

BIOCHRONOLOGIE ET GRANDS MAMMIFÈRES AU PLÉISTOCÈNE MOYEN ET SUPÉRIEUR EN EUROPE OCCIDENTALE : L'APPORT DES RHINOCEROTIDAE (GENRE *STEPHANORHINUS*)

■
Frédéric LACOMBAT

RÉSUMÉ

Trois espèces du genre *Stephanorhinus* sont présentes au cours du Pléistocène moyen et supérieur : *S. hundsheimensis*, *S. kirchbergensis* et *S. hemitoechus*. En utilisant la méthode de l'indice de taille (it), cette étude appréhende les variations de taille de ces espèces et leurs implications biochronologiques. *S. hundsheimensis* montre une augmentation de taille graduelle, ici présentée du stade isotopique (MIS) 31 au stade isotopique 15-13, et présente des différences de taille considérables entre la zone méridionale et septentrionale de l'étude. *S. kirchbergensis*, très fréquent dans la zone septentrionale, présente également une augmentation de son indice de taille du MIS 15-13 au MIS 5e. Trois différentes phases de l'évolution de la taille sont démontrées chez *S. hemitoechus* : la première phase (MIS 12) et la dernière phase (MIS 7-3) correspondent à des indices de taille important et quasiment identiques alors que la phase intermédiaire (MIS 11-8) se caractérise par un indice de taille nettement réduit.

Mots-clés : Rhinocerotidae, *Stephanorhinus*, Pléistocène moyen et supérieur, Europe

ABSTRACT

BIOCHRONOLOGY AND LARGE MAMMALS IN THE MIDDLE AND LATE PLEISTOCENE IN WESTERN EUROPE: CONTRIBUTION OF THE RHINOCEROTIDAE (GENUS *STEPHANORHINUS*)

Three species of the *Stephanorhinus* genus occur in the Middle and Late Pleistocene: *S. hundsheimensis*, *S. kirchbergensis* and *S. hemitoechus*. Using the size index method (it), this work is approaching the size variations of these three species and their biochronological implications. A gradual increasing of the size is presented by *S. hundsheimensis* from the MIS 31 to the MIS 15-13 as well as size variants from a southern and a northern area. *S. kirchbergensis*, frequent in the northern area, shows, also, an increase of its size index from the MIS 15-13 to MIS 5e. Three different stages of the evolution of the size of *S. hemitoechus* are recognized: the first stage (MIS 12) and the last stage (MIS 7-3) correspond to high and nearly equivalent size index while the intermediate stage (MIS 11-8) is characterized by a low size index.

Keys-words: Rhinocerotidae, *Stephanorhinus*, Middle and Late Pleistocene, Europe

1 - INTRODUCTION

Les rhinocéros représentent un élément important et fréquent des faunes de grands mammifères du Pléistocène. Ils possèdent, lors de cette période, une distribution très large sur l'ensemble du continent eurasiatique, ce qui leur confère une importance certaine pour la connaissance de l'environnement, de la biochronologie et des mouvements de populations des faunes fossiles. Les Rhinocerotidae sont fréquemment utilisés dans les travaux biochronologiques (Guérin, 1988, Gliozzi *et al*, 1997; Sardella *et al*, 1998) et en sont même parfois à leur base (Guérin, 1980, 1982a; Lacombat, 2005a). Il demeure toutefois complexe de les déterminer et de les utiliser comme outil biochronologique isolés du reste de la faune. De plus, les facteurs environnementaux et

climatiques (latitudinaux) d'une part, et les facteurs évolutifs (longitudinaux) d'autre part doivent être dissociés. En Europe, trois espèces du genre *Stephanorhinus* sont reconnues durant le Pléistocène moyen et supérieur:

Stephanorhinus hundsheimensis est présent en Europe occidentale dès le Pléistocène inférieur (Fortelius *et al*, 1993, Mazza *et al*, 1993, Lacombat, 2005a). Il persiste jusqu'à la fin du Pléistocène moyen inférieur selon Guérin (1980). C'est une espèce ubiquiste, avec un régime alimentaire de type brouteur comme le confirme sa denture brachyodonte. De longs membres élancés et des articulations creusées lui confèrent un type de locomotion de type cursif. L'humidité semble être un facteur prédominant pour cette espèce, alors que la température lui semble indifférente (Guérin, 1980).

L'apparition de *S. kirchbergensis* en Europe est située au début du Pléistocène moyen à Mosbach et Daxlanden en Allemagne (Fortelius *et al.*, 1993) mais sa présence est attestée dans les sites plus anciens de Soleilhac en Haute-Loire (Guérin, 1980, Lacombat, 2005b), et de Tiraspol au Pléistocène inférieur en Moldavie (Beljaeva & David, 1975). *S. kirchbergensis* présente des membres longs et robustes aux articulations nettement concaves qui suggèrent un habitat plus forestier que les autres espèces de *Stephanorhinus* (Fortelius *et al.*, 1993). Son port de tête et un type de dentition plutôt brachyodonte (prémolaires pseudo-hypsodontes, molaires plus brachyodontes) concluent à un régime alimentaire de brouteur. Il est déterminé qu'il vivait sous un climat toujours humide (Guérin, 1980).

S. hemitoechus apparaît vraisemblablement autour de la limite Pléistocène inférieur/moyen puisqu'il est signalé dès 750 000 ans à Ponte Galeria (Petronio, 1988, Petronio & Sardella, 2001) corrélé avec l'Unité faunique de Slivia. (Ambrossetti *et al.*, 1979, Gliozzi *et al.*, 1997, Sardella *et al.*, 1998 et Petronio, 2001) et à Mosbach 2 (Fortelius *et al.*, 1993). Il possède des membres courts et robustes et des articulations souples, moins creusées que les espèces précédentes. Son mode de locomotion est donc plus graviportal, ce qui le confine à des espaces plus ouverts. Le port de tête est bas, les dents sont sub-hypsodontes, lui procurant une capacité à paître plus importante que les autres espèces du genre. Il n'est toutefois pas un véritable paisseur, c'est un mangeur mixte de végétation basse (Fortelius, 1982). *S. hemitoechus* semble être l'espèce la moins inféodée à l'humidité, pour preuve ses fréquentes associations avec *Coelodonta antiquitatis*, véritable marqueur de climat froid et sec.

MÉTHODE

La nomenclature utilisée dans ce travail est en accord avec celle proposée par Fortelius *et al.*, (1993). Les discussions sur le choix de la nomenclature sont présentées dans Lacombat (2005 : 15). Les caractéristiques morphologiques des différentes espèces de *Stephanorhinus* présents au Pléistocène moyen et supérieur permettent de les différencier aisément (pour description détaillée cf. Guérin, 1980; Fortelius *et al.*, 1993; Mazza *et al.*, 1993; Lacombat, 2005a, 2006a et 2006b).

La localisation des sites et l'origine des données utilisées sur les populations de *S. hundsheimensis* sont les suivantes :

– Untermaßfeld, Thuringe, Allemagne, ~1.05 Ma, MIS 31 (R.-D. Kahlke, 1997, 2001, 2006) : données personnelles et in H.-D. Kahlke (2001); la grotte du Vallonnet, France, ~1.00 Ma, MIS 30 (Lumley, 1988) : données in Lacombat, 2005a; Soleilhac, France, 0.71-0.62 Ma, MIS 17-16 (Lacombat, 2005a); Süßenborn et Voigtstedt, Allemagne, 0.71-0.62 Ma, MIS 17-16 (R.-D. Kahlke, 2002; Maul, 2002) : données personnelles et in H.-D. Kahlke (1965, 1969); Isernia (Italie, ~0.60 Ma, MIS 15.4-15.5 (Coltorti *et al.*, 2005) : données in Lacombat, (2005a); Mosbach 2, Allemagne, 0.61-0.47 Ma, MIS 15-

13 (Schreiber *et al.*, 2007) : données in Fortelius *et al.*, (1993); Mauer, Allemagne, 0.61-0.47 Ma, MIS 15-13 (Schreiber *et al.*, 2007) : données in Schreiber (1999).

Les gisements de Mosbach 2, Allemagne, 0.61-0.47 Ma, MIS 15-13 (Schreiber *et al.*, 2007) : données in Fortelius *et al.* (1993); Ehringsdorf, Allemagne, 0.24-0.18 Ma, MIS 7 (R.-D. Kahlke *et al.*, 2002) : pour le niveau à *S. kirchbergensis*, données personnelles et in H.-D. Kahlke (1975); Taubach, Allemagne, ~0.12 Ma, MIS 5e (R.-D. Kahlke, 2002); Maul (2002) : données personnelles et in H.-D. Kahlke (1977) sont utilisées dans cette étude pour les populations de *S. kirchbergensis*.

Les gisements inclus dans cette étude et qui présentent une population de *S. hemitoechus* sont, par ordre chronologique : la Caune de l'Arago, France, niveaux de l'ensemble III, 0.48-0.43 Ma, MIS 12 (Lacombat, 2005a); Lunel-Viel, France, ?0.40-0.30 Ma, ?MIS 11-9 : données in Bonifay (1973); Orgnac 3, France, 0.34 Ma, MIS 9 (Falgüères *et al.* (1988) : données in Lacombat (2005a); La Fage, France, couche à *S. hemitoechus*, 0.30-0.24 Ma, MIS 8, (Mourer-Chauviré *et al.*, 2003) : données in Guérin (1973); Ilford (Royaume-Uni), 0.24-0.18 Ma, MIS 7 (Schreve, 2001) : données in Fortelius *et al.* (1993); grotte de Mars, France, 0.18-0.12 Ma, MIS 6 (Lacombat, 2005a); Ehringsdorf, Allemagne, 0.23-0.12, MIS 7-5e (R.-D. Kahlke *et al.*, 2002) : pour les niveaux à *S. hemitoechus*, données personnelles et in H.-D. Kahlke (1975); la grotte du Prince, Italie, ~0.06 Ma, MIS 4, (Lacombat, 2005a); la grotte de l'Observatoire, Principauté de Monaco, 0.05-0.02 Ma, MIS 3 (Lacombat, 2005a).

Afin de comparer l'évolution des variations de tailles des trois espèces du genre *Stephanorhinus* au cours du Pléistocène moyen et supérieur, la méthode de l'indice de taille (it), utilisée en premier lieu pour l'archéozoologie (Meadow, 1986, 1999; Uerpmann, 1986) mais également récemment pour des études paléontologiques (Eisenmann & David, 2002; Eisenmann & Mashkour, 2005) a été également utilisée dans ce travail et a démontré l'efficacité de la méthode.

Cette méthode permet de suivre les variations de taille sur un ensemble de données homogènes (ici seuls des diamètres transversaux sont utilisés) préalablement choisis, par rapport à un référentiel. Le référentiel utilisé dans ce travail est le rhinocéros (*S. hundsheimensis*) d'Untermaßfeld (Thuringe, Allemagne) qui est conservé à l'Institut de Paléontologie du Quaternaire Senckenberg de Weimar (données personnelles). Ce gisement présente une population homogène dont la richesse permet d'obtenir pour chaque élément squelettique un nombre de mesures significatives avec un écart type le plus réduit possible.

Dans le but de comparer les variations générales de l'indice de taille, un ensemble de mesure de référence a été établi (tab. 1) en utilisant uniquement des diamètres transversaux. Pour chaque mesure l'indice de taille a été calculé en suivant la formule :

$It = 50(xM - m) / 2sM$; où xM est la moyenne de la mesure choisie de la population de référence et sM, son écart-type et m est la moyenne de cette mesure provenant

Mesure	N	Moyenne	Ecart-type
Humérus - Dt distal	16	138.37	7.0030
Radius - Dt art. distal	18	81.08	5.5209
Scaphoïde - Dt	18	54.10	4.1096
Mc II - Dt diaphyse	13	37.77	2.5450
Mc III - Dt proximal	24	59.49	3.8242
Mc IV - Dt proximal	27	42.13	3.0570
Fe - Dt diaphyse	26	68.26	3.0295
Tibia - Dt art. distal	23	78.11	2.9428
Talus - Dt	28	91.35	4.3171
Calcaneus - Dt mini-post.	33	38.27	3.7082
Mt II - Dt proximal	19	30.17	1.4324
Mt III - Dt proximal	19	53.49	4.0455
Mt IV - Dt proximal	21	43.62	2.1265

Tableau 1 : Statistiques des mesures (en mm) de la population de référence (*S. hundsheimensis* d'Untermaßfeld), N = nombre de spécimens, Dt = diamètre transversal, art = artulaire (détail des mesures in Lacombat, 2005a).

Table 1. Statistic of the measurements (in mm) of the population of reference (*S. hundsheimensis* from Untermaßfeld), N = number of specimens, Dt = transversal diameter, art. = articular; (details on the measurements in Lacombat, 2005a).

de la population à comparer. Ces indices de taille sont ensuite visualisés graphiquement sur des histogrammes où l'axe des abscisses représente donc la population de référence et la fréquence. L'axe des ordonnées représente le nombre de mesures.

RÉSULTATS

1. *STEPHANORHINUS HUNDSHEIMENSIS*

Il nous a semblé intéressant d'intégrer une localité du Pléistocène inférieur (Le Vallonnet, France) à notre analyse pour obtenir une vision plus générale des variations de taille de *S. hundsheimensis* (fig. 1) qui est très fréquent au Pléistocène inférieur (Lacombat, 2005a, 2006a). De nettes différences sont observées entre les sites plus méridionaux (Le Vallonnet, Soleilhac et Isernia) et ceux plus septentrionaux (Untermaßfeld, Süßenborn, Voigtstedt, Mosbach 2 et Mauer). Ainsi pour une date supposée équivalente ou presque, le *S. hundsheimensis* d'Untermaßfeld (Allemagne, ici utilisé comme référentiel) présente une taille nettement supérieure à celle retrouvée au Vallonnet (France) mais, est équivalente à celle observée à Isernia (Italie), site beaucoup plus récent du Pléistocène moyen. Il nous a donc semblé judicieux de séparer les sites à *S. hundsheimensis* en deux zones géographiques dont les limites sont encore mal définies. A l'intérieur de ces zones, les variations de taille suivent la même tendance :

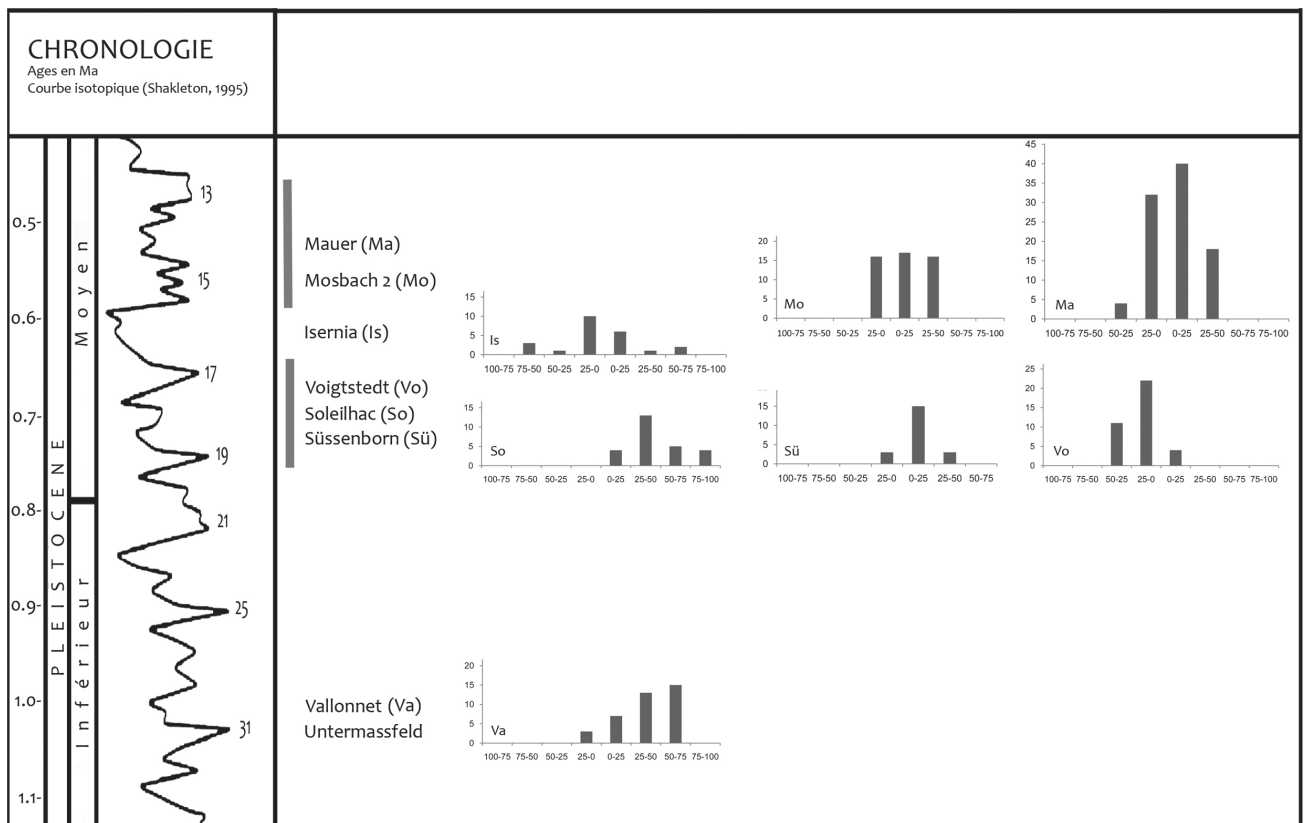


Fig. 1 : Cadre chronologique et histogrammes de l'indice de taille (it) de *S. hundsheimensis* au Pléistocène inférieur et moyen.
Fig. 1: Chronological frame and histograms of the size index (it) of *S. hundsheimensis* during the Early and Middle Pleistocene.

on observe une augmentation de taille constante avec le temps du Vallonet à Soleilhac jusqu'à Isernia pour la zone méridionale et pour la zone septentrionale, d'Untermaßfeld à Süßenborn et Voigtstedt jusqu'à Mosbach 2 et Mauer.

2. *STEPHANORHINUS KIRCHBERGENSIS*

Cette espèce est présente sur l'ensemble de l'Europe mais possède une densité plus importante en Europe centrale (plus humide). Bien que présente en Europe méditerranéenne, elle est cependant rare (climat plus sec) et ne présente qu'un faible nombre de restes (Lacombat, 2005a) qui ne permettent pas de dégager une réelle tendance ou en tout cas de les intégrer à cette analyse. En se basant sur trois gisements germaniques très riches, on observe une augmentation générale de l'indice de taille de Mosbach à Ehringsdorf et jusqu'à Taubach (fig. 2). Cette tendance a été également décrite par Made (2000) avec l'étude du *S. kirchbergensis* de Bilzingsleben (MIS 11). On peut également noter que cette espèce possède toujours un indice de taille nettement supérieur au référentiel utilisé, même chez les formes les plus anciennes, supposées être les plus petites.

3. *STEPHANORHINUS HEMITOECHUS*

Cette espèce est présente sur l'ensemble de l'Europe mais possède une densité plus importante en Europe méditerranéenne. Les variations de l'indice de taille demeurent plus complexes (fig. 3) que pour les deux espèces précédentes et conformes à ce qui a déjà été observé pour *S. hemitoechus* (Lacombat, 2005a, 2006a). La population la plus ancienne pour laquelle nous avons des données suffisantes est celle de la Caune de l'Arago. La relative faible abondance du matériel dans chaque site nous a contraints à regrouper certains sites. Ainsi un groupe s'étalant du MIS 11 au MIS 8 est constitué par les sites de Lunel-Viel, Orgnac 3 et La Fage. Un troisième groupe comprend des localités datant du MIS 7 au MIS 3 telles que: Ilford, la grotte de Mars, Ehringsdorf, la grotte de l'Observatoire et la grotte du Prince. La population la plus ancienne (Arago) présente un indice de taille relativement important, supérieur au référentiel. La période qui suit, du MIS 11 à 8 se caractérise par un indice de taille réduit, plus petit que celui observé pour le MIS 12 de l'Arago. Les sites de la fin du Pléistocène moyen et du Pléistocène supérieur (ici du MIS 7 à 3) retrouvent une taille équivalente voire plus importante que celle de la population la plus ancienne de cette espèce. Dans cette période du MIS 7 à 3 sont intégrées des localités septentrionales telles que Ilford (Royaume-Uni) ou Ehringsdorf (Allemagne) qui n'ont pas présenté lors de l'analyse de différences avec les sites méridionaux, contrairement à ce qui a été observé chez *S. hundsheimensis*.

INTERPRÉTATION

La méthode de l'indice de taille confirme les hypothèses des variations de taille au cours de Pléistocène

chez *S. hundsheimensis* (Lacombat, 2005a, 2006a). L'augmentation graduelle de l'indice de taille (ici relié à la masse de par l'utilisation de diamètres transversaux) avec le temps se révèle visible aussi bien dans la zone méridionale que dans la zone septentrionale. Cette augmentation de taille qui est donc présente sur deux zones géographiques proches mais aux conditions climatiques différentes se révèle donc constante sur l'ensemble de l'Europe et peut être considérée comme une tendance évolutive utilisable comme un outil biochronologique. Les différences de tailles observées entre ces deux régions, liées aux différences paléoenvironnementales que l'on retrouve entre le sud et le nord de l'Europe, démontre la grande ubiquité de *S. hundsheimensis* et sa grande faculté d'adaptation à des conditions climatiques, des environnements différents ainsi que l'importante flexibilité de son alimentation (Kaiser & Kahlke, 2005).

Une augmentation de l'indice de taille chez *S. kirchbergensis* a également été démontrée. En tenant compte des observations réalisées sur la population de Bilzingsleben (Allemagne, MIS 11, Made, 2000) et de Biache-St-Vaast (France, MIS 7, Auguste, 1995), cette tendance est présente dès le MIS15-13 (Mosbach 2) et ce jusqu'au MIS 5e (Taubach), site le plus récent pour cette espèce dans cette étude. L'abondance de *S. kirchbergensis* en Europe centrale, vraisemblablement due à des facteurs climatiques et écologiques (notamment l'humidité à laquelle cette espèce semble être particulièrement liée), permet d'envisager une possible relation entre ces facteurs et la tendance à l'augmentation de la taille. En Europe méridionale, le trop faible nombre de restes présents dans quelques localités (*e. g.* grotte du Prince et grotte des Enfants [Italie], Aldène [France]...) ne permet pas de définir s'il existe une tendance identique ou non à celle présentée ici. Dans son étude sur les populations d'Europe occidentale, Guérin (1980, p. 1041) détermine une variation de la taille inverse à celle que nous trouvons; *S. kirchbergensis* présente une diminution discontinue de la taille avec le temps.

Les variations de l'indice de taille sont plus complexes chez *S. hemitoechus* qui présente trois phases distinctes. La première semble regrouper les populations les plus anciennes de cette espèce qui subit ensuite une nette diminution de sa taille du MIS 11 au MIS 8. Une taille équivalente voire supérieure est de nouveau rencontrée chez les populations de la fin du Pléistocène moyen et du Pléistocène supérieur. Cette diminution de taille observée chez *S. hemitoechus* correspond à une période climatique particulière (cf. courbe isotopique Fig. 3) mais également à l'arrivée dans le biotope préférentiel de *S. hemitoechus* d'un nouvel habitant mieux adapté à des conditions plus fraîches et plus sèches: *Coelodonta* (Kahlke & Lacombat, 2007). Une tendance similaire à celle exposée ici avait également été observée par Guérin (1980, p. 1043), Lacombat (2005a, 2006a), avec la présence d'un stade intermédiaire, plus petit, correspondant pour cet auteur à la zone 24.

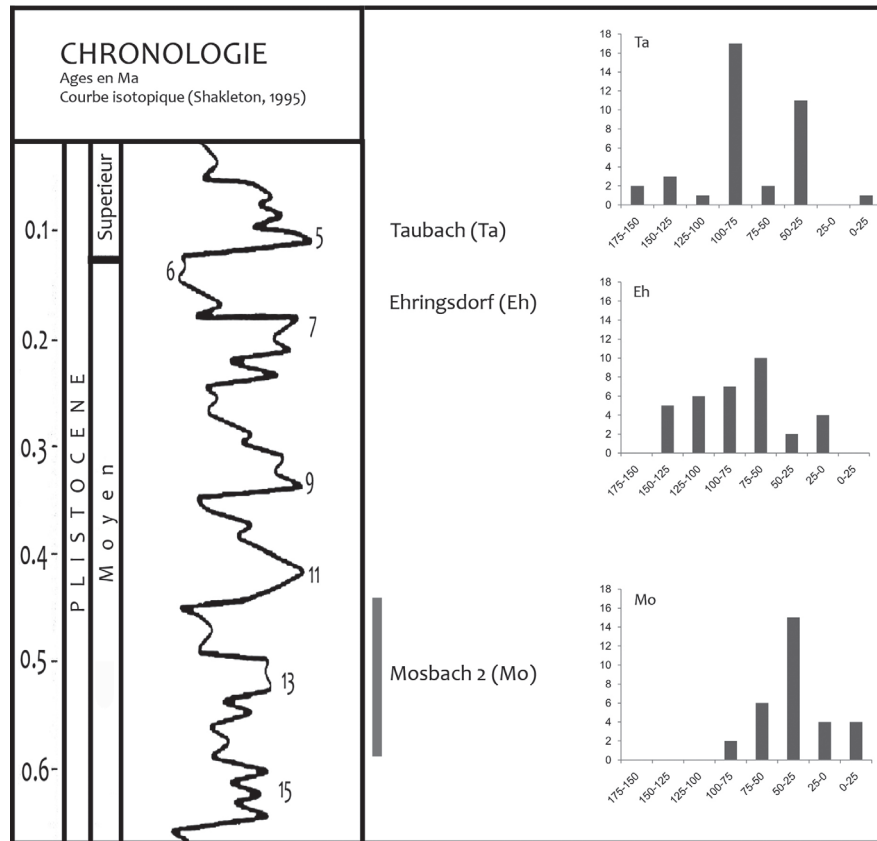


Fig. 2: Cadre chronologique et histogrammes de l'indice de taille (it) de *S. kirchbergensis* au Pléistocène moyen et supérieur.
Fig. 2: Chronological frame and histograms of the size index (it) of *S. kirchbergensis* during the Middle and Late Pleistocene.

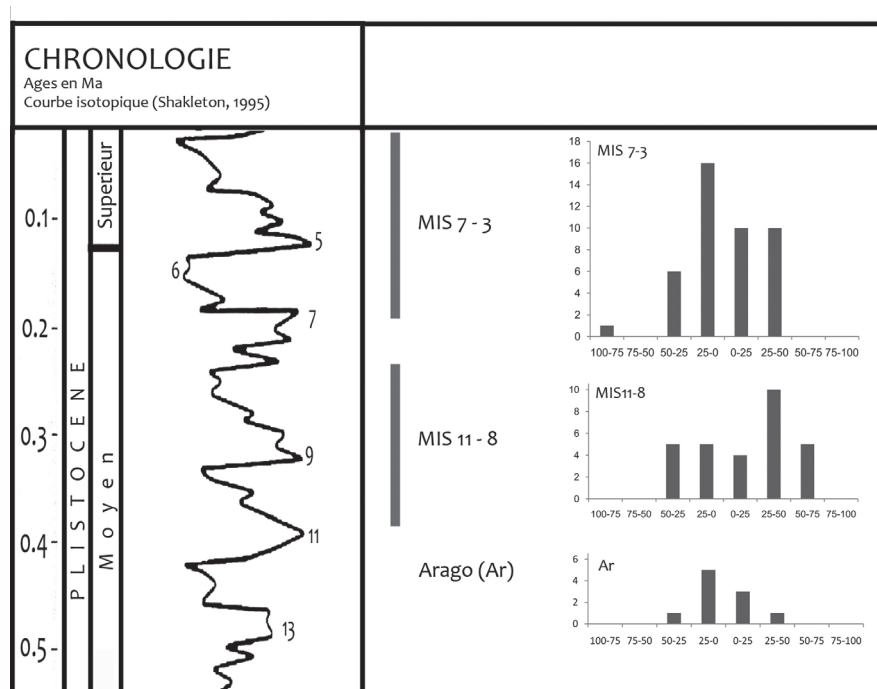


Fig. 3: Cadre chronologique et histogrammes de l'indice de taille (it) de *S. hemitoechus* au Pléistocène moyen et supérieur.
Fig. 3: Chronological frame and histograms of the size index (it) of *S. hemitoechus* during the Middle and Late Pleistocene.

CONCLUSION

L'utilisation de la méthode des indices de tailles (it) pour les populations de rhinocéros au Pléistocène moyen et supérieur permet d'établir les tendances générales des variations de tailles des différentes espèces du

genre *Stephanorhinus*. Ainsi, outre l'augmentation graduelle de l'indice de taille (it) chez *S. hundsheimensis*, la grande ubiquité de cette espèce est mise en avant. Une tendance similaire à l'augmentation de la taille est observée chez *S. kirchbergensis* en se basant sur des sites allemands, sa présence dans les zones plus

méridionales, plus sèches, étant trop rare et trop diffuse. *S. hemitoechus* présente une évolution plus complexe où sa taille va se trouver fortement diminuée entre les stades isotopiques 11 et 8. Les importantes variations climatiques de cette période et l'arrivée en Europe d'un nouveau concurrent du genre *Coelodonta* dans son biotope sont des hypothèses de travail qu'il convient d'approfondir. L'intérêt biochronologique des rhinocéros fossiles n'est plus à démontrer, la méthode des indices de taille en est un exemple supplémentaire. D'autres travaux, existant pour d'autres groupes, se révèlent également intéressants à explorer. En effet, le calcul de l'estimation du poids par une méthode autre que celle utilisant la surface de la première molaire inférieure (qui ne peut intégrer les facteurs de micro/macro-dontie) se révèle un sujet à explorer pour les rhinocéros fossiles et serait potentiellement un ajout non négligeable à la compréhension des tendances évolutives du genre *Stephanorhinus* et à son utilisation comme outil biochronologique.

REMERCIEMENTS

L'auteur tient à remercier Patrick Auguste pour son invitation à participer à la journée organisée par l'AFEQ intitulée: « Biochronologie des grands Mammifères du Pléistocène moyen et supérieur en Europe », mais également pour les données envoyées et ses corrections sur cet article. Je tiens également à remercier Ralf-Dietrich Kahlke pour les nombreuses conversations et conseils partagés sur ce sujet complexe ainsi que Vera Eisenmann pour les explications sur la méthode utilisée dans ce travail et la bibliographie s'y référant. J'exprime également toute ma reconnaissance à Lutz Maul, Jan van der Made et Paul Palmqvist pour les informations partagées et à Patricia Valensi pour ses corrections. Ce travail a été financé par la fondation Alexander von Humboldt.

RÉFÉRENCES:

- AMBROSETTI P., BARTOLOMEI G., DE GIULI C., FICARELLI G., & TORRE D., 1979 - La breccia ossifera di Slivia (Aurisina, Sistiana) nel corso di Trieste. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, **18**, 207-220.
- AUGUSTE P., 1995 - *Cadres biostratigraphiques et paléocologiques du peuplement humain dans la France septentrionale durant le Pléistocène. Apports de l'étude paléontologique des grands mammifères du gisement de Biache-Saint-Vaast (Pas-de-Calais)*. Thèse de doctorat du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, 724 p.
- BELJAEVA E. I., & DAVID A. I., 1975 - Die Nashörner (Rhinocerotidae) aus den Faunenkomplex von Tiraspol. *Quartärpaläontologie*, **1** (1975), 157-175.
- BONIFAY M. -F., 1973 - *Dicerorhinus etruscus* Falc. du Pléistocène moyen des grottes de Lunel-Viel (Hérault), *Annales de Paléontologie*, **59** (1), 79-112.
- COLTORTI M., FERAUD G., MARZOLIA., PERETTO C., TONTHAT T., VOINCHET P., BAHAIN J.-J., MINELLIA., & THUN HOHENSTEIN U., 2005 - New ⁴⁰Ar/³⁹Ar, stratigraphic and palaeoclimatic data on the Isernia La Pineta Lower Palaeolithic site, Molise, Italy. *Quaternary International*, **131**, 11-22.
- EISENMANN V., & DAVID F., 2002 - Evolution de la taille des chevaux d'Arcy-sur-Cure et de quelques autres chevaux quaternaires. In B. Schmider (ed.), *L'Aurignacien de la Grotte du Renne: les fouilles d'André Leroi-Gourhan à Arcy-sur-Cure (Yonne)*, Gallia-Préhistoire, 34^e supplément, 97-104.
- EISENMANN V., & MASHKOUR M., 2005 - Chevaux Botai, chevaux récents et souches possibles de domestication. In A. Gardeisen (ed.), *Les Equidés dans le monde méditerranéen antique*, Actes du Colloque d'Athènes, 26-28 Novembre 2003. Monographie d'Archéologie méditerranéenne, 41-49.
- FALGUERES C., SHEN G., & YOKOYAMA Y., 1988 - Datation de l'aven d'Ornac 3: comparaison par les méthodes de la résonance de spin électronique (ESR) et du déséquilibre des familles de l'Uranium. *L'Anthropologie*, **92** (2), 727-730.
- FORTELIUS M., 1982 - Ecological aspects of dental functional morphology in the Plio-Pleistocene rhinoceroses of Europe. In B. Kurtén (ed.), *Teeth: form, function and evolution*, New York: Cambridge University Press, 163-181.
- FORTELIUS M., MAZZA P., & SALA B., 1993 - *Stephanorhinus* (Mammalia, Rhinocerotidae) of the western European Pleistocene, with a special revision of *Stephanorhinus etruscus* (Falconer, 1868), *Palaeontographia italiana*, **80**, 63-155.
- GLIOZZI E., ABBAZZI L., ARGENTI P., AZZAROLI A., CALOI L., CAPASSO BARBATO L., DI STEFANO G., ESU D., FICCARRELLI G., GIROTTI O., KOTSAKIS T., MASINI F., MAZZA P., MEZZABOTTA C., PALOMBO M.-R., PETRONI C., ROOK L., SALA B., SARDELLA R., ZANALDA E. & TORRE D., 1997 - Biochronology of selected mammals, molluscs and ostracods from the middle Pliocene to the late Pleistocene in Italy. The state of the art. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **103** (3), 369-388.
- GUÉRIN C., 1973 - Les trois espèces de rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du gisement pléistocène moyen des Abîmes de La Fage à Nouailles (Corrèze). *Nouvelles archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon*, **11**, 55-84.
- GUÉRIN C., 1980 - Les rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale. Comparaison avec les espèces actuelles, *Documents des laboratoires de géologie de Lyon*, **79**, fasc. 1,2,3, 1185 p.
- 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, *Geobios*, **15** (4), 593-598.
- GUÉRIN C., 1988 - Mammifères, datations et paléoenvironnements en Préhistoire. *Quaternaire*, **9** (4), 249-260.
- KAHLKE H. -D., 1965 - Die Rhinocerotiden-Reste aus den Tonen von Voigtstedt in Thüringen. In H. -D. Kahlke (ed.), *Das Pleistozän von Voigtstedt. Paläontologische Abhandlungen*, **A II(2/3)**, 451-519.
- KAHLKE H. -D., 1969 - Die Rhinocerotiden-Reste aus den Kiesen von Süssenborn bei Weimar. In H.-D. Kahlke (ed.), *Das Pleistozän von Süssenborn. Paläontologische Abhandlungen*, **A III(3/4)**, 667-708.
- KAHLKE H. -D., 1975 - Die Rhinocerotiden-Reste aus den Travertinen von Weimar-Ehringsdorf. In H.-D. Kahlke (éd.), *Das Pleistozän von Weimar-Ehringsdorf, Teil 2, Abhandlungen des Zentralen Geologischen Instituts, Paläontologische Abhandlungen*, **23**, 337-397.
- KAHLKE H. -D., 1977 - Die Rhinocerotiden-Reste aus den Travertinen von Taubach. *Quartärpaläontologie*, **2**, 305-359.
- KAHLKE H. -D., 2001 - Die Rhinocerotiden-Resten aus dem Unterpleistozän von Untermassfeld. In R.-D. Kahlke (ed.), *Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen)*, Part 3, *Monographien des Römisch-Germanischen Zentralmuseums Mainz*, Bd. **40**, 2, 501-555.
- KAHLKE R.-D., 1997 - Bisheriger Gesamtbefund zur Geologie, Paläozoologie, Taphonomie, Ökologie und Stratigraphie der unterpleistozänen Komplex-fundstelle Untermassfeld. In R.-D. Kahlke (ed.), *Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen)*, Part 1, *Monographien des Römisch-Germanischen Zentralmuseums Mainz*, Bd. **40**, 1, 385-418.
- KAHLKE R.-D., 2001 - Die Unterpleistozäne Komplexfundstelle Untermassfeld - Zusammenfassung des Kenntnisstandes sowie synthetische Betrachtungen zu Genesemodell, Paläoökologie und Stratigraphie. In R.-D. Kahlke (ed.), *Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen)*, Part 3, *Monographien des Römisch-Germanischen Zentralmuseums Mainz*, Bd. **40**, 3, 931-1030.
- KAHLKE R.-D., 2002 - The Quaternary large mammal faunas of Thuringia (Central Germany). In R. A. Meyrick & D. C. Schreve (eds.), *The Quaternary of Central Germany. Field Guide*, Quaternary Research Association London, 59-78.
- 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. *British Archaeological Reports International Series*, **1578**, 141 p.

- KAHLKE R.-D., & LACOMBAT F., 2007** - Earliest occurrence of woolly rhinoceros (*Coelodonta antiquitatis*) in Europe - In IVth International Mammoth Conference, Yakutsk, 18-22 June 2007, 141-142.
- KAHLKE R.-D., MAUL L. C., MEYRICK R. A., STEBICH M., & GRASSELLT T., 2002** - The Quaternary sequence from the Late Middle to Upper Pleistocene site of Weimar-Ehringsdorf. In R. A. Meyrick & D. C. Schreve (eds.), *The Quaternary of Central Germany. Field Guide*, Quaternary Research Association London, 163-177.
- KAISER T. M., & KAHLKE R. -D., 2005** - The highly flexible feeding strategy of *Stephanorhinus etruscus* (Flaoner, 1859) (Rhinocerotidae, Mammalia) during the Early Middle Pleistocene in Central Europe. *Berichte des Institutes für Erdwissenschaften Karl-Franzens-Universität Graz*, **10**, 50-53.
- LACOMBAT F., 2005a** - Les rhinocéros fossiles des sites préhistoriques de l'Europe méditerranéenne et du Massif Central, Paléontologie et implications biochronologiques. *British Archaeological Reports International Series* **1419**, 175 p.
- LACOMBAT F., 2005b** - *Stephanorhinus hundsheimensis* (Toula, 1902) - *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäger, 1939). In F. Lacombat (ed.), *Les grands mammifères fossiles du Velay. Les collections paléontologiques du Plio-Pleistocène du Musée Crozatier, Le Puy-en-Velay. Annales des amis du Musée Crozatier*, **13-14**, 109-111.
- LACOMBAT F., 2006a** - Pleistocene Rhinoceroses in Mediterranean Europe and in Massif Central (France). In R.-D. Kahlke, L. C. Maul, & P. Mazza (eds.), *Late Neogene and Quaternary biodiversity and evolution: Regional developments and interregional correlations*. Proceedings of the 18th International Senckenberg Conference (VI International Palaeontological Colloquium in Weimar), Vol. I, *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **256**, 57-69.
- LACOMBAT F., 2006b** - Morphological and biometrical differentiation of the teeth from Pleistocene species of *Stephanorhinus* (Mammalia, Perissodactyla, Rhinocerotidae) in Mediterranean Europe and Massif Central, France. *Palaeontographica Abteilung A (Paläozoologie - Stratigraphie)*, **274**, 71-111.
- LUMLEY DE H., 1988** - La stratigraphie du remplissage de la grotte du Vallonet. *L'Anthropologie* **92**, 407-428.
- MADE VAN DER J., 2000** - A preliminary note on the rhinos from Bilzingsleben. *Praehistoria Thuringica*, **4**, 41-64.
- MAUL L. C., 2002** - The Quaternary small mammal faunas of Thuringia (Central Germany). In R. A. Meyrick & D. C. Schreve (eds.), *The Quaternary of Central Germany. Field Guide*, Quaternary Research Association London, 79-95.
- 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. *Palaeontographia Italica*, **80**, 25-50.
- MEADOW R. H., 1986** - Some Equid remains from Cayönü, South-eastern Turkey. In R.-H. Meadow & H. -P. Uerpmann (eds.), *Equids in the Ancient World*. Beihefte zum Tübinger Atlas des Vorderen Orients, Reihe A, Nr. **19/1**, 246-265.
- MEADOW R.-H., 1999** - The use of size index scaling techniques for research on archaeozoological collections from the Middle East. In C. Becker, H. Manhart, J. Peters & J. Schibler (eds.), *Historia Animalium ex Ossibus. Beiträge zur Paläoanatomie, Archäologie, Ägyptologie, Ethnologie und Geschichte der Tiermedizin*, **8**, 285-300.
- MOURER-CHAUVIRÉ C., PHILIPPE M., QUINIF Y., CHALINE J., DEBARD E., GUÉRIN C., & HUGUENEY 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**, 521-531.
- PETRONIO C., 1988** - Una mandibola di rinoceronte di Ponte Galeria (Roma). *Atti della Società italiana di scienze naturali e del museo civico di storia naturale di Milano*, **129** (2-3), 173-178.
- PETRONIO C., 2001** - Biochronology of the Galerian and Aurelian Mammal ages. In R. Sardella (ed.), *Galerian and Aurelian fossiliferous localities in the Rome area*, EuroMam 2001, 15-19.
- PETRONIO C., & SARDELLA R., 2001** - Mammal faunas from Ponte Galeria Formation. In R. Sardella (ed.), *Galerian and Aurelian fossiliferous localities in the Rome area*, EuroMam 2001, 22-24.
- 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 Nederlands Instituut voor Toegepaste geowetenschappen TNO*, **60**, 499-512.
- SHACKELTON N. J., 1995** - New data on the evolution of Pleistocene climatic variability. In: E. S. Vrba, G. H. Denton, T. C. Partridge & L. H. Burckle (eds), *Paleoclimate and evolution with emphasis on human origins*. Yale University Press, London, 242-248.
- SCHREIBER H. D., 1999** - *Untersuchungen zur Variabilität von Stephanorhinus hundsheimensis (TOULA, 1902) und der Nachweis von S. kirchbergensis (JÄGER, 1839) (Rhinocerotidae, Mammalia) an Skelettmaterial aus dem Mittelpleistozän von Mauer bei Heidelberg (SW-Deutschland)*. Diplomarbeit Fakultät an der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn, 152 p.
- SCHREIBER H. D., LÖSCHER M., MAUL L. C., & UNKEL I., 2007** - Die Tierwelt der Mauerer Waldzeit. In G. A. Wagner, H. Rieder, L. Zöller & E. Mick (eds.), *Homo heidelbergensis - Schlüsselfund der Menschheitsgeschichte*, Thesis, 127-159.
- SCHREVE D. C., 2001** - Differentiation of the British late Middle Pleistocene interglacials: the evidence from mammalian biostratigraphy. *Quaternary Science Reviews*, **20**, 1693-1705.
- UERPMANN H. -P., 1986** - Hakafian equid remains from Shams ed-Din Tannira in Northern Syria. In R.-H. Meadow & H. -P. Uerpmann (eds.), *Equids in the Ancient World*. Beihefte zum Tübinger Atlas des Vorderen Orients, Reihe A, Nr. **19/1**, 246-265.