement géographique de Lunel-Viel	.111
Figure 46 : Plan des cavités de Lunel-Viel, <i>in</i> Boudadi-Maligne, 2010	.112
Figure 47 : Coupe longitudinale de Lunel-Viel à la fin du Pléistocène ancien, au Mindel-Riss et actuellement, <i>in</i> Bonifay, 1981.	.113
Figure 48 : Stratigraphie de la grotte de Lunel-Viel I, <i>in</i> Boudadi-Maligne, 2010.	.114
Figure 49 : Emplacement géographique de Payre	.117
Figure 50 : Plan de la terrasse de Payre, <i>in</i> Moncel et al., 2008	.118
Figure 51 : Etapes de l'accumulation des dépôts sédimentaire à Payre, <i>in</i> Bocherens et al., 2016	.119
Figure 52 : Représentation schématique de la séquence du site de Payre, <i>in</i> Daujeard et al., 2011	.123
Figure 54 : Plan générale de la grotte de Rigabe, <i>in</i> Escalon de Fonton et Lumley (de), 1960	.124
Figure 55 : Coupe générale de la grotte de Rigabe, <i>in</i> Escalon de Fonton et Lumley (de), 1960	.124
Figure 53 : Emplacement géographique de Rigabe	.124
Figure 56 : Coupe stratigraphique schématique, transversale de l'entrée de la grotte de Rigabe, <i>in</i> Bonifay, 1965	.126
Figure 57 : Datation relative de la séquence stratigraphique de la grotte de Rigabe, <i>in</i> Lumley (de), 1971.	.129
Figure 59 : Plan de La Chaise-de-Vouthon, <i>in</i> Debénath, 1974a.	.130
Figure 58 : Emplacement géographique de l'abri Suard.	.130
Figure 60 : Coupe stratigraphique synthétique, <i>in</i> Debénath, 1974	.131
Figure 61 : Os cochés de l'abri Suard, <i>in</i> Debénath, <i>in</i> Buisson-Catil et Primault, 2010.	.133
Figure 62 : Synthèse des données climatiques en fonction des niveaux sédimentaires de Suard à partir de l'étude de la grande faune, <i>in</i> Griggro, 1995.	.135

Figure 64 : Plan du conduit karstique et localisation des sites du Pech de l'Azé I et II, <i>in</i> Texier, 2009.	.136
Figure 63 : Emplacement géographique de Pech de l'Azé II	.136
Figure 65 : Séquence stratigraphique de la coupe n°5. Les chiffres 1 à 4 correspondent aux unités sédimentaires de Texier, 2009. Les chiffres entre parenthèses correspondent aux unités définies par H. Laville, 1973. a : imprégnation calcitique ; b : pseudomycelium ; c : diamicton ; d : cailloutis semi-ouvert ; e : sables à stratifications entrecroisées, <i>in</i> Texier, 2009.	.138
Figure 66 : Datations U/Th obtenues au Pech de l'Azé II, <i>in</i> Jacobs, 2016	.142
Figure 68 : Plan schématique de la grotte-abri de Combe-Grenal, d'après Bordes, <i>in</i> Laquay, 1981	.143
Figure 67 : Emplacement géographique de Combe-Grenal	.143
Figure 69 : Coupe stratigraphique synthétique de Combe-Grenal. Fouille Bordes, d'après Bordes, 1972.	.145
Figure 71 : Position des trois cavités du site de Coudoulous et des emplacements de fouille, dessin J. Jaubert, <i>in</i> Couchoud, 2006.	.148
Figure 70 : Emplacement géographique des sites de Coudoulous	.148
Figure 72 : Plan des fouilles de Clottes et Bonifay (en rouge) et de Brugal (bleu et violet), <i>in</i> Brugal et al., 2000.	.150
Figure 73 : Séquence stratigraphique de Coudoulous II, Brugal, comm. pers., et <i>in</i> Thery et al., 2008	.151
Figure 74 : Visualisation des dates associées aux ensembles de Coudoulous II. Courbe chrono-climatique <i>in</i> Martison et al., 1987, <i>in</i> Bradley, 1999. Modifié.	.154
Figure 76 : Plan du gisement de Peyre, modifié, d'après Brugal et Jaubert, 1991, <i>in</i> Fourvel, 2012.	.155
Figure 75 : Emplacement géographique de Peyre	.155
Figure 77 : Coupe stratigraphique de Peyre II, d'après Brugal et Jaubert, <i>in</i> Fourvel, 2012.	.157
Figure 78 : Position chronologique supposée de Peyre I et II, d'après Vernet et al., 2008, modifié.	.160
Figure 79 : Variables et attributs utilisés pour l'analyse de la méso-usure dentaire. OR = relief occlusal noté « haut » (h) ou « bas » (l) et la forme des cuspides (CS) notée pointue (s), arrondie (r) et plate (b). Echelle : 5mm (d'après Kaiser et Fortelius, 2003).	.164
Figure 80 : Echelle utilisée dans le cadre de l'analyse de méso-usure dentaire. Exemple sur des dents de chevaux. Figure de F. Rivals, non publiée.	.165
Figure 81 : Photographie d'une molaire (émail) de rhinocéros présentant des micro-traces d'origine alimentaire.	.166
Figure 82 : Comparaison des traces observables sur le protocône d'une dent de cheval avant l'expérimentation (A) et après (B).	.171
Figure 83 : Indice (DVL/DMD*100) et diamètre mésio-distal moyen au point P (1 cm au-dessus du collet) des P3 et P4 supérieures de <i>Bos</i> et de <i>Bison</i> des gisements de l'étude et des gisements de comparaison. Les effectifs sont indiqués entre parenthèses. Les points correspondent à des moyennes accompagnées de leur écart-type.	.190

- Figure 84 : Indice (DVL/DMD*100) au point P (1cm au-dessus du collet) des M1, M2 et M3 supérieures de *Bos* et de *Bison* des gisements de l'étude et des gisements de comparaison. Les effectifs pour chaque site sont indiqués à côté des moyennes. **.195**
- Figure 85 : Diagramme de Simpson des moyennes de l'indice DVL/DMD*100 chez les bisons du Pléistocène moyen (en noir) et du Pléistocène supérieur (en gris), au point P. Référence 0 : Aurochs des couches 35 à 1 de Combe Grenal, n= 2 (Guadelli, 1987). **.197**
- Figure 86 : Variations morphologiques des prémolaires inférieures (type I : *Bos* ; type II : *Bison*), in Slott-Moller, 1990. **.198**
- Figure 87 : Indice (DVL/DMD*100) P2 (au collet), P3 et P4 (au point P : 1cm au-dessus du collet) des inférieures de *Bos* et de *Bison* des gisements de l'étude et des gisements de comparaison. Les effectifs sont signalés à côté des moyennes. **.201**
- Figure 88 : Indice (DVL/DMD*100) au point P (1cm au-dessus du collet) des M1, M2 et M3 inférieures de *Bos* et de *Bison* des gisements de l'étude et des gisements de comparaison. **.206**
- Figure 89 : Graphique bivarié du nombre moyen de ponctuations et de rayures observés sur l'émail des dents des aurochs (carré) et des bisons (rond). Les aires grises correspondent aux ellipses gaussiennes de confiance (p = 0,95) des barycentres de brouteurs et pisseurs actuels, d'après Rivals et Lister, 2016. **.209**
- Figure 90 : Rayures et ponctuations observées à la binoculaire (grossissement : x 35) sur les M2 supérieures de bovins associés à leur catégorie alimentaire **.210**
- Figure 91 : Pourcentage des dents présentant moins de 17 rayures dans une collection, *mesowear score* (MWS) et changement de modes d'alimentation des aurochs et des bisons à travers le temps. Pour la méso-usure, la ligne en pointillée représente la limite entre les pisseurs et brouteurs actuels (MWS = 2). La zone grise indique l'étendue des valeurs des mangeurs-mixtes actuels qui se superpose en partie avec la variabilité des pisseurs et des brouteurs actuels. D'après Rivals et Lister, 2016. **.211**
- Figure 92 : Analyse en composante principale de l'alimentation des aurochs (carrés) et des bisons (ronds) du Pléistocène moyen et supérieur selon trois variables (nombre moyen des rayures, *mesowear score* et pourcentage des dents d'une collection présentant moins de 17 rayures). Les couleurs renvoient aux gisements (vert : Pech de l'Azé II ; bleu : Coudoulous II c.9 ; orange : Combe-Grenal c.63 à 56 ; rouge : Payre ; violet : Suard). **.213**
- Figure 93 : Graphique bivarié comparant les écarts-types et les coefficients de variation du nombre moyen de rayures par gisement et taxons représenté une carte thermique (probabilité d'erreur) délimitant trois zones. Zone A : occupation courte (une saison ou moins), zone B : occupation longue (quelques mois à une année), zone C : occupation entrecoupée (petits événements non-contigus à l'échelle d'une année). D'après Rivals et al., 2015b. **.214**
- Figure 94 : Comparaison des caractéristiques morphologiques des faces antérieures et médiales des portions distales des humérus de *Bison* (gauche, Camp-de-peyre n°?) et de *Bos* (droit, Rigabe n°95) **.218**
- Figure 95 : Indice d'épaisseur de l'extrémité distale (DTmax dist et DAPmaxdist) à gauche et de la diaphyse (DT diaphyse et DAP diaphyse) à droite des humérus de bisons et d'aurochs étudiés. Les carrés représentent les *Bison* et les cercles, *Bos*. **.219**
- Figure 96 : Indice d'épaisseur de l'extrémité proximale (DT proximal et DAP proximal) en haut et de la diaphyse (DT diaphyse et DAP diaphyse) en bas des radius de bisons et d'aurochs étudiés. Les carrés représentent les *Bison* et les cercles, *Bos*. **.223**

- Figure 97 : Comparaison des caractéristiques morphologiques en vue postérieure des capitato-trapézoïdes gauches de *Bison* (Camp-de-peyre n°?) et de *Bos* (Pech de l'Azé II c.8 n°530) **.225**
- Figure 98 : Rapport de la largeur maximale des capitato-trapézoïde par rapport à leur longueur. Les carrés représentent les bisons et les ronds, les aurochs. **.226**
- Figure 99 : Présence de facette pour le métacarpien V sur la face palmaire des métacarpiens III-IV d'aurochs (gauche, Rameaux-Aval n°? et droit, Rigabe n°687) **.230**
- Figure 100 : Comparaison de la morphologie générale de l'extrémité distale des métacarpiens III-IV d'aurochs et de bisons (mâles et femelles) de la couche 9 de Coudoulous II (aurochs mâle : droit, n°20583 ; bison mâle : gauche, n°Q21-1015 ; bison femelle : gauche, n°10472) **.231**
- Figure 101 : Comparaison des « indices de Delpech » calculés sur l'échantillon étudié et sur différents gisements pléistocènes de comparaisons. Les bisons (carrés) sont situés à gauche et les aurochs (ronds) à droite. Les formes pleines correspondent à l'indice mesuré sur les mâles et les formes évidées à celui calculé sur les femelles. Les chiffres à côté des points correspondent aux effectifs. **.232**
- Figure 102 : Rapport de la largeur maximale des métacarpiens III-IV par rapport à leur épaisseur. Les carrés représentent les bisons et les ronds, les aurochs. **.233**
- Figure 103 : Diagramme de Simpson des dimensions moyennes des métacarpiens III-IV de *Bos primigenius* femelles. Référence 0 : *Syncerus caffer*. **.234**
- Figure 104 : Indice de robustesse des métacarpiens III-IV des aurochs du Pléistocène moyen et supérieur en fonction de leur sexe. Les chiffres à côté des points correspondent aux effectifs. **.236**
- Figure 105 : Ostéométrie comparée du genre *Bison* (femelles et mâles) provenant des principaux gisements plio-pléistocènes d'Europe occidentale (redessiné d'après Sher, 1997b et Brugal et Fosse, 2005). Les moyennes des sites étudiés et des sites de comparaison sont représentées avec leur écart-types. Les chiffres à côté des points correspondent aux effectifs. **.237**
- Figure 106 : VSI* sur les mesures des métacarpiens III-IV des bisons femelles du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *Syncerus caffer*. **.238**
- Figure 107 : Diagramme de Simpson des dimensions moyennes des métacarpiens III-IV de *Bison priscus* femelles. Référence 0 : *Syncerus caffer*. **.239**
- Figure 108 : Indice de robustesse des métacarpiens III-IV des bisons du Pléistocène moyen et supérieur en fonction de leur sexe. Les chiffres à côté des points correspondent aux effectifs. **.240**
- Figure 109 : Vue antérieure des tibias droits de bisons et d'aurochs de Camp-de-peyre (n°?) et Coudoulous II c.9 (n°1) **.242**
- Figure 111 : Rapport de la largeur distale maximale tibias et de son épaisseur distale maximale. Les carrés représentent les bisons et les ronds, les aurochs. **.244**
- Figure 110 : Comparaison morphologique de l'extrémité distale de tibia de bisons (gauche, Suard n°?) et d'aurochs (droit, Peyre n°131). **.244**
- Figure 112 : Comparaison de la position des facettes articulaire de la surface distale des cubonaviculaires droits de bisons (Payre c. D n°325) et d'aurochs (Pech de l'Azé II c. 4 n°141). **.247**
- Figure 113 : Distinction des bovinés mâles et femelles à partir de la longueur et de la largeur maximales du cubo-na-

viculaire.	.248
Figure 114 : Morphologie comparée de la face médiale du calcanéum gauches de bison (n°11481) et d'aurochs (n°10110). En particulier, la courbure différente du <i>sustentaculum tali</i>	.249
Figure 115 : Distinction des bovinés mâles et femelles à partir de la largeur et de l'épaisseur du <i>tuber calcanei</i> .	.250
Figure 116 : Morphologie comparée de la surface plantaire de talus gauches des bisons (Payre c. D n°193) et des aurochs (Pech de l'Azé II c. 4 n°?)	.251
Figure 117 : Distinction des bovinés mâles et femelles à partir de la longueur et de l'épaisseur médiale du talus.	.252
Figure 118 : Comparaison des « indices de Delpech » calculés sur l'échantillon étudié et sur différents gisements pléistocènes de comparaisons. Les bisons (carrés) sont situés à gauche et les aurochs (ronds) à droite. Les formes pleines correspondent à l'indice mesuré sur les mâles et les formes évidées à celui calculé sur les femelles. Le sexe du métatarsiens III-IV de Suard n'a pas pu être déterminé. Les chiffres à côté des points correspondent aux effectifs.	.254
Figure 119 : Rapport de la largeur maximale des métatarsiens III-IV par rapport à leur épaisseur. Les carrés représentent les bisons et les ronds, les aurochs. A Lunel-Viel, l'épaisseur (DAP) est prise au minimum et non pas au milieu de la diaphyse.	.255
Figure 120 : Diagramme de Simpson des moyennes des dimensions des métatarsiens III-IV d'aurochs du Pléistocène. Référence 0 : <i>Syncerus caffer</i> . La valeur indiquée pour l'épaisseur de la diaphyse des individus de Lunel-Viel est issue de Brugal, 1985.	.257
Figure 121 : Indice de robustesse des métatarsiens III-IV des aurochs du Pléistocène moyen et supérieur en fonction de leur sexe. Les chiffres à côté des points correspondent aux effectifs.	.258
Figure 122 : Comparaison des moyennes des métatarsiens de différentes populations de grands bovidés du Pléistocène inférieur (Villafranchien), du Pléistocène moyen et du Pléistocène supérieur. En rouge sont indiqués les sites des corpus d'étude et de comparaison de ce travail : les moyennes affichées ne concernent que les individus mâles. D'après Brugal, 1995. Les chiffres à côté des points correspondent aux effectifs.	.259
Figure 123 : Diagramme de Simpson des moyennes des dimensions des métatarsiens III-IV de bisons du Pléistocène. Référence 0 : <i>Syncerus caffer</i> .	.260
Figure 124 : Indice de robustesse des métatarsiens III-IV des bisons du Pléistocène moyen et supérieur en fonction de leur sexe. Les chiffres à côté des points correspondent aux effectifs.	.262
Figure 125 : Distinction des bovinés mâles et femelles à partir de la largeur et de l'épaisseur proximale de la première phalange.	.265
Figure 126 : Distinction des bovinés mâles et femelles à partir de la largeur et de l'épaisseur de la diaphyse de la deuxième phalange.	.267
Figure 127 : Distinction des bovinés mâles et femelles à partir de la longueur dorsale et de la hauteur de la troisième phalange.	.268
Figure 128 : Estimation du poids moyen des aurochs des gisements étudiés en fonction des M2 supérieures (noire), M3 inférieures (vert), M2 inférieures (marron), M1 inférieures (rouge) et P4 inférieures (violet). Les équations utilisées (Legendre, 1986 et Janis, 1990) sont détaillées dans le chapitre III-partie II-2-b. La moyenne pour	

- chaque gisement est indiquée par la ligne noire. Le *mesowear score* est figuré pour chaque site à titre indicatif. **.272**
- Figure 129 : Estimation du poids des aurochs de la fin du Pléistocène moyen (à gauche) et du début du Pléistocène supérieur (à droite) en fonction des stades isotopiques et de leurs localisations géographiques. **.274**
- Figure 130 : Estimation du poids moyen des bisons des gisements étudiés en fonction des M2 supérieures (noire), M3 inférieures (vert), M2 inférieures (marron), M1 inférieures (rouge) et P4 inférieures (violet). Les équations utilisées (Legendre, 1986 et Janis, 1990) sont détaillées dans le chapitre III-partie II-2-b. La moyenne pour chaque gisement est indiquée par la ligne noire. Le *mesowear score* est figuré pour chaque site à titre indicatif. **.276**
- Figure 131 : Vues frontales, latérales et ventrales des crânes de chevaux de Camp-de-peyre, Lunel-Viel et l'Igue des Rameaux-Amont. **.284**
- Figure 132 : Longueur moyenne des P3-4 et M1-2 (mêlées) par rapport à la longueur moyenne des protocônes des P3-4 et M1-2 supérieures. En noir, les sites du Pléistocène moyen, en blanc, les sites du Pléistocène supérieur. **.308**
- Figure 133 : VSI* sur les P3-4, M1-2 et M3 supérieures des gisements de l'étude et du corpus de référence **.310**
- Figure 134 : Comparaison des indices protocôniques des P2, P3-4, M1-2 et M3 A : Camp-de-peyre ; B : Coudoulous II, couche 9 ; C : Lunel-Viel ; D : La Micoque. **.312**
- Figure 135 : Comparaison des indices protocôniques des P2, P3-4, M1-2 et M3 E : Pech de l'Azé II ; F : Peyre ; G : Les Rameaux ; H : Rigabe ; I : Suard **.313**
- Figure 136 : Graphique bivarié du nombre moyen de ponctuations et de rayures observés sur l'émail des dents des chevaux. Les aires grises correspondent aux ellipses gaussiennes de confiance ($p = 0,95$) des barycentres de brouteurs et paiseurs actuels, d'après Rivals et Lister, 2016. **.338**
- Figure 137 : Rayures et ponctuations observées à la binoculaire (grossissement : x 35) sur les M2 supérieures d'équidés associées à leur catégorie alimentaire. **.339**
- Figure 138 : Pourcentage des dents dotées de peu de rayures (0-17) présentes dans une collection, *mesowear score* (MWS) et changement de modes d'alimentation des chevaux à travers le temps. Pour la méso-usure, la ligne en pointillée représente la limite entre les paiseurs et brouteurs actuels (MWS = 2). La zone grise indique l'étendue des valeurs des mangeurs mixtes actuels qui se superpose en partie avec la variabilité des paiseurs et des brouteurs actuels. D'après Rivals et Lister, 2016. **.340**
- Figure 139 : Classification ascendante hiérarchique des données de micro- et de méso-usure dentaire des chevaux étudiés. **.342**
- Figure 140 : Graphique bivarié comparant les écarts-types et les coefficients de variation du nombre moyen de rayures par gisement et taxons représenté une carte thermique (probabilité d'erreur) délimitant trois zones. Zone A : occupation courte (une saison ou moins), zone B : occupation longue (quelques mois à une année), zone C : occupation entrecoupée (petits événements non-contigus à l'échelle d'une année). D'après Rivals et al., 2015b. **.343**
- Figure 141 : Caractères morphologiques observés sur un radius gauche de cheval de Lunel-Viel (n°4977). Le sillon tendineux, le creusement médian sur la face postérieure et l'évasement de l'extrémité distale sont soulignés. **.348**

- Figure 142 : Répartition des chevaux de l'étude et des chevaux du corpus de comparaison en fonction du diamètre transversal maximal de l'extrémité distale et du diamètre transversal de la diaphyse du radius. **.349**
- Figure 143 : Vues antérieure et postérieure de métacarpiens III droits de l'Igue des Rameaux (non numérotés) **.354**
- Figure 144 : Boîtes à moustache comparant l'indice caballin ($Dtsusartdist*100/Dtdist$) des métacarpes des chevaux du corpus d'étude et de comparaison. **.355**
- Figure 145 : VSI* sur les métacarpiens III des gisements de l'étude et du corpus de référence **.357**
- Figure 146 : Boîtes à moustache comparant l'indice de robustesse ($DTdia*1000/Longueur$) des métacarpes des chevaux du corpus d'étude et de comparaison. **.360**
- Figure 147 : Vue distale des talus des chevaux des Rameaux (droit, Aval n°? ; gauche, Amont n°8) et de Suard (gauche, n°P20-12). **.362**
- Figure 148 : Boîtes à moustache comparant l'indice petite facette/grande facette distale*100 des talus des chevaux du corpus d'étude. **.363**
- Figure 149 : Répartition des chevaux de l'étude et des chevaux du corpus de comparaison en fonction de la hauteur et de la largeur maximales du talus. La zone grise représente l'espace correspondant aux talus plus hauts que larges. **.364**
- Figure 150 : Répartition des chevaux de l'étude et des chevaux du corpus de comparaison en fonction de la hauteur et de la largeur maximales du calcaneus. **.366**
- Figure 151 : Morphologie comparée des métatarsiens III gauches des chevaux de Camp-de-peyre (n°?) (pas de facette pour le petit cunéiforme) et de Pech de l'Azé II c. 4 (n°731) (facette présente) **.367**
- Figure 152 : Boîtes à moustache comparant l'indice caballin ($DTsusartdist*100/DTmaxdist$) des métatarsiens III des chevaux du corpus d'étude. **.368**
- Figure 153 : VSI* sur les métatarsiens III des gisements de l'étude et du corpus de référence. **.371**
- Figure 154 : Boîtes à moustache comparant l'indice de robustesse ($DT dia*1000/Longueur$) des métatarsiens III des chevaux du corpus d'étude. **.373**
- Figure 155 : Anatomie comparée des premières phalanges antérieures gauches de chevaux de La Micoque (c. E n°1014) et de Suard (c. 51 n°?). L'insertion ligamenteuse est plus marquée sur l'exemplaire de Suard. **.376**
- Figure 156 : Boîtes à moustache comparant l'indice de robustesse ($DT dia*1000/Longueur$) des premières phalanges antérieures et postérieures des chevaux du corpus d'étude et du corpus de comparaison. **.378**
- Figure 157 : Rapport de la largeur maximale des phalanges III par rapport à la largeur de l'articulation pour la phalange II des chevaux du corpus d'étude et du corpus de comparaison. **.379**
- Figure 158 : Phénogramme construit sur la base de données morphométriques concernant les dents et le squelette postcrânien conduit sur les gisements de l'étude offrant des données suffisamment complètes **.383**
- Figure 159 : Synthèse des attributions taxinomiques des chevaux de Camp-de-peyre, Combe-Grenal, Coudoulous II c. 9, Lunel-Viel I, IV et V, La Micoque, Payre, Pech de l'Azé II c. 9 à 6, Pech de l'Azé II c. 4, Peyre, l'Igue des Rameaux (Amont et Aval), Rigabe et l'Abri Suard. **.388**
- Figure 160 : Diagramme de Simpson comparant les segments des membres des chevaux de l'étude à une même référence : *Equus hemionus* (données : V. Eisenmann). La longueur moyenne de chacune des portions osseuses

- est considérée excepté pour les phalanges III où la largeur maximale moyenne a été prise en compte. **.392**
- Figure 161 : Position géographique des gisements étudiés en fonction des domaines climatiques auxquels ils sont soumis et évolution de la taille des chevaux de ces gisements au cours du temps. Les individus sont mis à l'échelle en fonction d'*Equus hemionus* (data Eisenmann). **.396**
- Figure 162 : Diagramme de Simpson comparant des mesures crâniennes de *Coelodonta* européens du Pléistocène moyen et supérieur. La référence 0 correspond aux mesures de *C. antiquitatis* (Guérin, 1980). **.402**
- Figure 163 : Vue latérale du crâne et de la mandibule du *Coelodonta* du l'Igüe des Rameaux-Amont monté sur socle. Echelle non disponible. Photo J.-Ph. Brugal **.402**
- Figure 164 : Diagramme de Simpson comparant des dents déciduales supérieures de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980). **.404**
- Figure 165 : Diagramme de Simpson comparant des dents déciduales supérieures de *Stephanorhinus* du Pléistocène inférieur et moyen. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980). **.406**
- Figure 166 : Diagramme de Simpson comparant des dents définitives supérieures de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980). **.409**
- Figure 167 : Diagramme de Simpson comparant des dents définitives supérieures de *Stephanorhinus etruscus*, *S. hundsheimensis* et *S. hemitoechus* du Pléistocène inférieur, moyen et supérieur. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980). **.411**
- Figure 168 : Diagramme de Simpson comparant des dents définitives supérieures de *Stephanorhinus kirchbergensis* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980). **.413**
- Figure 169 : Nuage de points comparant la longueur par rapport à la largeur des D3 inférieures de *S. kirchbergensis* du Pléistocène moyen et supérieur. **.415**
- Figure 170 : Diagramme de Simpson comparant des dents définitives inférieures de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980). **.417**
- Figure 171 : Nuage de points comparant la longueur par rapport à la largeur des M1 inférieures de *Stephanorhinus etruscus* (Senèze), *S. hundsheimensis* (Vallonet) et *S. hemitoechus* (Arago et Prince) du Pléistocène moyen et supérieur. **.418**
- Figure 172 : Diagramme de Simpson comparant des dents définitives inférieures de *Stephanorhinus kirchbergensis* du Pléistocène moyen et supérieur. . Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980). **.420**
- Figure 173 : Graphique bivarié du nombre moyen de punctuations et de rayures observées sur l'émail des dents des rhinocéros). Les ronds représentent les *Coelodonta*, les carrés, les *Stephanorhinus hemitoechus* et l'octogone, *Stephanorhinus kirchbergensis*. Les aires grises correspondes aux ellipses gaussiennes de confiance ($p = 0,95$) des barycentres de brouteurs et paiseurs actuels, d'après Rivals et Lister, 2016. **.423**
- Figure 174 : Rayures et punctuations observées à la binoculaire (grossissement : x 35) sur les M2 supérieures de rhinocérotidés associées à leur catégorie alimentaire. Sur certaines dents (*Coelodonta* : Rameaux-Amont et Suard et *S. kirchbergensis* : Pech de l'Azé II c. 9 à 6), la forme en octogone de la structure de l'émail des rhinocérotidés est visible. **.424**
- Figure 175 : Pourcentage des dents dotées de peu de rayures (0-17) présentes dans une collection, mesowear score (MWS) et changement de modes d'alimentation des rhinocéros à travers le temps. Les ronds représentent les *Coelodonta*, les carrés, les *Stephanorhinus hemitoechus* et l'octogone, *Stephanorhinus kirchbergensis*. Pour la mé-

- so-usure, la ligne en pointillée représente la limite entre les pisseurs et brouteurs actuels (MWS = 2). La zone grise indique l'étendue des valeurs des mangeurs-mixtes actuels qui se superpose en partie avec la variabilité des pisseurs et des brouteurs actuels. D'après Rivals et Lister, 2016. **.425**
- Figure 176 : Graphique bivarié comparant les écarts-types et les coefficients de variation du nombre moyen de rayures par gisement et taxons représenté une carte thermique (probabilité d'erreur) délimitant trois zones. Zone A : occupation courte (une saison ou moins), zone B : occupation longue (quelques mois à une année), zone C : occupation entrecoupée (petits événements non-contigus à l'échelle d'une année). D'après Rivals et al., 2015b. **.427**
- Figure 177 : Nuage de points comparant la largeur de la diaphyse par rapport à son épaisseur de l'humérus des *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Les chiffres représentent les effectifs. **.431**
- Figure 178 : Nuage de points comparant la largeur de l'extrémité distale par rapport à son épaisseur de l'humérus des *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Les chiffres représentent les effectifs. **.432**
- Figure 179 : Nuage de points comparant la largeur de la diaphyse par rapport à son épaisseur de l'humérus de *S. etruscus* (Senèze), *S. hundsheimensis* (Vallonet, Soleilhac) et *S. hemitoechus* (Grotte de Mars) du Pléistocène moyen et supérieur. Les chiffres représentent les effectifs. **.433**
- Figure 180 : Diagramme de Simpson comparant les radius de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *S. kirchbergensis* (Guérin, 1980). **.435**
- Figure 181 : Diagramme de Simpson comparant les radius de *S. etruscus* (Valdarno), *S. hundsheimensis* (Vallonet, Pietrafitta) et *S. hemitoechus* (Villavieja) du Pléistocène inférieur, moyen et supérieur. Référence 0 : *S. kirchbergensis* (Guérin, 1980). **.436**
- Figure 182 : Anatomie comparée de la vue supérieure de la surface articulaire proximale des radius droits de *Coelodonta* (Suard c. 52) et de *S. hemitoechus* (Lunel-Viel I, n°1839) **.436**
- Figure 183 : Anatomie comparée de la vue antérieure de l'extrémité proximale des ulnas de *S. kirchbergensis* (gauche, Pech de l'Azé II c. 7 n°247), *S. hemitoechus* (droit, Lunel-Viel I n°3446) et *C. antiquitatis* (droit, Suard c. 52) **.438**
- Figure 184 : Diagramme de Simpson comparant les scaphoïdes de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *S. etruscus* (Guérin, 1980). **.440**
- Figure 185 : Diagramme de Simpson comparant les scaphoïdes de *Stephanorhinus* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *S. etruscus* (Guérin, 1980). **.441**
- Figure 186 : Diagramme de Simpson comparant les lunatum de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980). **.442**
- Figure 187 : Diagramme de Simpson comparant les triquetrum de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *S. megarhinus* (Guérin, 1980). **.443**
- Figure 188 : Diagramme de Simpson comparant les triquetrum de *S. kirchbergensis* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *S. megarhinus* (Guérin, 1980). **.443**
- Figure 189 : Diagramme de Simpson comparant les trapézoïdes de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *S. megarhinus* (Guérin, 1980). **.444**
- Figure 190 : Diagramme de Simpson comparant les capitatum de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *S. megarhinus* (Guérin, 1980). **.445**

- Figure 191 : Anatomie comparée des hamatum droits de *S. kirchbergensis* (Pech de l'Azé II c. 8 n°645) et *C. antiquitatis* (Pech de l'Azé II c. 6 n°515 ; Suard c. 52 n°H15-256) . **.446**
- Figure 193 : Diagramme de Simpson comparant les hamatum de *S. hemitoechus* (Arago, La Fage, Cova del Gegant), *S. etruscus* (Senèze) et *S. hundsheimensis* (Isernia) du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *S. megarhinus* (Guérin, 1980). **.447**
- Figure 192 : Diagramme de Simpson comparant les hamatum de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *S. megarhinus* (Guérin, 1980). **.447**
- Figure 194 : Diagramme de Simpson comparant les hamatum de *S. kirchbergensis* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *S. megarhinus* (Guérin, 1980). **.447**
- Figure 195 : Anatomie comparée de la vue supérieure de l'extrémité proximale des métacarpiens II gauches de *S. hemitoechus* (Lunel-Viel IV n°14413), *S. kirchbergensis* (Coudoulous II c. 9 n°10520a) et *C. antiquitatis* (Coudoulous II c. 9 n°P20-932). **.449**
- Figure 196 : Diagramme de Simpson comparant les métacarpiens II de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980). **.450**
- Figure 197 : Rapport de la longueur du métacarpien II par rapport à l'indice de robustesse de son articulation proximale (en haut à gauche), de sa diaphyse (en haut à droite) et de son articulation distale (en bas à gauche) chez plusieurs populations de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. **.451**
- Figure 198 : Diagramme de Simpson comparant les métacarpiens II de *S. etruscus* (Valdarno), *S. hundsheimensis* (Soleilhac) et *S. hemitoechus* (Observatoire, Pinilla del Valle) du Pléistocène inférieur, moyen et supérieur. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980). **.452**
- Figure 199 : Rapport de la longueur du métacarpien II par rapport à l'indice de robustesse de la diaphyse (DT diaphyse/Longueur*100) chez plusieurs taxons de *Stephanorhinus* du Pléistocène inférieur, moyen et supérieur. Les chiffres représentent les effectifs. **.453**
- Figure 200 : Diagramme de Simpson comparant les métacarpiens II de *S. kirchbergensis* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980). **.453**
- Figure 201 : Anatomie comparée de la vue supérieure de l'extrémité proximale des métacarpiens III gauches de *S. hemitoechus* (Lunel-Viel I c.8 n°2870) et *C. antiquitatis* (Coudoulous II c.9 n°P19-50). **.454**
- Figure 202 : Diagramme de Simpson comparant les métacarpiens III de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980). **.455**
- Figure 203 : Rapport de la longueur du métacarpien III par rapport à l'indice de robustesse de son articulation proximale (en haut à gauche), de sa diaphyse (en haut à droite) et de son articulation distale (en bas à gauche) chez plusieurs populations de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Les chiffres représentent les effectifs. **.456**
- Figure 204 : Diagramme de Simpson comparant les métacarpiens III de *S. etruscus*, *S. hundsheimensis* et *S. hemitoechus* du Pléistocène inférieur, moyen et supérieur. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980). **.457**
- Figure 206 : Diagramme de Simpson comparant les métacarpiens IV de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980). **.458**
- Figure 205 : Anatomie comparée de la vue supérieure de l'extrémité proximale des métacarpiens IV droits de *S. hemitoechus* (Lunel-Viel I c. 5 n°684) et *C. antiquitatis* (Suard c. 51 n°14) **.458**

- Figure 207 : Rapport de la longueur du métacarpien IV par rapport à l'indice de robustesse de son articulation proximale (en haut à gauche), de sa diaphyse (en haut à droite) et de son articulation distale (en bas à gauche) chez plusieurs populations de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Les chiffres représentent les effectifs. **.459**
- Figure 208 : Diagramme de Simpson comparant les métacarpiens IV de *S. etruscus*, *S. hundsheimensis* et *S. hemitoechus* du Pléistocène inférieur, moyen et supérieur. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980). **.460**
- Figure 209 : Rapport de la longueur du métacarpien IV par rapport à l'indice de robustesse de l'extrémité proximale (DT proximal/Longueur*100) chez plusieurs taxons de *Stephanorhinus* du Pléistocène inférieur, moyen et supérieur. **.460**
- Figure 210 : Diagramme de Simpson comparant les fémurs de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980). **.462**
- Figure 211 : Vue antérieure du fémur droit n°14398 de Lunel-Viel IV. **.462**
- Figure 212 : Diagramme de Simpson comparant les tibias de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980). **.464**
- Figure 213 : Rapport de la longueur du tibia par rapport à l'indice de robustesse de sa diaphyse (à gauche) et de son articulation distale (à droite) chez plusieurs populations de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Les chiffres représentent les effectifs. **.465**
- Figure 214 : Rapport de la largeur (DT) en fonction de l'épaisseur (DAP) des extrémités distales des tibias chez plusieurs taxons de *Stephanorhinus* du Pléistocène inférieur, moyen et supérieur. Les chiffres représentent les effectifs. **.466**
- Figure 215 : Anatomie comparée de la vue inférieure de l'extrémité distale des tibias de *S. hemitoechus* (droit, Lunel-Viel IV n°14505) et *C. antiquitatis* (gauche, Suard c. 51 n°52). L'incision pour la fibula est soulignée. **.466**
- Figure 216 : Anatomie comparée de la face distale et de la face antérieure de talus de *S. hemitoechus* (gauche, Lunel-Viel I n°2740), *S. kirchbergensis* (gauche, Lunel-Viel V n°10089) et *C. antiquitatis* (droit, Peyre n°265). **.469**
- Figure 218 : Rapport de la hauteur du talus par rapport à la largeur chez plusieurs populations de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Les chiffres représentent les effectifs. **.470**
- Figure 217 : Diagramme de Simpson comparant les talus de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980). **.470**
- Figure 219 : Rapport de la largeur du talus par rapport à la hauteur médiale chez plusieurs populations de *Stephanorhinus* du Pléistocène inférieur, moyen et supérieur. Les chiffres représentent les effectifs. **.471**
- Figure 220 : Diagramme de Simpson comparant les talus de *S. etruscus*, *S. hundsheimensis*, *S. kirchbergensis* et *S. hemitoechus* du Pléistocène inférieur, moyen et supérieur. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980). **.472**
- Figure 221 : Diagramme de Simpson comparant les calcanéums de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980). **.473**
- Figure 222 : Comparaison de la largeur du *sustentaculum tali* de plusieurs populations de *Stephanorhinus* du Pléistocène inférieur, moyen et supérieur. Les chiffres représentent les effectifs. **.474**
- Figure 223 : Diagramme de Simpson comparant les naviculaires de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur.

- Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980). **.475**
- Figure 224 : Diagramme de Simpson comparant les naviculaires de *S. kirchbergensis* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980). **.476**
- Figure 225 : Rapport de la largeur maximale du naviculaire par rapport à la longueur maximale chez plusieurs populations de *Coelodonta* et de *Stephanorhinus kirchbergensis* du Pléistocène inférieur, moyen et supérieur. Les chiffres représentent les effectifs. **.476**
- Figure 226 : Diagramme de Simpson comparant les cuboïdes de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980). **.477**
- Figure 227 : Comparaison de l'indice : largeur articulaire supérieure*100/longueur articulaire supérieure entre différentes populations de *S. etruscus*, *S. hundsheimensis* et *S. hemitoechus*. Les chiffres représentent les effectifs. **.478**
- Figure 228 : Diagramme de Simpson comparant les métatarsiens II de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980). **.480**
- Figure 229 : Rapport de la longueur du métatarsien II par rapport à l'indice de robustesse de son articulation proximale (en haut à gauche), de sa diaphyse (en haut à droite) et de son articulation distale (en bas à gauche) chez plusieurs populations de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Les chiffres représentent les effectifs. **.481**
- Figure 230 : Diagramme de Simpson comparant les métatarsiens II de *S. etruscus*, *S. hundsheimensis* et *S. hemitoechus* du Pléistocène inférieur, moyen et supérieur. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980). **.482**
- Figure 231 : Diagramme de Simpson comparant les métatarsiens III de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980). **.483**
- Figure 232 : Rapport de la longueur du métatarsien III par rapport à l'indice de robustesse de son articulation proximale (en haut à gauche), de sa diaphyse (en haut à droite) et de son articulation distale (en bas à gauche) chez plusieurs populations de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Les chiffres représentent les effectifs. **.484**
- Figure 233 : Diagramme de Simpson comparant les métatarsiens III de *S. etruscus*, *S. hundsheimensis* et *S. hemitoechus* du Pléistocène inférieur, moyen et supérieur. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980). **.485**
- Figure 234 : Diagramme de Simpson comparant les métatarsiens IV de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980). **.486**
- Figure 235 : Rapport de la longueur du métatarsien IV par rapport à l'indice de robustesse de son articulation proximale (en haut à gauche), de sa diaphyse (en haut à droite) et de son articulation distale (en bas à gauche) chez plusieurs populations de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Les chiffres représentent les effectifs. **.487**
- Figure 236 : Rapport de segments des membres de *Coelodonta* du Pléistocène moyen et supérieur. Référence 0 : *C. antiquitatis* (Guérin, 1980). **.490**
- Figure 237 : Evolution de la taille des *Coelodonta antiquitatis* entre la fin du Pléistocène moyen et le début du Pléistocène supérieur. L'individu de référence est *C. antiquitatis* (Guérin, 1980). Les zones grisées correspondent aux périodes glaciaires et les zones blanches, aux périodes tempérées. **.493**

- Figure 238 : Evolution du poids (exprimé en kilogrammes) des *S. hemitoechus* au cours du temps. Les sites se trouvent dans plusieurs pays d'Europe de l'ouest : Allemagne (ALL), Espagne (ESP), France (FR) et Grande Bretagne (UK). Les données indiquées en gris proviennent de Saarinen et al., 2015, modifié. **.495**
- Figure 239 : Evolution de la taille des *Stephanorhinus kirchbergensis* entre la fin du Pléistocène moyen et le début du Pléistocène supérieur. L'individu de référence est *Stephanorhinus kirchbergensis* (Guérin, 1980). Les zones grisées correspondent aux périodes glaciaires et les zones blanches, aux périodes tempérées. **.497**
- Figure 240 : Stades évolutifs des bovinés, équidés et rhinocérotes à la fin du Pléistocène moyen et au début du Pléistocène supérieur dans le Sud de la France. **.509**
- Figure 241 : Graphique bivarié du nombre moyen de ponctuations et de rayures observées sur l'émail des dents des chevaux et des bisons de Camp-de-peyre. Les aires grises correspondent aux ellipses gaussiennes de confiance ($p = 0,95$) des barycentres de brouteurs et paiseurs actuels, d'après Rivals et Lister, 2016. **.511**
- Figure 242 : Graphique bivarié du nombre moyen de ponctuations et de rayures observées sur l'émail des dents des chevaux des couches E, H et J de La Micoque. Les aires grises correspondent aux ellipses gaussiennes de confiance ($p = 0,95$) des barycentres de brouteurs et paiseurs actuels, d'après Rivals et Lister, 2016. **.513**
- Figure 243 : Graphique bivarié du nombre moyen de ponctuations et de rayures observées sur l'émail des dents des chevaux, des aurochs et des rhinocéros de l'Igüe des Rameaux amont et aval. Les aires grises correspondent aux ellipses gaussiennes de confiance ($p = 0,95$) des barycentres de brouteurs et paiseurs actuels, d'après Rivals et Lister, 2016. **.514**
- Figure 244 : Graphique bivarié du nombre moyen de ponctuations et de rayures observées sur l'émail des dents des chevaux, des aurochs et des rhinocéros de Lunel-Viel, grottes I, IV et V. Les aires grises correspondent aux ellipses gaussiennes de confiance ($p = 0,95$) des barycentres de brouteurs et paiseurs actuels, d'après Rivals et Lister, 2016. **.518**
- Figure 245 : Graphique bivarié du nombre moyen de ponctuations et de rayures observées sur l'émail des dents des chevaux et des aurochs des couches G et F et D et E de Payre. Les aires grises correspondent aux ellipses gaussiennes de confiance ($p = 0,95$) des barycentres de brouteurs et paiseurs actuels, d'après Rivals et Lister, 2016. **.520**
- Figure 246 : Graphique bivarié du nombre moyen de ponctuations et de rayures observées sur l'émail des dents des chevaux, des aurochs et des rhinocéros des couches anciennes de Rigabe. Les aires grises correspondent aux ellipses gaussiennes de confiance ($p = 0,95$) des barycentres de brouteurs et paiseurs actuels, d'après Rivals et Lister, 2016. **.521**
- Figure 247 : Graphique bivarié du nombre moyen de ponctuations et de rayures observées sur l'émail des dents des chevaux, des aurochs, des bisons et des rhinocéros des couches 53, 52, 51 et 50 de l'Abri Suard. Les aires grises correspondent aux ellipses gaussiennes de confiance ($p = 0,95$) des barycentres de brouteurs et paiseurs actuels, d'après Rivals et Lister, 2016. **.523**
- Figure 248 : Graphique bivarié du nombre moyen de ponctuations et de rayures observées sur l'émail des dents des chevaux, des aurochs, des bisons des couches 63 à 56 de Combe-Grenal. Les numéros représentent les couches desquelles viennent les dents. Les aires grises correspondent aux ellipses gaussiennes de confiance ($p = 0,95$) des barycentres de brouteurs et paiseurs actuels, d'après Rivals et Lister, 2016. **.525**
- Figure 249 : Graphique bivarié du nombre moyen de ponctuations et de rayures observées sur l'émail des dents des

chevaux, des aurochs, des bisons, des rhinocéros de Merck et des rhinocéros laineux des couches 9, 8, 7, 6 et 4 de Pech de l'Azé II. Les aires grises correspondent aux ellipses gaussiennes de confiance ($p = 0,95$) des barycentres de brouteurs et paiseurs actuels, d'après Rivals et Lister, 2016. **.527**

Figure 250 : Graphique bivarié du nombre moyen de ponctuations et de rayures observées sur l'émail des dents des chevaux, des aurochs, des bisons et des rhinocéros laineux de la couche 9 de Coudoulous II. Les numéros représentent les couches desquelles viennent les dents. Les aires grises correspondent aux ellipses gaussiennes de confiance ($p = 0,95$) des barycentres de brouteurs et paiseurs actuels, d'après Rivals et Lister, 2016. **.529**

Figure 251 : Graphique bivarié du nombre moyen de ponctuations et de rayures observées sur l'émail des dents des chevaux, des aurochs et des rhinocéros laineux de Peyre. Les aires grises correspondent aux ellipses gaussiennes de confiance ($p = 0,95$) des barycentres de brouteurs et paiseurs actuels, d'après Rivals et Lister, 2016. **.530**

Figure 252 : A : Nombre de niveaux/sites où l'accumulation des chevaux et aurochs est uni-saisonnaire et B : Nombre de niveaux/sites où l'accumulation des chevaux et aurochs est pluri-saisonnaire, en fonction de la zone géographique (Sud-Est/Sud-Ouest) et du contexte climatique (froid/tempéré) **.532**

Figure 253 : A : Nombre de niveaux/sites où l'accumulation des chevaux et aurochs est uni-saisonnaire et B : Nombre de niveaux/sites où l'accumulation des chevaux et aurochs est pluri-saisonnaire en fonction de la nature du gisement : archéologique ou paléontologique. **.533**

Figure 254 : Représentation schématique de l'occupation et l'exploitation du territoire par deux espèces d'herbivores : *Equus* et *Bos* et deux prédateurs : *Homo* et *Crocuta*. **.538**

Table des tableaux



Tableau 1 : Principales méthodes développées pour reconstituer les climats et les environnements utilisant les listes fauniques, <i>in</i> Royer, 2013.	.43
Tableau 2 : Typologie des équidés caballins quaternaires d'Europe selon V. Eisenmann, 1991	.72
Tableau 3 : Liste des espèces présentes dans l'aven de Camp-de-peyre, d'après Delpech et al., 1978 et Marquet, 1993.	.101
Tableau 4 : Liste des espèces présentes dans le site de La Micoque. Les chiffres suivis d'un point d'interrogation désignent les déterminations incertaines. D'après Delpech, 1995, <i>in</i> Langlois, 2004.	.105
Tableau 5 : Liste des espèces présentes dans le site de l'Igüe des Rameaux, d'après Rouzaud et al., 1990a et Boudadi-Maligne, 2010, modifié. Les croix représentent l'abondance relative des espèces.	.109
Tableau 6 : Inventaire des espèces de grands et moyens mammifères présents à Lunel-Viel.	.116
Tableau 7 : Liste des espèces présentes à Payre à l'exception de la microfaune, <i>in</i> Patou-Mathis et al., <i>in</i> Moncel et al., 2008.	.122
Tableau 8 : Liste des espèces présentes à Rigabe, d'après Dessart, 2001. Les étoiles précisent l'identité des autres auteurs qui ont contribué à cette liste : * : Bonifay, 1960 ; ** : Gaffier, <i>in</i> Escalon de Fonton et Lumley (de), 1960 ; *** : Defleur, 1981 ; 1984 ; 1985. La couche des ossements et artefacts issus de la zone V n'est pas indiquée, leur attribution chronologique reste donc inconnue.	.128
Tableau 9 : Inventaire de la grande et moyenne faune présente à Suard, fouilles Debénath, <i>in</i> Griggo, 1995.	.134
Tableau 10 : Synthèse des données chronologiques et palynologiques. (1) : Schvoerer et al., 1977 ; (2) : Schwarcz et Debénath, 1979 ; (3) : Blackwell et al., 1983. Données palynologiques : Paquereau, 1976, <i>in</i> Griggo, 1995.	.135
Tableau 11 : Tableau synthétique du découpe stratigraphique des dépôts du Pech-de-l'Azé II selon Henri Laville (HL) et Jean-Pierre Texier (JPT). * : datations ESR de Grün et al., 1991 ; ** : datations U/Th de Schwarcz et Blackwell, 1983 ; *** : datations U/Th de Jacobs et al., 2016. D'après Texier, 2009, modifié.	.138
Tableau 12 : Inventaire de la faune du Pech de l'Azé II. Les informations des unités 2 et 3 proviennent de Bordes et Prat, 1965 ; les informations de l'unité 4 proviennent de Laquay, 1981.	.139
Tableau 13 : Tableau synthétisant les paléoenvironnements du Pech de l'Azé II en incluant les données sur les industries lithiques, <i>in</i> Teyssandier, 2010, modifié.	.141
Tableau 14 : Inventaire de la grande faune du palier de base de Combe-Grenal d'après Delpech et Prat, 1995.	.147
Tableau 15 : Inventaire de la grande faune de la couche 9 de Coudoulous II (fouilles Bonifay et Brugal) et des références bibliographiques.	.153
Tableau 16 : Description du niveau fossilifère de Peyre I dans les différentes zones fouillées du site, d'après Brugal, 1982, <i>in</i> Abed, 2012.	.156
Tableau 17 : Inventaire de la faune de Peyre selon les différentes études qui se sont succédées.	.159

Tableau 18 : Evolution des traces microscopiques d'usure dentaire au cours de l'expérimentation taphonomique.	.171
Tableau 19 : Equations d'estimation de poids utilisés pour les bovinés. Point P = mesure prise un centimètre au-dessus du collet.	.173
Tableau 20 : Equations d'estimation de poids utilisés pour les <i>S. hemitoechus</i> .	.173
Tableau 21 : Inventaire des gisements de référence avec <i>Bos</i> ou <i>Bison</i> utilisés dans l'étude.	.183
Tableau 22 : Inventaire complet des ossements de grands bovinés étudiés par sites, taxons et os.	.184
Tableau 23 : Inventaire des dents supérieures de bovinés (<i>Bos</i> et <i>Bison</i>) des sites étudiés par taxons, sites, rangs dentaire et latéralisations.	.188
Tableau 24 : Description morphologique des prémolaires supérieures de bovinés du corpus d'étude.	.189
Tableau 25 : Description morphologique des premières molaires supérieures de bovinés du corpus d'étude.	.192
Tableau 26 : Description morphologique des secondes molaires supérieures de bovinés du corpus d'étude.	.193
Tableau 27 : Description morphologique des troisièmes molaires supérieures de bovinés du corpus d'étude.	.194
Tableau 28 : Inventaire des dents inférieures de bovinés (<i>Bos</i> et <i>Bison</i>) des sites étudiés par taxons, sites, rangs dentaire et latéralisations.	.199
Tableau 29 : Description morphologique des prémolaires inférieures de bovinés du corpus d'étude. Les types ont été définis par Slott-Moller, 1990.	.200
Tableau 30 : Description morphologique des premières molaires inférieures de bovinés du corpus d'étude.	.203
Tableau 31 : Description morphologique des secondes molaires inférieures de bovinés du corpus d'étude.	.203
Tableau 32 : Description morphologique des troisièmes molaires inférieures de bovinés du corpus d'étude.	.204
Tableau 33 : Effectif et résumé des données des dents de bisons et d'aurochs étudiées dans le cadre des analyses de micro- et de méso-usure dentaires.	.208
Tableau 34 : Inventaire des humérus d'aurochs et de bisons étudiés suivant leur sexe et leur latéralisation.	.216
Tableau 35 : Inventaire des radius-ulna d'aurochs et de bisons étudiés en fonction de leur espèce, leur sexe et leur latéralisation.	.220
Tableau 36 : Inventaire des os du carpe des bovinés par portion anatomique, site, taxon et sexes.	.224
Tableau 37 : Inventaire des métacarpes d'aurochs et de bisons étudiés en fonction de leur espèce, leur sexe et leur latéralisation.	.229
Tableau 38 : Résultat du test de Kruskal-Wallis mené sur les métacarpiens III-IV de Lunel-Viel I ensemble supérieur, Lunel-Viel I ensemble inférieur et Lunel-Viel IV.	.235
Tableau 39 : Inventaire des tibias d'aurochs et de bisons étudiés en fonction de leur espèce, leur sexe et leur latéralisation.	.241
Tableau 40 : Inventaire des tarsiens de bovinés étudiés par taxon, sexe et latéralisation	.245

Tableau 41 : Inventaire des métatarsiens III-IV des bovinés de l'étude par taxon, sexe et latéralisation	.253
Tableau 42 : Résultat du test de Kruskal-Wallis mené sur les métatarsiens III-IV de Lunel-Viel I ensemble supérieur, Lunel-Viel I ensemble inférieur et Lunel-Viel IV.	.256
Tableau 43 : Inventaire des phalanges de bovinés étudiés par taxon, sexe et latéralisation.	.263
Tableau 44 : Résumé des présences/absences des aurochs et des bisons dans les gisements étudiés.	.269
Tableau 45 : Liste des références de comparaisons utilisées dans l'étude des chevaux	.280
Tableau 46 : Inventaire complet des dents et ossements de chevaux étudiés.	.281
Tableau 47 : Dimensions comparées (en mm) des crânes des chevaux des Rameaux-Amont, Lunel-Viel et Camp-de-peyre (mesures d'après véra-eisenmann.com).	.282
Tableau 48 : Inventaire des dents supérieures de chevaux des sites étudiés par rang dentaire et latéralisation	.285
Tableau 49 : Tableau récapitulatif des résultats des tests de Kruskal-Wallis et de Wilcoxon réalisés sur les dents jugales supérieures des chevaux de l'étude. DMD : longueur ; DVL : largeur ; P : longueur du protocône. Les résultats significatifs sont signalés en rouge et gras.	.307
Tableau 50 : Rapport des indices protocôniques de chevaux européens du Pléistocène moyen et supérieur. Les sites du corpus sont indiqués en gras .	.314
Tableau 51 : Inventaire des dents inférieures de chevaux des sites étudiés par rang dentaire et latéralisation.	.316
Tableau 52 : Effectif des dents de chevaux étudiées dans le cadre des analyses de micro- et de méso-usure dentaire. Les chevaux ont été classés en fonction de leur attribution spécifique (cf. chapitre IV-partie II-5-a).	.336
Tableau 53 : Résultat des tests de Kruskal-Wallis comparant le nombre de ponctuations et de rayures observés sur les dents de chevaux provenant de différentes couches du même gisement et datée du même stade isotopique. Les résultats significatifs sont signalés en gras et en rouge.	.337
Tableau 54 : Inventaire des humérus de l'échantillon ayant permis des observations morphologiques et métriques par côté	.345
Tableau 55 : Inventaire des radius de l'échantillon ayant permis des observations morphologiques et métriques par latéralisation	.347
Tableau 56 : Inventaire des scaphoïdes, lunatum, triquetrum, pisiformes, trapézoïdes, capitatum et hamatum retrouvés dans les gisements du corpus d'étude.	.351
Tableau 57 : Inventaire des métacarpiens III de l'échantillon ayant permis des observations morphologiques et métriques par côté.	.353
Tableau 58 : Tableau récapitulatif des résultats des tests de Kruskal-Wallis et de Wilcoxon réalisés sur les métacarpiens III des chevaux de l'étude. Les résultats significatifs sont signalés en rouge et gras .	.356
Tableau 59 : Inventaire des talus, calcaneus, naviculaire, cuboïdes, grands et petits cunéiformes retrouvés dans les gisements du corpus d'étude.	.361
Tableau 60 : Inventaire des métatarsiens III retrouvés dans les gisements du corpus d'étude.	.366
Tableau 61 : Tableau récapitulatif des résultats des tests de Kruskal-Wallis et de Wilcoxon réalisés sur les métatarsiens III des chevaux de l'étude. Les résultats significatifs sont signalés en rouge et gras .	.370

Tableau 62 : Inventaire des phalanges retrouvées dans les gisements du corpus d'étude.	.375
Tableau 63 : Résultats du test de Kruskal-Wallis comparant le VSI moyen des groupes alimentaires de chevaux du corpus d'étude.	.391
Tableau 64 : Inventaires des gisements de référence de <i>Coelodonta</i> et <i>Stephanorhinus</i> utilisés dans le cadre de cette étude.	.399
Tableau 65 : Inventaire complet des ossements de rhinocéros étudiés par sites , taxons et os.	.400
Tableau 66 : Mesures prises sur le crâne de rhinocéros de l'Igüe des Rameaux comparées à plusieurs rhinocéros européens du Pléistocène moyen et supérieur.	.401
Tableau 67 : Inventaire des dents supérieures des <i>Coelodonta</i> , <i>S. hemitoechus</i> et <i>S. kirchbergensis</i> étudiées.	.403
Tableau 68 : Inventaire des dents inférieures des <i>Coelodonta</i> , <i>S. hemitoechus</i> et <i>S. kirchbergensis</i> étudiées.	.414
Tableau 69 : Effectif et résumé des données des dents de rhinocéros étudiées dans le cadre des analyses de micro- et de méso-usure dentaire. Les rhinocéros ont été classés en fonction de leur attribution spécifique.	.422
Tableau 70 : Inventaire des humérus de rhinocéros du corpus d'étude.	.430
Tableau 71 : Inventaire des radius de rhinocéros du corpus d'étude	.433
Tableau 72 : Inventaire des ulna de rhinocéros du corpus d'étude.	.437
Tableau 73 : Inventaire des carpiens de rhinocéros du corpus d'étude.	.438
Tableau 74 : Inventaire des métacarpiens de rhinocéros du corpus d'étude.	.448
Tableau 75 : Inventaire des fémurs de rhinocéros du corpus d'étude.	.461
Tableau 76 : Inventaire des tibias de rhinocéros du corpus d'étude.	.463
Tableau 77 : Inventaire des tarsiens de rhinocéros du corpus d'étude.	.467
Tableau 78 : Inventaire des métatarsiens de rhinocéros du corpus d'étude.	.478
Tableau 79 : Tableau récapitulatif des espèces étudiés dans chacun des sites et ensembles stratigraphiques de l'étude en fonction de la zone géographique (Sud-Est en bleu et Sud-Ouest en rouge).	.502
Tableau 80 : Synthèse des données de micro-usure dentaire des grands ongulés de la Tour-du-Valat et de Lunel-Viel et résultat du test de Kruskal-Wallis.	.516
Tableau 81 : Tableau récapitulatif des tests de Kruskal-Wallis réalisés sur le nombre de rayures et le nombre de ponctions observés sur les dents de bovidés, équidés et rhinocérotidés de Lunel-Viel, I, IV et V. $\alpha = 0,05$.	.517

Grands herbivores de la fin du Pléistocène moyen au début du Pléistocène supérieur dans le sud de la France. Implications anthropologiques pour la lignée néandertalienne.

Large herbivores from the End of Middle Pleistocene to the Upper Pleistocene in the South of France. Anthropological implications for Neanderthal lineage.

Les restes fossiles des grands herbivores (genres *Bos*, *Bison*, *Equus*, *Coelodonta* et *Stephanorhinus*) sont abondants dans les séquences archéo-paléontologiques du Pléistocène moyen et supérieur du Sud de la France. L'étude biométrique des restes osseux et dentaires à partir de 11 sites (Camp-de-peyre, La Micoque, Igue des Rameaux, Payre, Lunel-Viel, Rigabe, Suard, Combe-Grenal, Pech de l'Azé II, Coudoulous II, Peyre) et 22 ensembles/niveaux, contrôlée par des analyses statistiques factorielles, permet de caractériser les adaptations contextuelles de chaque taxon et leurs tendances évolutives, et d'affiner leurs apports biochronologiques. Les analyses de méso- et micro-usure dentaire détaillent les comportements alimentaires de ces taxons et les environnements locaux dans lequel ils vivaient, intégrant les variations saisonnières. L'utilisation des deux approches, biométriques et écométriques, augmente significativement notre résolution des contextes paléo-environnementaux, pour chacun des sites étudiés. Notre étude apporte de nouvelles données sur les modes d'adaptation tant anatomiques qu'éco-éthologiques des grands ongulés. Des conclusions sur la gestion des territoires par ces herbivores mais aussi sur leurs exploitations par leurs prédateurs, humains et non-humains, ont également été possibles. Nous avons ainsi mis en évidence des stratégies de prédation et d'acquisition originales, notamment centrées sur certains taxons (*Equus*) pour les groupes de Pré-Néandertaliens du Sud de la France opérant dans un rayon d'action plus important que celui d'autres prédateurs (en particulier hyènes).

Mots-clefs :

Bovins, Equidés, Rhinocerotidés, Pléistocène moyen, Pléistocène supérieur, Sud de la France, Morphométrie, Ecométrie, Usure dentaire, Paléoécologie, Palethnologie, Paleontologie.

The fossil remains of large herbivores (genus *Bos*, *Bison*, *Equus*, *Coelodonta* and *Stephanorhinus*) are frequent in the archaeo-paleontological record in the South of France during the Middle and Late Pleistocene. The biometrical study of bones and teeth remains from 11 sites (Camp-de-peyre, La Micoque, Igue des Rameaux, Payre, Lunel-Viel, Rigabe, Suard, Combe-Grenal, Pech de l'Azé II, Coudoulous II, Peyre) and 22 bone ensembles/layers, consolidates by factorial statistical analysis, allow us to define the degree of contextual adaptation and the evolutionary trend of each taxon which in turn refine their biochronological contribution. Diet habit of each taxon, local environments and seasonal variations are documented by dental meso- and micro-wear studies. Thanks to these two combined approaches, biometrical and ecometrical, we were able to significantly increase our knowledge about the paleoenvironmental context of each studied site. Our study brings new data about anatomical and ethological studied of large ungulates. We also display new results about the territory management by herbivores and then on their relationships with predators, human and non-human. Thus, we highlight Pre-Neandertalian original predation and acquisition strategies in South of France focusing on one species (*Equus*) in a territorial range larger than other carnivores' (such as hyenids).

Keywords :

Large Bovids, Equids, Rhinocerotids, Middle Pleistocene, Late Pleistocene, South of France, Morphometry, Ecometry, Dental wear, Paleoecology, Palethnology, Paleontology.