

REVUE DE

VOLUME 34(1) – 2015

PALÉOBIOLOGIE

mséum
genève

Une institution
Ville de Genève

www.museum-geneve.ch



Rhinocéros laineux du Pléistocène supérieur d'Ajoie (Canton du Jura, Suisse) : description anatomique et implications écologiques

Damien BECKER^{1,2,3*}, Méлина DINI³ & Laureline SCHERLER^{2,4}

¹ JURASSICA Museum, Route de Fontenais 21, CH-2900 Porrentruy

² Section d'archéologie et paléontologie, Office de la culture, République et Canton du Jura, Hôtel des Halles, CH-2900 Porrentruy

³ Département des Géosciences, Université de Fribourg, Chemin du Musée 6, CH-1700 Fribourg

⁴ Institut des Sciences de l'Evolution, Place Eugène Bataillon, Université de Montpellier 2, F-34095 Montpellier, France

* Auteur correspondant : damien.becker@jurassica.ch

Résumé

Les restes de rhinocéros laineux du Pléistocène supérieur découverts en Ajoie (Canton du Jura, Suisse) font l'objet d'une étude paléontologique et écomorphologique détaillée. Le matériel référé est attribué, sur la base de comparaisons avec les rhinocéros européens du Quaternaire terminal, au classique rhinocéros laineux *Coelodonta antiquitatis*. Une mortalité sélective de populations sur le déclin, dominées par les juvéniles en cours d'allaitement et les jeunes adultes et excluant les individus âgés, est observée sur la base de l'analyse de l'usure dentaire. Dans le contexte périglaciaire local en domaine nord-alpin, les populations de rhinocéros laineux ajoïlots du Pléistocène supérieur semblent affaiblies par la compétition interspécifique, une faible tolérance écologique, probablement à la saisonnalité, et un comportement social plutôt territorial et solitaire ou en petits groupes. Ces résultats observés à l'échelle régionale pourraient illustrer le mécanisme de disparition du rhinocéros laineux en Eurasie septentrionale à la fin du Pléistocène supérieur.

Mots-clés

Coelodonta antiquitatis, systématique, écomorphologie, Pléniglaciaire, domaine nord-alpin.

Abstract

Woolly rhinoceros from the Late Pleistocene of Ajoie (Jura Canton, Switzerland): anatomical description and ecological implications. This article includes a detailed palaeontological and ecomorphological study of remains of woolly rhinoceros from the Late Pleistocene, discovered in Ajoie (Jura Canton, Switzerland). Based on comparative anatomy among late Quaternary Rhinocerotidae of Europe, the referred remains are attributed to the classical woolly rhinoceros *Coelodonta antiquitatis*. A detailed ecomorphological analysis shows a robust anatomical type and reveals a grass-dominated mixed feeder in open habitats. Also, a selective mortality of populations, dominated by breastfed juveniles and young adult and excluding old individuals, is observed on the basis of dental wear analysis. Within the local periglacial context in North Alpine domain, woolly rhinoceros from the Late Pleistocene of Ajoie seem to be in decline that could have resulted from interspecific competition, low ecological tolerance, probably to the seasonality, and/or social behaviour rather solitary or in small groups. These results observed at a regional scale could illustrate the mechanism of disappearance of woolly rhinoceros occurring in all Northern Eurasia during the terminal Late Pleistocene.

Keywords

Coelodonta antiquitatis, systematics, ecomorphology, Pleniglacial, North alpine domain.

1. INTRODUCTION

L'extinction de la mégafaune du Pléistocène supérieur est principalement attribuée à la fragmentation de son habitat naturel, la toundra-steppe (*sensu* Guthrie, 1990), résultant de changements climatiques. Ce processus de fragmentation de l'habitat du complexe faunique *Mammuthus-Coelodonta* (*sensu* Kahlke, 1999) a conduit à l'isolement de populations dans des zones refuges.

Chaque espèce concernée montre des changements drastiques dans sa répartition géographique en réponse aux changements climatiques et environnementaux enregistrés à la fin du Pléistocène. En particulier, à l'amorce du dernier maximum glaciaire (LGM, 26.5-19 ka; Clark *et al.*, 2009) et durant les épisodes interstadias Bølling-Allerød et la période stadiaire du Dryas récent du Tardiglaciaire, une tendance générale de réduction et de fragmentation des aires de répartition des espèces

est observée jusqu'à l'extinction finale du complexe faunique *Mammuthus-Coelodonta* durant l'Holocène (Reumer, 2007; Stuart & Lister, 2007, 2012; Lister & Stuart, 2008; Kuzmin, 2010). A l'exception de quelques cas suspectés (*Palaeoloxodon antiquus*, *Stephanorhinus hemitoechus*, *Homo neanderthalensis*), les extinctions ne sont pas directement corrélées avec l'apparition de l'homme moderne (ca. 40 ka). Cependant, la prédation humaine pourrait être impliquée dans la disparition de populations vulnérables et isolées (Barnosky *et al.*, 2004).

Le rhinocéros laineux *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799) est un composant important de la mégafaune eurasiatique du Pléistocène supérieur. Il est souvent considéré comme un «compagnon de route» du mammouth laineux globalement adapté au même habitat (Kahlke, 1999). Cependant son registre fossile est beaucoup moins riche, ses restes sont moins communs et sa distribution moins étendue; il est absent en Irlande et n'a jamais atteint l'Amérique du Nord (Lister *et al.*, 2005; Stuart & Lister, 2007, 2012; Kuzmin, 2010). Au maximum de sa distribution (ca. 45 ka), le rhinocéros laineux recouvrait une large superficie, de l'Espagne et la Grande-Bretagne jusqu'au nord de la Sibérie. Suite à la contraction partielle de son aire de répartition durant le LGM, le rhinocéros laineux recolonise une partie de l'Europe sans jamais retourner en Espagne, en Grande-Bretagne et au sud du domaine alpin (Stuart & Lister, 2012). Les derniers enregistrements d'Europe occidentale (sites de Gönnersdorf et Vaumarcus; Kuzmin, 2010) suggèrent que le rhinocéros laineux disparaît de cette région vers 16 cal ka. Ce qui coïncide approximativement avec le début de la phase de réchauffement du Tardiglaciaire qui conduit à la forte réduction des habitats ouverts et aux épisodes interstadiers Bølling-Allerød. Les populations de rhinocéros laineux se sont alors progressivement retirées en Asie sibérienne pour s'éteindre définitivement vers 12.5 cal ka en Sibérie occidentale (site de Lugvskoe; Kuzmin, 2010).

Les données de terrain permettant de reconstituer les conditions d'englacement du massif jurassien durant le Pléistocène supérieur (Pléniglaciaire weichsélien, ca. 75-19 ka) sont assez limitées. Les sites fossilifères datés de cette période sont extrêmement rares, se référant principalement à des dépôts en milieu karstique. Les récentes investigations faites dans les remplissages quaternaires de dolines d'Ajoie (Jura tabulaire, N-O Suisse), grâce aux travaux de l'archéologie et de la paléontologie autoroutière A16, mettent en évidence une présence régulière de représentants du complexe faunique *Mammuthus-Coelodonta* (Becker *et al.*, 2009, 2013; Rothen *et al.*, 2012; Savoy *et al.*, 2013; Dini, in prep.). Le focus de cette étude est une description complète des restes de rhinocéros laineux découverts en Ajoie. La définition écologique de ce mégaherbivore est discutée et mise en relation avec les conditions biogéographiques, climatiques et environnementales du Pléistocène supérieur ajoïlot.

2. CONTEXTE GÉOLOGIQUE ET STRATIGRAPHIQUE

L'Ajoie est située dans le Canton du Jura, au N-O de la Suisse et est rattachée à l'unité structurale du Jura tabulaire (Fig. 1). Cette région est affectée tant par la phase d'extension E-O qui a conduit à l'ouverture du Fossé rhénan au début de l'Oligocène que par la phase de compression N-S menant à la surrection et au plissement du Jura durant la transition Miocène-Pliocène (Braillard, 2006). Le plateau de Bure forme un vaste horst localisé dans la partie ouest de l'Ajoie et est caractérisé par une morphologie karstique du soubassement calcaire kimméridgien héritée du contexte périglaciaire du Pléistocène supérieur. Ce paysage karstique est essentiellement formé de vallées sèches, de dolines ou encore de grottes dont les remplissages peuvent la plupart du temps être subdivisés en plusieurs ensembles chronolithostratigraphiques datant du Pléistocène supérieur et de l'Holocène (Braillard, 2006, 2009; Becker *et al.*, 2009, 2013).

Les restes de rhinocéros laineux reportés dans cette étude proviennent tous des dépôts en contexte karstique du Plateau de Bure, excepté pour les spécimens issus des dépôts de bas de pente du site de Noir Bois. Les datations radiocarbone effectuées sur des tests de gastéropodes, des charbons de bois et des restes osseux associés rapportent à un intervalle chronostratigraphique de 44.0-34.5 cal. ka pour les dolines de la combe de Vâ Tche Tchâ et du Sylleux, alors que les datations OSL (*Optically Stimulated Luminescence*) appliquées

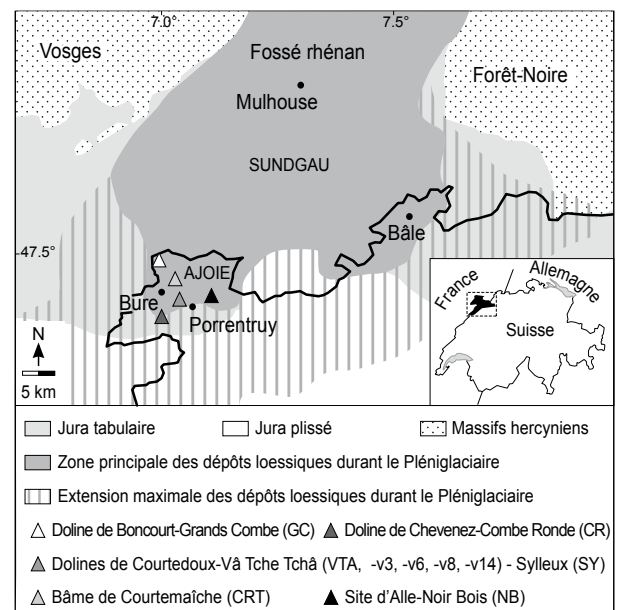


Fig. 1: Localisation et situation géologique des sites à *Coelodonta antiquitatis* étudiés (modifié d'après Rothen *et al.*, 2012).

aux remplissages sédimentaires des mêmes dolines correspondent à l'intervalle 31.3-51.3 ka. Les datations TL (*Thermoluminescence*) et OSL effectuées à partir des dépôts de pente de Noir Bois et des remplissages sédimentaires des dolines de Combe Ronde et de Grands Combe indiquent respectivement ca. 28.5 ka, ca. 58 ka et ca. 71.5 ka (Aubry *et al.*, 2000; Scherler *et al.*, 2014; Denis Aubry, com. pers.). La Bâme de Courtemaîche correspond à un repaire d'hyènes dont la faune pléistocène préservée a été datée au radiocarbone à > 42 cal. ka à partir

d'un fragment d'os (Morel & Schifferdecker, 1987). En accord avec la Figure 2 et les datations des Tableaux 1-2, les sites considérés sont datés du Pléistocène supérieur, essentiellement des stades isotopiques marins 4 et 3 (Pléniglaciaire supérieur et moyen, ca. 75-28 ka). Les sites de Courtemaîche, du Sylleux et de Vâ Tche Tchâ sont traités comme un ensemble appartenant à un même intervalle de temps, alors que Noir Bois, Combe ronde et Grands Combe peuvent grossièrement se distinguer d'un point de vue chronostratigraphique.

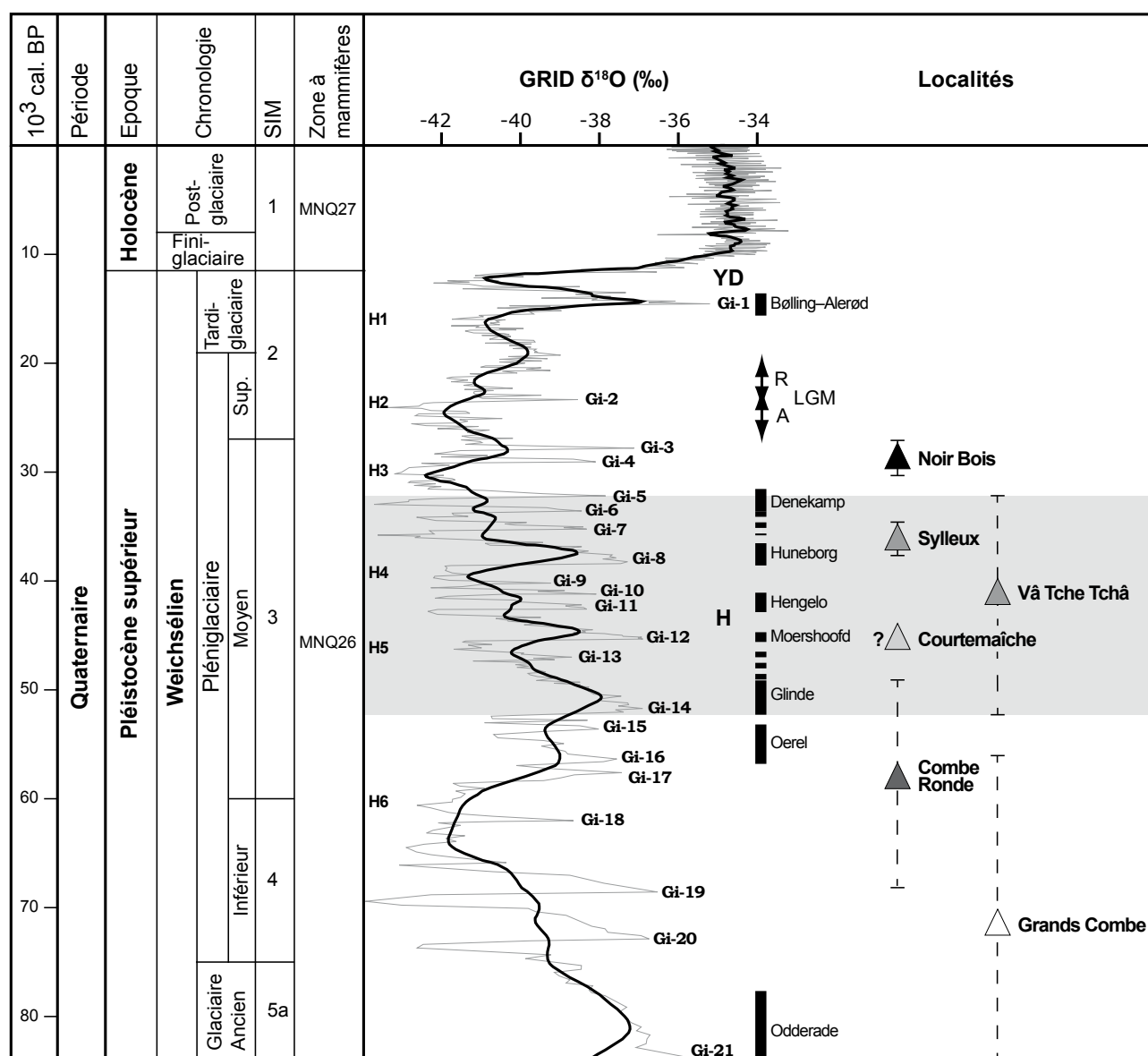


Fig. 2: Chronostratigraphie du Pléistocène supérieur et de l'Holocène. Zones à mammifères MNQ d'après Guérin (1982). Courbe isotopique de l'oxygène d'après Grootes (1993; *GISP 2: Greenland Ice Sheet Project 2*) et Johnsen *et al.* (1997; *GRIP: Greenland Ice core Project*). Dernier maximum glaciaire (LGM: 26.5-19 ka) d'après Clark *et al.* (2009). SIM: Stades isotopiques marins; YD: *Younger Dryas-stadial*; H: *Hasselo-stadial*; H#: *Heinrich event*; Gi-#: *Greenland Interstade*; A et R: phases d'avancée et de retrait des glaciers durant le LGM (Buoncristiani *et al.*, 2002; Navarro *et al.*, 2004; Wohlfarth, 2009). Pointillés = intervalles d'incertitudes chronostratigraphiques des niveaux à *Coelodonta antiquitatis* des sites étudiés. Zone grisée = regroupement des niveaux à *Coelodonta antiquitatis* des sites du Sylleux, de Vâ Tche Tchâ et de Courtemaîche appartenant au même intervalle de temps.

3. MATÉRIEL ET MÉTHODE

L'ensemble du matériel étudié correspond à 38 spécimens rapportés au rhinocéros laineux *Coelodonta antiquitatis*. Il a été collecté presque exclusivement par l'Archéologie et la Paléontologie A16 lors des fouilles des remplissages de dolines le long du tracé de la Transjurane (autoroute A16). Les sites autoroutiers considérés sont les dolines de Boncourt-Grands Combe (BON-GC; 5 spécimens), Chevenez-Combe Ronde (CHE-CR; 15 spécimens), Courtedoux-Sylleux (CTD-SY; 2 spécimens) et Courtedoux-Vâ Tche Tchâ (CTD-VTA, dolines v3, v6, v8 et v14; 11 spécimens) ainsi que les dépôts stratifiés de bas de pente d'Alle-Noir Bois (ALL-NB; 2 spécimens). Les 37 spécimens référés aux fouilles autoroutières font partie de la collection de la Section d'archéologie et paléontologie (SAP) et seront conservés au JURASSICA Museum (anciennement Musée jurassien des sciences naturelles, MJSN) à partir de 2019. Seul un spécimen

Tableau 1: Ages TL et OSL (ka) des niveaux à *Coelodonta antiquitatis* des remplissages de dolines d'Ajoie (TL: Institut de Géographie, Géomorphologie, Université de Bayreuth, Allemagne; OSL: Département de Géographie de l'Université de Cologne, Allemagne). SIM = Stades isotopiques marins.

Site	Numéro labo	Age TL/OSL (ka)	SIM
NB	TL4 (TL)	28.5 ± 1.6	3
VTA v6	L2196 (OSL)	38.3 ± 7.0	3
VTA v14	L2190 (OSL)	38.6 ± 7.1	3
VTA v2	L2198 (OSL)	42.8 ± 5.5	3
VTA v6	L2194 (OSL)	42.9 ± 5.3	3
VTA v6	L2195 (OSL)	44.3 ± 5.7	3
CR	C-L1400 (OSL)	57.0 ± 8.0	3/4
CR	C-L1399 (OSL)	59.0 ± 9.0	3/4
GC	C-L1397 (OSL)	65.0 ± 9.0	4
GC	C-L1398 (OSL)	78.0 ± 11.0	4/5a

Tableau 2: Ages radiocarbone (^{14}C ka BP) associés aux restes de *Coelodonta antiquitatis* d'Ajoie (Ua: laboratoire de l'Université d'Uppsala, Suède; ETH: Laboratory of Ion Beam Physics, ETH Zürich, Suisse). Ages calibrés d'après <http://calpal-online.de>. SIM = Stades isotopiques marins.

Site	Numéro labo	Âge ^{14}C (^{14}C ka BP)	Âge calibré (cal ka BP)	SIM
SY	Ua-16438 (os)	31.595 ± 1.335	34.5 – 37.5	3
VTA v1	Ua-36664 (charbon)	33.360 ± 1.120	36.5 – 39.0	3
VTA v2	Ua-33122 (gastéropode)	33.045 ± 0.830	37.0 – 39.5	3
VTA v1	Ua-36668 (gastéropode)	37.015 ± 1.360	40.0 – 43.0	3
VTA v2	Ua-33123 (gastéropode)	37.890 ± 1.515	41.0 – 44.0	3
CRT	ETH-15727	> 36.000 ± 0.380	> 42.0	3

dentaire provenant de la Bâme de Courtemaître doit être considéré comme hors contexte autoroutier A16 et fait partie des collections historiques du JURASSICA Museum. En ce qui concerne le corpus complet des restes de mammifères pléistocènes issus des fouilles le long du tracé de la Transjurane, il est intégré dans une étude en cours menée par la Paléontologie A16, traitant dans son ensemble la problématique des remplissages pléistocènes des dolines ajoulotées, d'un point de vue stratigraphique, sédimentologique et archéozoologique.

Systématique

La systématique supragénérique de *Coelodonta antiquitatis* suit l'arrangement proposé par Antoine *et al.* (2002) et Deng *et al.* (2011). La phylogénie et le registre fossile du genre mettent en évidence une évolution graduelle à partir de *Coelodonta thibetana* vers *C. nihowanensis* et *C. tologojensis* pour aboutir finalement au *C. antiquitatis* (Kahlke & Lacombat, 2008; Deng, 2008; Deng *et al.*, 2011). En accord avec Kahlke & Lacombat (2008), les sous-espèces *Coelodonta antiquitatis praecursor* et *C. antiquitatis antiquitatis* définies par Guérin (1980) sont considérées comme des espèces distinctes, *C. a. praecursor* étant un synonyme de *C. tologojensis* et *C. a. antiquitatis* un synonyme de l'espèce type *C. antiquitatis*.

Description anatomique

La terminologie dentaire est celle présentée par Heissig (1969) et Antoine (2002). Les caractères dentaires et ostéologiques décrits font principalement référence aux caractères cladistiques utilisés par Antoine (2002) et Deng *et al.* (2011). Les protocoles de mesures suivent la méthodologie de Guérin (1980), excepté ceux qui concernent l'atlas et les autres vertèbres qui sont basés sur Fortelius *et al.* (1993).

Ecomorphologie (voir Tab. 3)

En fonction du type de nourriture, du type d'environnement ou encore du type de structure sociale, un organisme n'aura pas la même morphologie qu'un autre vivant dans un contexte écologique différent. En paléontologie des vertébrés, l'ecomorphologie consiste à

lier les données morphologiques dentaires et du squelette à des adaptations écologiques. La détermination du régime alimentaire est basée sur l'analyse de la méso-usure dentaire suivant la classification descriptive du profil labio-occlusal des M1-2 (Fortelius & Solounias, 2000; Rivals *et al.*, 2007, 2010; Muhlbachler *et al.*, 2011) et sur l'indice d'hypsodontie des P4-M3 (ratio hauteur/longueur; Guérin, 1980, p. 66). En accord avec Fortelius *et al.* (2006), l'indice d'hypsodontie d'une molaire brachyodonte est inférieur à 80, compris entre 80 et 120 pour une molaire mésodonte et supérieur à 120 pour une molaire hypsodonte. L'estimation de la masse corporelle est basée sur les dimensions des m1 selon l'équation établie pour les périssodactyles par Legendre (1989).

Classes d'âge (voir Tab. 3)

L'attribution des âges est estimée sur la base des degrés d'éruption et de remplacement des dents ainsi que des schémas d'usure dentaire. Chaque dent correspond à un stade d'usure en fonction de l'aspect de la surface d'abrasion, qui, mise en relation avec l'ordre d'apparition de la dentition, permet l'attribution à une classe d'âge. Les schémas dentaires utilisés pour l'attribution des stades d'usure sont ceux établis spécifiquement pour *Coelodonta antiquitatis* par Louguet-Lefebvre (2005). La définition des classes d'âge suit globalement les caractéristiques basées sur le rhinocéros des prairies (*Stephanorhinus hemitoechus*) de Biache (Louguet-Lefebvre, 2005). Les âges des individus de rhinocéros laineux recensés dans cette étude sont classés dans 5 catégories, représentant les stades néonatal (0-1 an), juvénile (1-5 ans), jeune adulte (5-12 ans), mature (12-22 ans) et âgé (> 22 ans). Les résultats, faisant référence à l'âge de mort des individus, sont présentés dans un histogramme de mortalité et comparés aux données issues des trois autres grands mammifères ajoulots du Pléistocène supérieur (*Mammuthus primigenius*, *Equus germanicus*, *Bison priscus*). Compte tenu des effectifs relativement faibles de l'échantillonnage, les résultats sur l'âge de ces quatre représentants de la mégafaune d'Ajoie sont également présentés dans un diagramme ternaire selon Stiner (1991). L'application de cette méthode permet une approche plus grossière des résultats. Elle réduit les biais liés à l'incertitude d'estimation de l'âge en n'utilisant que 3 grandes classes d'âge (juvéniles, adultes, séniles) qui correspondent à des étapes importantes dans la vie physiologique et éthologique des individus. En référence aux catégories d'âge utilisées pour les histogrammes de mortalité, les individus néonataux et juvéniles sont considérés comme juvéniles. La catégorie adulte inclut les individus jeunes adultes et matures, alors que la catégorie sénile inclut les individus âgés (Figs 6-7).

Abréviations

BON-GC, Boncourt-Grands Combe; **CHE-CR**, Chevenez-Combe Ronde; **CRT**, Bâme de Courtemaîche;

CTD-BBO, Courtedoux-Béchat Bovais; **CTD-VTA**, Courtedoux-Vâ Tche Tchâ; **CTD-SY**, Courtedoux-Sylleux; **ALL-NB**, Alle-Noir Bois.

D/d, dent déciduale supérieure/inférieure; **P/p**, prémolaire supérieure/inférieure; **M/m**, molaire supérieure/inférieure.

H, hauteur; **IH**, indice d'hypsodontie; **L**, longueur occlusale; **I**, largeur occlusale; **DAP**, diamètre antéro-postérieur; **DT**, diamètre transversal; **dia** diaphyse; **max/min**, maximum/minimum; **art**, articulaire.

4. SYSTÉMATIQUE

Ordre Perissodactyla Owen, 1848
Super-famille Rhinocerotidae Gray, 1821
Famille Rhinocerotidae Gray, 1821
Sous-famille Rhinocerotinae Gray, 1821
Tribu Rhinocerotini Gray, 1821
Sous-tribu Rhinocerotina Gray, 1821
Genre *Coelodonta* Bronn, 1831

Espèce type: *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799) (Pléistocène supérieur, MNQ25-26, Eurasie).

Autres espèces attribuées au genre: *Coelodonta tibetana* Deng *et al.*, 2011 (Pliocène moyen, Plateau tibétain); *Coelodonta nihowanensis* Chow, 1978 (Pléistocène inférieur, N-NE de la Chine); *Coelodonta tologoijensis* Beliavea in Vangengejm, 1966 (Pléistocène moyen, MNQ20-24, Russie asiatique, Mongolie, Allemagne).

Coelodonta antiquitatis (Blumenbach, 1799)

Figs 3-5

1773. *Rhinoceros lenensis* Pallas – *nomen oblitum*, p. 585 et p. 585, pl. 15-16.
1799. *Rhinoceros antiquitatis* Blumenbach, p. 723.
1814. *Rhinoceros tichorhinus* Fischer, p. 304.
1822. *Rhinoceros pallasii* Desmarest, p. 402
1831. *Coelodonta bojei* Bronn, p. 51.
1876. *Rhinoceros jourdani* Lortet & Chantre, p. 80, pl. XVbis - XVter.
1877. *Rhinoceros (Tichorhinus) antiquitatis* Blumenbach.– Brandt, p. 1-65, pl. II, figs 4-6, pl. IV, figs 8-9, pl. V, pl. VI, figs. 4-9, pl. VII, figs 1-13, pl. VIII-X.
1914. *Rhinoceros antiquitatis tichorhinus* (Fischer).– Niezabitoski, p. 181-267.
1922. *Tichorhinus antiquitatis* (Blumenbach).– Wüst, p. 641-656, 680-688.
1939. *Rhinoceros manchuricus* Ishijima, p. 321-331.
1975. *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach).– Loose, p. 23-25, tab. 15, pl. 5, fig. 3, pl. 6, fig. 3, pl. 9, fig. 2, pl. 11, fig. 2.
1980. *Coelodonta antiquitatis antiquitatis* Guérin, p. 1043-1045, 1051.

Diagnose: Voir Guérin (2010).

Tableau 3 : Usure dentaire et mesures des restes dentaires, crâniens et post-crâniens de *Coelodonta antiquitatis* d'Ajoie. D'après (1) Louguet-Lefebvre (2005), (2) Guérin (1980), (3) Fortelius & Solounias (2000), (4) Rivals *et al.* (2007, 2010) et (5) Mihlbachler *et al.* (2011).

Inventaire	Anatomie	L	I	H	Stade d'usure (1)	Classe d'âge (1)	IH (2)	Relief occlusal (3)	Cuspide (3)	Scoring (4) Méso-usure	Scoring (5) Méso-usure	Individus
VTA007-141 (v14)	D3 gauche	(41.5)	(39.0)	24.0	3	< 1 an						Individu 1
VTA007-144 (v14)	D4 droite	53.0	(53.0)	57.0	3	< 1 an						Individu 1
VTA007-148 (v14)	P2 gauche	(28.0)	28.0	33.5	3/2	5-12 ans						Individu 2
VTA007-149 (v14)	P2 droite	28.0	-	31.0	3/2	5-12 ans						Individu 2
SY000-15079	P3 droite	(37.5)	39.5	42.0	4	1-5 ans						Individu 6
VTA007-143 (v14)	P4 gauche	42.0	43.0	59.5	6	5-12 ans	141.7	NA	NA	NA	NA	Individu 3
NB991-18539	M1 droite	54.5	(50.0)	58.0	6	< 1 an	106.4	NA	NA	NA	NA	Individu 9
NB991-18540	M1 gauche	54.0	(50.0)	58.0	6	< 1 an	107.4	NA	NA	NA	NA	Individu 9
GC002-2666	M2 droite	60.0	56.0	62.0	5/4	5-12 ans	103.3	bas	mousse	2	2	Individu 7
GC002-2671	M2 gauche	(51.5)	56.5	61.0	5/4	5-12 ans	NA	bas	NA	NA	NA	Individu 7
SY000-15084	M2 droite	(57.0)	53.0	58.0	5/4	5-12 ans	101.8	bas	mousse	2	3	Individu 6
VTA007-145 (v14)	M2 droite	58.0	(51.0)	59.5	6	1-5 ans	102.6	NA	NA	NA	NA	Individu 3
GC002-2647	M3 gauche	57.0	52.0	62.5	5	5-12 ans	120.2					Individu 7
CRT	M3 gauche	55.0	52.5	38.0	4/3	5-12 ans	NA					Individu 10
VTA007-140 (v14)	M3 gauche	(47.0)	(48.0)	49.0	6	1-5 ans	NA					Individu 3
GC002-2643	d2 droite		(11.5)	14.0	2	< 1 an						Individu 8
VTA010-109 (v8)	d3 droite	(34.0)			2	< 1 an						Individu 4
VTA010-76 (v8)	m2 gauche	(44.0)	(29.5)	-	2	5-12 ans						Individu 5
CR003-49e	p4 droite	(37.0)	31.0	-	1	12-22 ans						Individu 11
CR003-49f	p4 gauche	(32.0)	-	25.5	1	12-22 ans						Individu 11
CR003-49e	m1 droite	(36.0)	30.0	-	2/1	12-22 ans						Individu 11
CR003-49f	m1 gauche	39.0	31.0	-	2/1	12-22 ans						Individu 11
CR003-49e	m2 droite	47.0	32.5	-	2	12-22 ans						Individu 11
CR003-49f	m2 gauche	47.0	32.5	27.0	2	12-22 ans						Individu 11
CR003-49e	m3 droite	51.5	31.0	-	3/2	12-22 ans						Individu 11
CR003-49f	m3 gauche	53.5	31.5	30.0	3/2	12-22 ans						Individu 11

	lmin constr. post-orbit.	l crête occipit.	l apophyses mast.	lmin crêtes fronto-par.	lmax arc. zigom.	H face occipitale	DT foramen magnum	DT cond. occipitaux	
CR003-48	110.0	> 126.0	236.0	70.0	> 340.0	> 135.0	45.0	145.5	Individu 11
	H p4/ml	H m1/m2	H m2/m3	H post m3	DT p4/ml	DT m2/m3	LM		
CR003-49e	–	(110.5)	108.5	113.0	40.0	44.0	140.0		Individu 11
CR003-49f	108.0	109.5	111.0	105.0	34.0	41.0	137.5		Individu 11
	Lmax	Lart	lmax	lart craniale	lart caudale	H			
CR003-34	136.0	124.0	1/2 = 176.5 (341.0)	167.5	131.0	113.0			Individu 11

Matériel type: D'après Gehler *et al.* (2007), la description originale de Blumenbach (1799) est basée sur du matériel issu de deux localités d'Allemagne et d'une localité de Sibérie occidentale, appartenant aux collections de l'Université Georg-August à Göttingen (Allemagne). En détail, ce matériel type correspond à un humérus incomplet provenant de Scharzfeld (Basse-Saxonie, Allemagne), deux prémolaires, un fragment d'occipital, un atlas, un axis, un fragment de pelvis, deux fragments de fémurs et deux tibias incomplets de Düna (Basse-Saxonie, Allemagne), ainsi qu'un fragment d'occipital et la partie antérieure d'un crâne provenant de la région d'Ufa (Sibérie occidentale). Toutefois, aucun lectotype issu de ce matériel original n'a jamais été sélectionné jusqu'à aujourd'hui pour l'espèce *Coelodonta antiquitatis*.

Distribution et âge: Eurasie (126-12.5 cal. ka, Pléistocène supérieur). Durant son aire de répartition maximale (ca. 45-35 cal. ka), le rhinocéros laineux était présent de la péninsule Ibérique et de la Grande-Bretagne jusqu'en Sibérie orientale et septentrionale et en Chine. Les derniers enregistrements européens sont datés de ca. 16 cal. ka à Gönnersdorf en Allemagne et à Vaumarcus en Suisse, alors que le dernier représentant, daté à ca. 12.5 cal. ka, est signalé à Lugvskoe en Sibérie occidentale (Kuzmin, 2010).

Matériel référencé: Boncourt-Grands Combe: frag. P4 gauche (GC002-2646), M2 droite (GC002-2666), M2 gauche (GC002-2671), M3 gauche (GC002-2647), frag. d'émail de jugales supérieures (GC002-2658, GC002-2662). Chevenez-Combe Ronde: arrière-crâne (CR003-48), frag. de crâne (CR003-49b), frag. de jugale supérieure (CR003-49c), frag. d'angle mandibulaire droit (CR003-49d), frag. de corpus mandibulaire droit avec p4-m3 (CR003-49e), frag. de corpus mandibulaire gauche avec p4-m3 (CR003-49f), 3 frag. de mandibule (CR003-49g, h, i), atlas (CR003-34), 4 frag. crâniens de cervicales (CR003-49), frag. de dorsale (CR003-40), phalange ? (CR003-49). Bâme de Courtemaître: M3 gauche (CRT). Courtedoux-Vâ Tche Tchâ: frag. oxydé M1/2 gauche (VTA999-248, doline v3), frag. humérus gauche (VTA007-333, doline v6), frag. d3 droite (VTA010-109, doline v8), frag. m2 gauche (VTA010-76, doline v8), D3 gauche (VTA007-141, doline v14), D4 droite (VTA007-144 doline v14), P2 droite (VTA007-149, doline v14), P2 gauche (VTA007-148, doline v14), P4 gauche (VTA007-143, doline v14), M2 droite (VTA007-145, doline v14), M3 gauche (VTA007-140, doline v14). Courtedoux-Sylleux: P3 droite (SY000-15079), M2 droite (SY000-15084). Alle-Noir Bois: M1 droite (NB-18539), M1 gauche (NB-18540). Voir aussi Tableau 3 pour la synthèse des dimensions du matériel référencé.

Description

Dentition supérieure définitive: Les jugales supérieures portent des racines reliées. Elles ne présentent pas de replis d'émail, excepté un léger plissotement au niveau

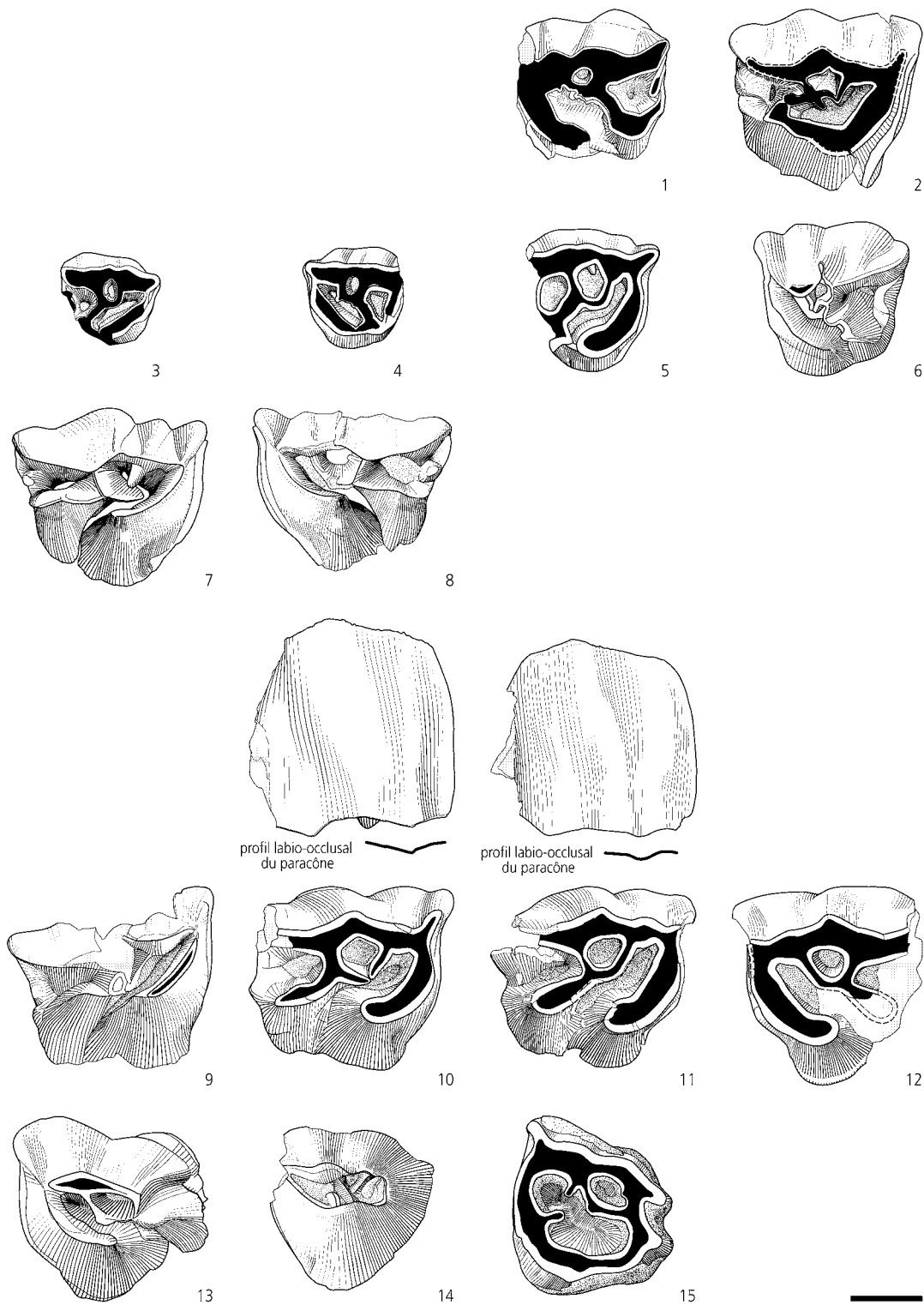


Fig. 3: *Coelodonta antiquitatis* du Pléistocène supérieur d'Ajoie (Jura, Suisse). (1) D3 gauche (VTA007-141, doline v14), vue occlusale; (2) D4 droite (VTA007-144, doline v14), vue occlusale; (3) P2 droite (VTA007-149, doline v14), vue occlusale; (4) P2 gauche (VTA007-148, doline v14), vue occlusale; (5) P3 droite (SY000-15079), vue occlusale; (6) P4 gauche (VTA007-143, doline v14), vue occlusale; (7) M1 droite (NB-18539), vue occlusale; (8) M1 gauche (NB-18540), vue occlusale; (9) M2 droite (VTA007-145, doline v14), vue occlusale; (10) M2 droite (SY000-15084), vues labiale et occlusale; (11) M2 droite (GC002-2666), vues labiale et occlusale; (12) M2 gauche (GC002-2671), vue occlusale; (13) M3 gauche (GC002-2647), vue occlusale; (14) M3 gauche (VTA007-140, doline v14), vue occlusale; (15) M3 gauche (CRT), vue occlusale. Barre d'échelle = 2 cm. (dessins Tayfun Yilmaz).

de la médifossette de la P2 VTA007–148. Le cément est présent en quantité variable. L'émail est chagriné et arborescent au sommet de la couronne. La couronne dentaire est haute (hypodontie partielle *sensu* Antoine, 2002).

Les prémolaires supérieures sont dépourvues de cingulum labial et le cingulum lingual est généralement absent, parfois réduit à une faible rugosité comme sur la P3 SY000–15079. Un crochet simple est présent et joint à une crista pour former une médifossette, seule la P3 SY000–15079 porte une cristella. Aucun spécimen ne présente d'antécrochet. Le métalophe peut présenter une légère échancrure visible sur les dents peu usées comme la P4 VTA007–143. La postfossette est large et fermée. Le protolophe et le métalophe sont toujours fortement dirigés vers l'arrière lingualemment (morphologie occlusale plagiolophodonte). Le protocône ne présente pas de constriction. L'hypocône, plus puissant que le protocône, peut former avec ce dernier une muraille linguale marquée par un très léger sillon lingual chez les P2–3, mais les spécimens sont passablement usés. Chez la P4 (VTA007–143) non usée, l'hypocône et le protocône sont bien séparés et le cingulum postérieur fermant la postfossette est marqué par un puissant tubercule.

Les M1-2 ne présentent pas de cingulum labial. Un cingulum lingual fortement réduit est parfois visible à la base du protocône (GC002–2666, GC002–2671) ou un bouton cingulaire au débouché de la vallée médiane (SY000–15084). Le crochet et la crista sont développés et joints, formant une médifossette. Le crochet est parfois double (VTA007–145) et l'antécrochet absent. Le profil de l'ectolophe des M1 et M2 est fortement ondulé, présentant un parastyle saillant, un pli du paracône présent mais réduit, un mésostyle marqué, un pli du métacône absent et un métastyle allongé. Le profil postérieur de l'ectolophe est plutôt concave. Le protolophe et le métalophe sont fortement étirés vers l'arrière lingualemment (morphologie occlusale plagiolophodonte). Le métalophe est long. La postfossette est fermée par un cingulum postérieur continu, formant un puissant tubercule chez les spécimens NB–18539, NB–18540, VTA007–144 et VTA007–145. L'étranglement du protocône est généralement absent, seule une amorce d'étranglement est marquée chez les spécimens de Grands Combe (GC002–2666, GC002–2671) et du Sylleux (SY000–15084). D'une manière générale, le protocône et l'hypocône sont bien séparés, mais la vallée médiane est tout de même fermée en bas par un pont d'émail. Le contour de la M3 au niveau du collet est subquadrangulaire pour les spécimens GC002–2647 et VTA007–140, alors qu'il est quadrangulaire pour le spécimen très usé de Courtemaîche. L'ectométalophe présente un sillon postérieur, faible (VTA007–140) à très marqué (GC002–2647, CRT), qui permet la distinction d'un court métalophe orienté postéro-lingualemment. Un cingulum absent (CRT) à fort (GC002–2647) est visible dans la partie postérieure de l'ectométalophe. Les trois spécimens présentent un protolophe fortement

étiré lingualemment. Ils n'ont ni cingulum lingual, ni étranglement du protocône, mais une crista et un crochet développés en médifossette fermée. Le spécimen VTA007–140 possède un crochet double et une amorce d'antécrochet dans la partie haute de la couronne. Le spécimen de Courtemaîche présente un antécrochet et une cristella. La vallée médiane est fermée très bas chez le spécimen GC002–2647, alors qu'elle est fermée très haut par la liaison du protocône et de l'hypocône chez les spécimens VTA007–140 et Courtemaîche.

Dentition supérieure lactéale: L'ectolophe des D3-4 est ondulé avec un pli du paracône bien individualisé par deux sillons labiaux, un mésostyle et un pli du métacône fusionnés et étendus latéralement, un métastyle allongé et un profil postérieur concave. L'émail est très fin et plus faiblement chagriné et arborescent que celui des dents définitives. Le crochet et la crista sont joints, marqués par des replis d'émail, et forment une médifossette. Le protolophe et le métalophe sont incurvés et allongés postérieurement, formant une muraille linguale (fusion du protocône et de l'hypocône) et fermant plus ou moins bas une vallée médiane très oblique. La postfossette est large et fermée.

Denture inférieure définitive: La m2 VTA010–76 possède un émail épais et chagriné, dépourvu de cément. Elle possède un léger cingulum labial continu, le lingual étant discontinu. Le sillon de l'ectolophide est marqué, amorti au collet. Le débouché lingual de la vallée postérieure, en V plutôt serré, se situe bien au-dessus du collet. Les jugales inférieures portées par les corpus mandibulaires CR003–49e et f sont fortement compressées les unes contre les autres avec un émail des bords mésiaux et distaux préservé que partiellement. L'émail est épais et chagriné, recouvert de cément en quantité abondante. Les p4 et m1–2 sont tellement usées qu'il est difficile d'apprécier leur morphologie. Les prémolaires sont dépourvues de cingulum. Les molaires possèdent un liseré cingulaire labial discontinu, du moins sur les m2–3. Les m2–3 présentent un sillon de l'ectolophide marqué, amorti au collet, une sorte de sillon antérieur émoussé de l'ectolophide, un trigonide anguleux à dièdre droit et un hypolophide oblique (surtout chez la m3). Le métaconide et l'entoconide sont étranglés chez la m3, probablement aussi chez la m2. Pour la m3, les débouchés linguaux des vallées, en V étroit à large pour la vallée antérieure et en V large pour la vallée postérieure, sont sensiblement plus haut pour la vallée antérieure.

Dentition inférieure lactéale: La d3 VTA010–109 possède un sillon ectolophide marqué et amorti au collet, un cingulum lingual continu le long du collet, un cingulum labial complètement effacé et une vallée postérieure en V.

Crâne: L'arrière-crâne (CR003–48) est passablement déformé. Le profil dorsal de l'arrière-crâne ne semble pas montrer de concavité. La crête occipitale n'est pas préservée. Le prolongement de la crête nuchale forme

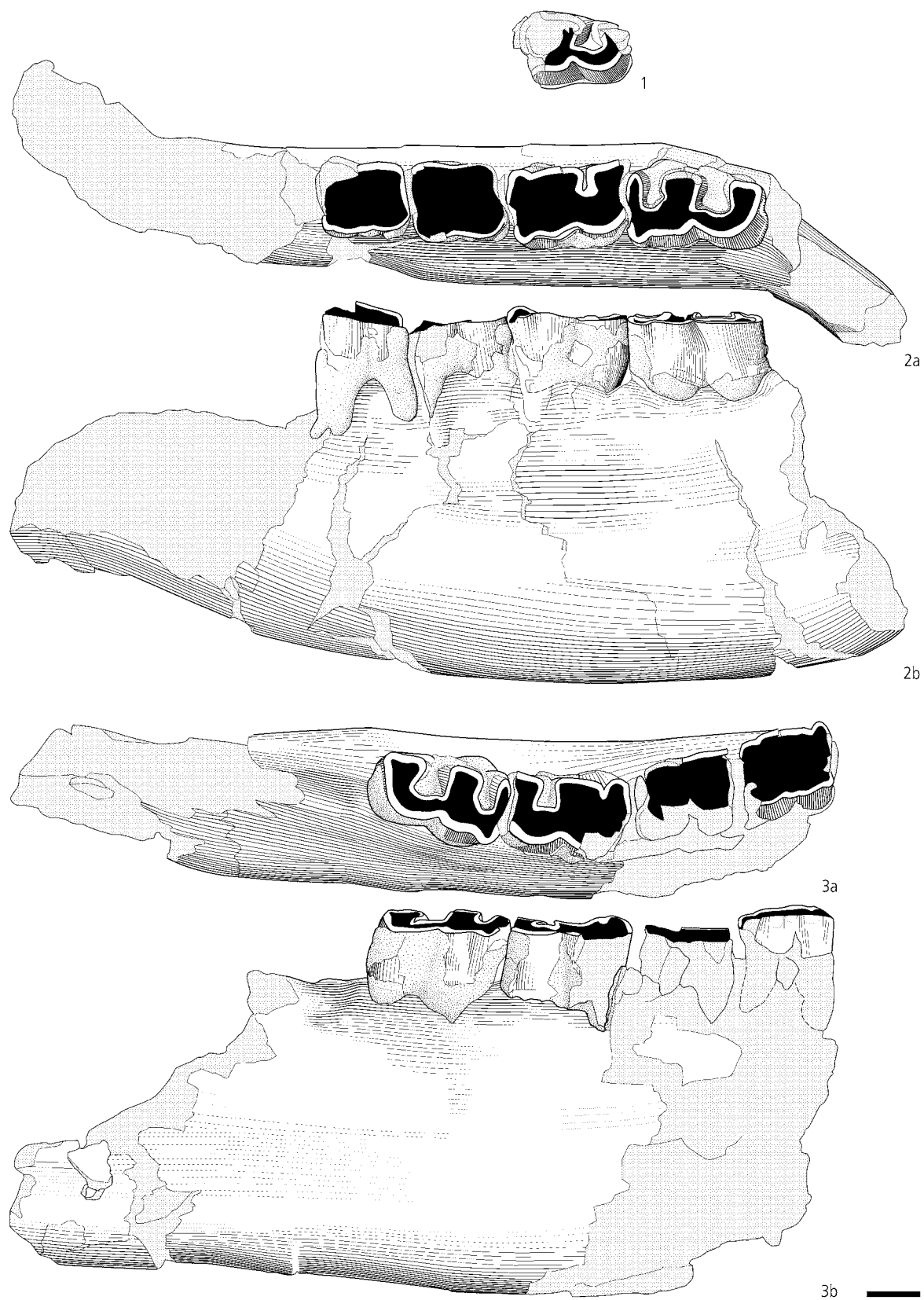


Fig. 4: *Coelodonta antiquitatis* du Pléistocène supérieur d'Ajoie (Jura, Suisse). (1) m2 gauche (VTA010–76, doline v8), vue occlusale; (2) frag. de corpus mandibulaire gauche avec p4–m3 (CR003–49f), vue occlusale (a), vue latérale (b); (3) frag. de corpus mandibulaire droit avec p4–m3 (CR003–49e), vue occlusale (a), vue latérale (b). Barre d'échelle = 2 cm. (dessins Tayfun Yilmaz).

un angle assez fortement aigu avec le toit crânien. La face occipitale est subverticale dans sa partie inférieure et semble, dans son prolongement supérieur, montrer une forte inclinaison vers l'arrière. Le tubercule nuchal est peu développé. Le pseudo-méat auditif externe du complexe temporal est complètement fermé et de forme losangique. Les crêtes fronto-pariétales sont fortement séparées. Le foramen postglénoïdien est éloigné de l'apophyse postglénoïde. Cette dernière est trapue et très légèrement inclinée vers l'avant. En vue ventrale, l'apophyse postglénoïde forme un dièdre droit. Les foramens condyliens du basioccipital sont décalés vers l'avant et l'extérieur et une crête sagittale sur le processus basilaire est présente. Les processus posttympanique et paraoccipital sont distincts, le processus posttympanique étant peu développé et le processus paraoccipital bien développé. Ce dernier, vertical, est ventralement bien séparé de l'apophyse postglénoïde et légèrement plus fin. Le foramen magnum, bien que déformé, montre un contour subtriangulaire. Les condyles du basioccipital ne montrent pas de troncature médiale et sont séparés, en vue ventrale, par une profonde échancrure.

Mandibule : Le corpus mandibulaire, haut et épais, est déprimé latéralement et médialement en son milieu. Le bord ventral du corpus mandibulaire est convexe en vue latérale. L'angle mandibulaire n'est pas saillant et le ramus semble très légèrement incliné vers l'arrière.

Post-crânien : Excepté un atlas complet (CR003–34), les spécimens de vertèbres ne sont préservés qu'à l'état de fragments, dont une tête vertébrale de cervicale (CR003–49) et une fosse vertébrale de dorsale avec le foramen vertébral (CR003–40). L'atlas, dominé par un tubercule dorsal volumineux, présente un arc dorsal épais et long avec une incisure crâniale en forme de V très large. L'arc ventral est relativement mince et court avec un tubercule ventral très saillant. L'aile plane, très développée latéralement, porte une fosse alaire et un canal transversaire marqués. En vue postérieure, le canal rachidien est en forme de champignon, alors que le foramen alaire fait défaut. En vue antérieure, les cavités condyliennes sont réniformes et en vue dorsale, les facettes axoïdiennes sont convexes transversalement. La cervicale présente une tête ovale ($H > 65.0$; $l = 50.0$) et une crête ventrale du corps peu développée. La dorsale se distingue par une fosse elliptique dans le sens de la hauteur ($l = 57.5$; $H = 71.0$), une crête ventrale du corps marquée et un foramen vertébral rond (diamètre = 35.0). Le fragment d'humérus VTA007–333 (DTdia = 78.0; DAPdia = 78.0) se rapporte à un os robuste portant une épiphyse latérale de l'articulation distale haute et développée latéralement.

Affinités taxinomiques

Le matériel référencé possède les caractères typiques de la famille des Rhinocerotidae, comme la présence d'une crête sagittale sur le processus basilaire du basioccipital, d'une fosse alaire sur l'atlas et d'un antécrochet sur les

molaires supérieures (Antoine, 2002). En accord avec Antoine (2002), les descriptions anatomiques des restes crâniens, dentaires et post-crâniens correspondent à bon nombre de caractères cladistiques de la sous-famille des Rhinocerotinae (cingulum lingual parfois absent sur les molaires supérieures, cingulum labial réduit sur les prémolaires inférieures, absence d'arête médiale sur les condyles occipitaux, cavités condyliennes de l'atlas réniformes) et même de la tribu des Rhinocerotini (processus posttympanique et paraoccipital du crâne nettement séparés). Le profil ondulé de l'ectolophe, le développement d'un crochet et d'une crista formant systématiquement une médifossette fermée, le protolophe et le métalophe fortement dirigés vers l'arrière lingualement (morphologie occlusale plagiolophodonte) et la quasi-absence systématique de cingulum labial et lingual excluent l'appartenance de l'ensemble des restes dentaires référés au genre *Stephanorhinus* (Guérin, 1980; Loose, 1975; Fortelius, 1982; Fortelius *et al.*, 1993; Billia, 2008). De plus, l'espèce *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäger, 1839), outre ses très importantes dimensions, se distingue par un angle mandibulaire très saillant, une structure d'émail dentaire lisse et une absence de ciment (Guérin, 1980; Fortelius *et al.*, 1993). De même, les caractères diagnostiques de *Stephanorhinus hundsheimensis* (Toula, 1902) diffèrent par une face crânienne occipitale inclinée vers l'avant, ainsi qu'un corpus mandibulaire bas (Guérin, 1980). Les spécimens référés partagent assurément des similitudes morphologiques avec *Stephanorhinus hemitoechus* (Falconer, 1868), comme une face occipitale inclinée vers l'arrière, une apophyse postglénoïde et un processus paraoccipital bien séparés ventralement et un angle mandibulaire peu saillant. Cependant, les crêtes fronto-pariétales plus faiblement séparées, la forme ovale élargie du foramen magnum et le corpus mandibulaire bas et étroit de *S. hemitoechus* diffèrent (Guérin, 1980). En revanche, l'analyse morphologique et morphométrique des spécimens s'apparente bien au genre *Coelodonta*, notamment par des jugales hautes à émail chagriné et arborescent et à morphologie occlusale plagiolophodonte, une médifossette toujours présente sur les jugales supérieures, un sillon postérieur sur l'ectométalophe de la M3, un pseudo-méat auditif externe du complexe temporal complètement fermé, un tubercule nuchal peu développé, des crêtes fronto-pariétales fortement séparées (Guérin, 1980, 2010; Antoine, 2002; Deng *et al.*, 2011; Vercoutère *et al.*, 2013). Cependant, *Coelodonta tologojensis* (= *C. antiquitatis praecursor*) diffère par une médifossette parfois ouverte chez la M1, un protocône fortement étranglé chez la M3 et un sillon ectolophide mousse chez les jugales inférieures (Kahlke & Lacomat, 2008). En accord avec Guérin (1980), Antoine (2002) et Deng *et al.* (2011), l'abondance de ciment sur les jugales, le profil ondulé de l'ectolophe de la D3 comme celui des autres jugales supérieures, l'absence d'antécrochet sur les prémolaires supérieures, la quasi-

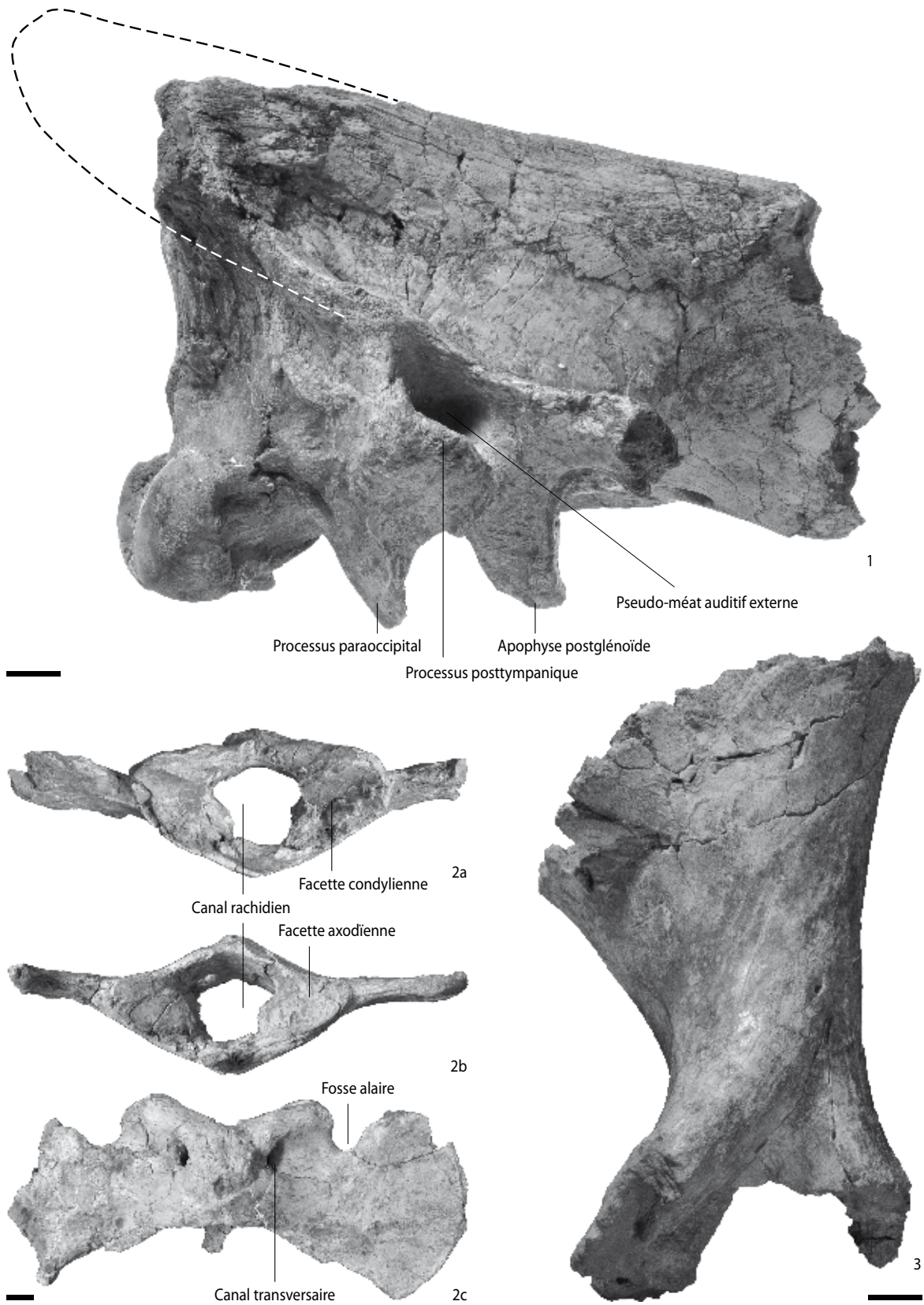


Fig. 5: *Coelodonta antiquitatis* du Pléistocène supérieur d'Ajoie (Jura, Suisse). (1) arrière-crâne (CR003-48), vue latérale; (2) atlas (CR003-34), vue antérieure (a), vue postérieure (b), vue dorsale (c); (3) frag. d'humérus gauche (VTA007-333, doline v6), vue postérieure. Barres d'échelle = 2 cm.
(photo 1 Bernard Migy, photos 2a-c Claudine Miserez, photo 3 Werner Müller)

absence d'étranglement du protocône sur les molaires supérieures, le métaconide étranglé sur les molaires inférieures, le processus posttympanique peu développé, le canal rachidien en forme de champignon de l'atlas et la robustesse des membres sont très caractéristiques de *C. antiquitatis*. En particulier, les restes crâniens sont à rapprocher du spécimen de Vaumarcus (Morel & Hug, 1996) dont les crêtes fronto-pariétales sont nettement séparées, le pseudo-méat auditif externe du complexe temporal complètement fermé et l'apophyse postglenoïde et les processus posttympanique et paraoccipital très comparables. En ce qui concerne l'unique élément rapporté à un membre, le fragment d'humérus VTA007–333 présente des dimensions incluses dans le domaine de variabilité de *C. antiquitatis*, mais appartenant plutôt à un individu de petite taille pour l'espèce (Guérin, 1980). L'atlas CR003–34 possède les dimensions d'un rhinocéros d'une taille légèrement inférieure à l'actuel *Ceratotherium simum* (Chang & Jang, 2004, p67), mais est en tout point similaire au spécimen de *C. antiquitatis* de Roggwil illustré par Gerber (1952, p. 60, fig. 14a), en particulier par sa forme plane et latéralement développée, ses puissants canaux transversaires et l'absence de foramens alaires.

La plus grande variation morphologique au sein du matériel étudié se situe au niveau des M3 avec la forme subquadrangulaire à fort sillon postérieur de l'ectométalophe et à une vallée médiane ouverte du spécimen GC002–2647, la forme quadrangulaire à fort sillon postérieur de l'ectométalophe et à une vallée médiane fermée du spécimen de Courtemaîche (attribuée à une M1 par Morel & Schifferdecker, 1987) et la forme subquadrangulaire à faible sillon postérieur et à une vallée médiane fermée du spécimen VTA007–140. D'après Antoine (2002) et Deng *et al.* (2011), *C. antiquitatis* est caractérisé par une M3 à contour quadrangulaire. De son côté, Guérin (1980, p. 1023) souligne la variabilité du contour de la M3, mais considère une M3 à fût triangulaire comme un stade évolué de *C. antiquitatis*. Il semble également que la présence d'une muraille linguale, particulièrement rare selon Guérin (1980, 2010), comme observée chez les P2 VTA007–148 et VTA007–149, la P3 SY000–15079 et les M3 VTA007–140 et CRT, soit également un stade évolué de *C. antiquitatis*. D'après l'ensemble des caractères morphologiques et morphométriques discutés ci-dessus, les spécimens étudiés permettent une attribution à *C. antiquitatis* avec certitude, probablement une forme évoluée.

5. ÉCOMORPHOLOGIE

Le profil labio-occlusal des M2 GC002–2666 et SY000–15084 présente un relief bas et une cuspidé plutôt arrondie au niveau du paracône (Fig. 3.10-11). Le résultat de *scoring* correspond à 2 selon la méthode de Rivals *et al.* (2007) et à 3 selon Muhlbachler *et al.* (2011).

L'indice d'hypsodontie calculé sur les M est de 107.0 ($n = 6$), correspondant à une denture mésodonte d'après Fortelius *et al.* (2006). De même, l'indice d'hypsodontie sur la P4 VTA007–143 est de 141.7, valeur très proche de la moyenne pour les P4 de *C. antiquitatis* (145.4, $n = 29$; Guérin, 1980, p. 649). Ces résultats indiquent un régime alimentaire plutôt mixte, du type *grass-dominated mixed feeder in open habitats* (Janis, 1986; Rivals *et al.*, 2010). Ils corroborent les données sur la composition isotopique du carbone de l'émail dentaire qui indiquent une alimentation basée sur des plantes C₃ liées à un écosystème ouvert de type toundra-steppe (Scherler *et al.*, 2014). Ce régime alimentaire mixte est également attesté par la morphologie dentaire et crânienne du rhinocéros laineux, en particulier les jugales plagiolophodontes, la face occipitale du crâne inclinée vers l'arrière et le bord ventral de la mandibule convexe, caractérisant un port de tête bas. D'après Bales (1996), le port de tête naturel des herbivores correspond à la position de prise de nourriture. En particulier, un port de tête bas associé à une forte inclinaison de l'arrière-crâne et à une mandibule fortement convexe ventralement, comme c'est le cas chez l'actuel rhinocéros blanc (*Ceratotherium simum*), offre une mobilité du crâne et une puissance musculaire de l'appareil masticatoire nécessaires à un régime alimentaire de brouteur.

La méthode de Legendre (1989) appliquée aux m1 portées par les héli-mandibules CR003–49e-f donne une masse corporelle estimée entre 1403 et 1701 kg. Par comparaison aux mesures publiées par Guérin (1980), ce résultat se rapporte à un individu de petite taille, mais clairement inclus dans le domaine de variabilité de *C. antiquitatis* (moyenne 2144 kg [1028-3306]).

6. CLASSES D'ÂGE

Sur l'ensemble des 588 spécimens de grands mammifères ajoulots du Pléistocène supérieur référés par Dini (in prep.), on dénombre 25% d'Elephantidae, 19% d'Equidae, 13% de Bovidae, 6% de Rhinocerotidae, 2% d'autres ruminants, moins de 1% de grands carnivores et 34% de mammifères indéterminés (Fig. 6.1a). Aussi, la distribution des classes d'âge de *Mammuthus primigenius*, *Equus germanicus*, *Bison priscus* et *Coelodonta antiquitatis* sur l'intervalle de temps considéré ne semble pas être sujette à un biais de l'échantillonnage (Fig. 6.1b). L'histogramme de mortalité (Fig. 6.1c) tout comme le diagramme ternaire (Fig. 7), basés sur 90 individus attribués à ces quatre taxons, montrent un profil type de populations légèrement en déclin (Haynes, 1987). L'ensemble des spécimens référés à *Coelodonta antiquitatis* se rapporte au minimum à 13 individus. En particulier, les spécimens issus des dolines de Grands Combe, de Combe Ronde et du Sylleux se rapportent chaque fois à un seul individu. Sur la base des restes dentaires, des estimations d'âge ont pu être proposées

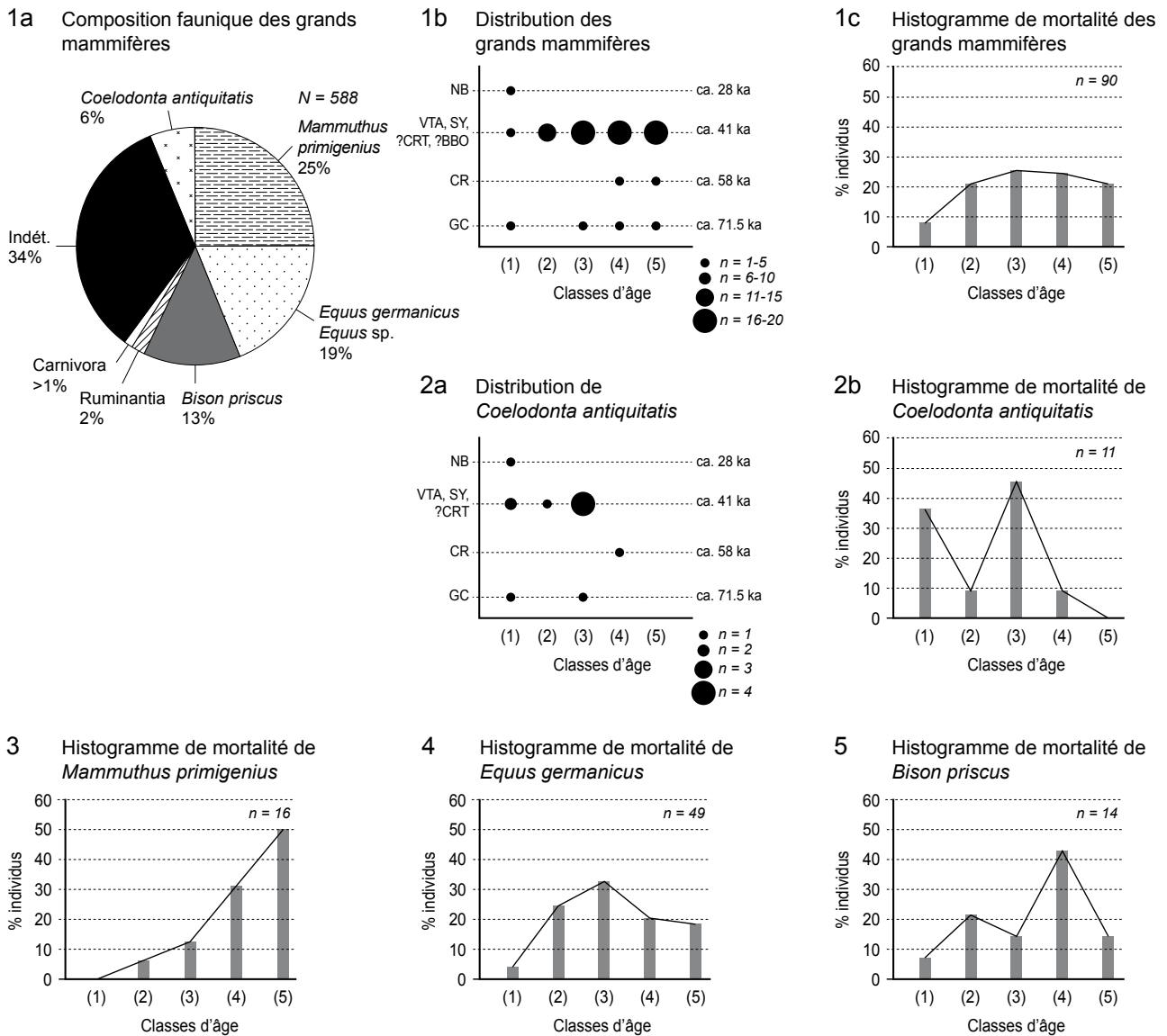


Fig. 6: Composition faunique des grands mammifères (*Mammuthus primigenius*, *Equus germanicus*, *Bison priscus*, *Coelodonta antiquitatis*, Ruminantia, grands carnivores, grands mammifères indét.) (1a, d'après Dini, in prep.), distribution des classes d'âge en fonction du nombre de restes référés par site et par âge (1b) et histogramme de mortalité (1c) des 4 taxons principaux de grands mammifères (*Mammuthus primigenius*, *Equus germanicus*, *Bison priscus*, *Coelodonta antiquitatis*) enregistrés dans les sites du Pléistocène supérieur ajoulot. Distribution des classes d'âges en fonction du nombre de restes référés par site et par âge (2a) et histogramme de mortalité (2b) de *Coelodonta antiquitatis*. Histogrammes de mortalité de *Mammuthus primigenius* (3, modifié d'après Rothen *et al.*, 2012), d'*Equus germanicus* (4, modifié d'après Savoy *et al.*, 2013) et de *Bison priscus* (5, d'après Dini, in prep.). Classe d'âge (1), stade néonatal: *Mammuthus primigenius* (0-5 ans), *Equus germanicus* (0-1 an), *Bison priscus* (0-1 an), *Coelodonta antiquitatis* (0-1 an). Classe d'âge (2), stade juvénile: *Mammuthus primigenius* (5-12 ans), *Equus germanicus* (1-4 ans), *Bison priscus* (1-3 ans), *Coelodonta antiquitatis* (1-5 ans). Classe d'âge (3), stade jeune adulte: *Mammuthus primigenius* (12-22 ans), *Equus germanicus* (4-8 ans), *Bison priscus* (3-5 ans), *Coelodonta antiquitatis* (5-12 ans). Classe d'âge (4), stade mature: *Mammuthus primigenius* (22-35 ans), *Equus germanicus* (8-15 ans), *Bison priscus* (5-10 ans), *Coelodonta antiquitatis* (12-22 ans). Classe d'âge (5), stade âgé: *Mammuthus primigenius* (> 35 ans), *Equus germanicus* (> 15 ans), *Bison priscus* (> 10 ans), *Coelodonta antiquitatis* (> 22 ans). N = nombre de restes, n = nombre d'individus.

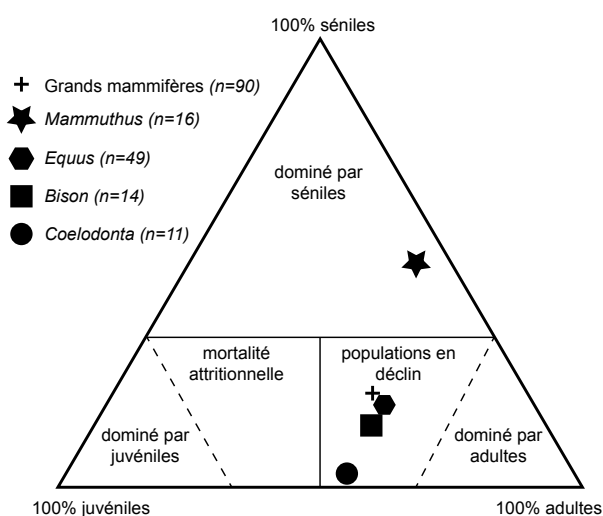


Fig. 7: Représentation des profils de mortalité de *Coelodonta antiquitatis*, de *Mammuthus primigenius*, d'*Equus germanicus* et de *Bison priscus* d'Ajoie durant le Pléistocène supérieur dans un diagramme ternaire (modifié d'après Stiner, 1991). Le profil des grands mammifères inclut *Mammuthus primigenius*, *Equus germanicus*, *Bison priscus* et *Coelodonta antiquitatis*. n = nombre d'individus.

pour 11 individus. On note 4 individus âgés de moins d'une année, 1 individu entre 1 et 5 ans, 5 individus entre 5 et 12 ans et l'individu de Combe Ronde âgé de 12 à 22 ans (Tab. 3). A noter que la dernière classe d'âge (> 22 ans) n'a pas été observée, sachant que les rhinocéros actuels peuvent vivre jusqu'à près de 40 ans dans leur milieu naturel (Nowak, 1999). L'histogramme de mortalité proposé indique une courbe bimodale caractérisée par une dominance des juvéniles en cours d'allaitement et des jeunes adultes, ainsi que par une quasi-absence d'individus âgés de 13 ans et plus (Fig. 6.2b). Un tel profil pourrait être représentatif d'une mortalité sélective de populations en déclin. Cette interprétation est en cohérence avec la taille plutôt faible pour un rhinocéros laineux estimée sur l'individu adulte (13-20 ans) de Combe Ronde. Aussi, le profil ne semble pas être sujet à un biais de l'échantillonnage malgré le petit nombre de spécimens disponibles, puisqu'aucune différence ne semble se dessiner sur l'intervalle de temps considéré (Fig. 6.2a). De plus, il se démarque des résultats issus des restes dentaires de *Mammuthus primigenius*, qui montrent un schéma classique de morts naturelles non catastrophiques, et d'*Equus germanicus* et *Bison priscus*, qui semblent se rapprocher des profils de mortalité non sélective de populations légèrement en déclin (Fig. 6.3-5; Haynes, 1987). Sur le diagramme ternaire, *Mammuthus primigenius* se détache largement des autres grands mammifères par une dominance des individus âgés, alors qu'*Equus germanicus*, *Coelodonta antiquitatis* et *Bison priscus* sont inclus dans l'aire des populations en déclin

plutôt dominées par des individus adultes. En particulier, *Coelodonta antiquitatis* se démarque par une mortalité des juvéniles (Fig. 7).

7. DISCUSSION

En accord avec Becker *et al.* (2009), le piégeage des restes de grands mammifères dans les dolines d'Ajoie suit principalement un processus classique d'altération de surface (agents climatiques, prédation, charognage), de transport par ruissellement, solifluxion et gélifluxion et de phénomènes de soutirage et d'altération par les agents physico-chimiques intra dolines. Seul le spécimen de la Bâme de Courtemaîche correspond à un repaire d'hyènes. Bien qu'une activité humaine soit attestée par la découverte d'artéfacts lithiques associés, aucune évidence de chasse ou de boucherie n'a été observée (Morel & Schifferdecker, 1987; Guérin in Aubry *et al.*, 2000; Becker *et al.*, 2009). L'analyse morphologique du matériel indiquant très peu de variabilité, les conditions sédimentaires des niveaux fossilifères étant globalement homogènes (Aubry *et al.*, 2000; Becker *et al.*, 2009, 2013) et les analyses biogéochimiques sur l'émail dentaire très proches (ca. 6.5° C de température moyenne annuelle; Scherler *et al.*, 2014), la discussion qui suit traite des grands mammifères ajoulots du Pléistocène supérieur, en particulier des rhinocéros laineux, dans leur ensemble. D'une manière générale, les populations de grands mammifères, dominées par le mammouth laineux et le cheval sauvage, montrent des signes de déclin et probablement de compétitions interspécifiques. L'enregistrement des rhinocéros laineux en Ajoie se rapporte à neuf sites différents. Son extension chronostratigraphique maximale pourrait s'étendre jusqu'au stade isotopique marin 5a (Glaciaire ancien) avec les spécimens de Grands Combe, cependant l'intervalle de temps concerné recouvre presque exclusivement les stades isotopiques marins 4-3 (Fig. 2, Tab. 1-2). Les données issues du matériel d'étude mettent en évidence plusieurs aspects qualitatifs sur l'écologie du rhinocéros laineux ajoulot durant cet intervalle de temps, bien que les effectifs ne permettent pas une analyse statistique des observations. Les résultats de cette étude conduisent à associer les rhinocéros laineux ajoulots à un type anatomique robuste, de taille plutôt modeste pour l'espèce et préférentiellement brouteur, appartenant probablement à des populations en déclin. L'état de santé des populations de rhinocéros laineux ne peut être directement mis en relation avec le régime alimentaire de ce dernier qui est moins spécialisé que les trois grands herbivores (*Mammuthus primigenius*, *Equus germanicus*, *Bison priscus*) dominants de la mégafaune quaternaire ajoulote (Rivals *et al.*, 2010). Les 38 spécimens attribués au rhinocéros laineux ne représentent que 6% des 588 restes rapportés aux grands mammifères des sites du Pléistocène supérieur ajoulot (Fig. 6.1a). La dégénérescence supposée des populations de rhinocéros

laineux pourrait découler d'un comportement social plutôt territorial et solitaire ou de vie en petits groupes (Guérin & Patou-Mathis, 1996) et d'une faible tolérance écologique. Cette limitation écologique, déjà mentionnée par Rivals *et al.* (2010) et Stuart & Lister (2012), met surtout en évidence l'hypothèse d'une grande sensibilité aux variations saisonnières dans la disponibilité des ressources de nourriture et le manque de mobilité du rhinocéros laineux.

8. CONCLUSION

La description anatomique de cette étude a permis de rapporter avec certitude les restes de rhinocéros laineux du Pléistocène supérieur ajoulot à l'espèce *Coelodonta antiquitatis* (*sensu* Kahlke & Lacombat, 2008). De plus, l'analyse écomorphologique faite sur les restes dentaires permet de décrire un contexte local qui met en évidence des pistes de réflexion sur le mécanisme d'extinction du rhinocéros laineux en Eurasie.

Durant le Pléistocène supérieur, en particulier durant les stades isotopiques marins 4 et 3 (Pléniglaciaire supérieur et moyen, ca. 75-28 ka), l'Ajoie a certainement joué périodiquement un rôle de refuge dans le domaine nord alpin pour la mégafaune quaternaire. La région devait offrir une zone périglaciaire protégée, encadrée par les avancées des glaciers alpins et nordiques, où les habitats de toundra-steppe n'étaient pas trop affectés. D'après l'étude des petits mammifères et des mollusques (Becker *et al.*, 2013; Julien Oppliger, com. pers.), ces derniers étaient localement composés en majorité par des prairies, mais également par des rocailles, des arbustes, des zones arborées et forestières ainsi que par des plans d'eau. La notion de refuge périglaciaire ajoulot et les observations sur l'écologie des rhinocéros laineux pourraient mettre localement en évidence les bases du mécanisme qui a pu conduire à l'extinction de ces derniers à la fin du Pléistocène supérieur. La disparition progressive de la toundra-steppe par fragmentation et maintien temporaire de zones refuges a contraint la mégafaune glaciaire à évoluer dans un contexte de goulet écologique et de compétition interspécifique clairement dominée par le mammoth et le cheval sauvage. Le rhinocéros laineux, par sa faible tolérance au stress écologique, en particulier aux variations saisonnières, et son manque de mobilité, n'aurait définitivement pas survécu au réchauffement interstadiaire Bølling-Allerød.

REMERCIEMENTS

Cette étude a été possible grâce à de multiples discussions ainsi qu'aux collaborations de nombreux collègues. Les auteurs adressent toute leur reconnaissance aux personnes suivantes: Denis Aubry, Isabelle Groux, Wolfgang Hug, Ralf Krebs, Olivier Maridet, Werner Müller, Julien Oppliger, Patrick Paupe†, Gaëtan Rauber, Lucette Stalder,

Nigel Thew ainsi qu'à tous les techniciens de fouille de la Paléontologie A16 ayant participé aux travaux de terrain. Les photographies de la Figure 5 sont de Bernard Migy (arrière-crâne), Claudine Miserez (atlas) et Werner Müller (humérus). Les dessins des restes dentaires des Figures 3-4 sont de Tayfun Yilmaz. La Paléontologie A16 est également remerciée pour avoir facilité l'accès au matériel et à son infrastructure. Ce travail a bénéficié du soutien financier de l'Office de la culture de la République et Canton du Jura et de l'Office fédéral des routes. Les rapporteurs Pierre-Olivier Antoine et Frédéric Lacombat ont contribué à l'amélioration de l'article.

REFERENCES

- Antoine P.-O. 2002. Phylogénie et évolution des Elasmotheriina (Mammalia, Rhinocerotidae). *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, 188: 1-359.
- Aubry D., Guélat M., Detrey J. & Othenin-Girard B. 2000. Dernier cycle glaciaire et occupations paléolithiques à Alle, Noir Bois (Jura, Suisse). *Cahier d'archéologie jurassienne*, 10: 1-175.
- Bales G.S. 1996. Skull evolution in the Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla): cartesian transformations and functional interpretations. *Journal of Mammalian Evolution*, 3: 261-279.
- Barnosky A.D., Koch P.L., Feranec R.S., Wing S.L. & Shabel A.B. 2004. Assessing the causes of late Pleistocene extinctions on the continents. *Science*, 306: 70-75.
- Becker D., Aubry D. & Detrey J. 2009. Les dolines du Pléistocène supérieur de la Combe de « Vâ Tche Tchâ » (Ajoie, Suisse): un piège à restes de mammifères et artefacts lithiques. *Quaternaire*, 20: 123-137.
- Becker D., Oppliger J., Thew N., Scherler L., Aubry D. & Brailard L. 2013. Climat et écologie en Ajoie durant la seconde partie du Pléniglaciaire moyen weichsélien: apport des remplissages des dolines de Courtedoux-Vâ Tche Tchâ (Jura, Suisse). In: Richard A., Schifferdecker F., Mazimann J.-P. & Bélet-Gondat C. (Eds.). Le peuplement de l'arc jurassien de la préhistoire au Moyen Age. Deuxièmes Journées Archéologiques Frontalières de l'Arc jurassien. Acte des rencontres 2007. *Annales Littéraires de l'Université de Franche-Comté et Cahier d'archéologie jurassienne*, Besançon-Porrentruy: 13-24.
- Billia E.M.E. 2008. The skull of *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäger 1939) (Mammalia, Rhinocerotidae) from the Irkutsk region (Southwest Eastern Siberia). *Quaternary International*, 179: 20-24.
- Blumenbach J.F. 1799. *Handbuch der Naturgeschichte*. 6th Ed. XVI, Dietrich, Gottingen, 708 p.
- Brailard L. 2006. Morphogenèse des vallées sèches du Jura tabulaire d'Ajoie (Suisse): rôle de la fracturation et étude des remplissages quaternaires. Thèse de doctorat, Département de Géosciences de l'Université de Fribourg, *GeoFocus*, 14: 1-224.
- Brailard L. 2009. Remplissages quaternaires et paléohydrologie des vallées sèches d'Ajoie (Jura tabulaire, Suisse). *Geographica Helvetica*, 64: 148-156.
- Buonocristiani J.-F., Campy M. & Pugin A. 2002. Modalité de la dernière extension glaciaire maximale dans le Jura et proposition de corrélation avec l'enregistrement isotopique du

- Greenland. In: Richard H. & Vignot A. (Eds.). *Equilibres et ruptures dans les écosystèmes durant les 20 derniers millénaires en Europe de l'Ouest*. Actes du colloque international de Besançon, Septembre 2000. Presses Universitaires Franc-Comtoises, Besançon: 27-34.
- Chang C.-H. & Jang C.-M. 2004. On the processing and mounting of a skeleton of a white rhinoceros, *Ceratotherium simum*. *College and Research*, 17: 58-69.
- Clark P.U., Dyke A.S., Shakun J.D., Carlson A.E., Clark J., Wohlfarth B., Mitrovica J.X., Hostetler S.W. & McCabe A.M. 2009. The Last Glacial Maximum. *Science*, 325: 710-4.
- Deng T. 2008. Comparison between woolly rhino forelimbs from Longdan, Northwestern China and Tologoi, Transbaikalian region. *Quaternary International*, 179: 196-207.
- Deng T., Wang X., Fortelius M., Li Q., Wang Y., Tseng Z.J., Takeuchi G.T., Saylor J.E., Sällä L.K. & Xie G. 2011. Out of Tibet: Pliocene Woolly Rhino Suggests High-Plateau Origin of Ice Age Megaherbivores. *Science*, 333: 1285-1288.
- Dini M. in prep. *Etudes des restes de Bison priscus provenant des remplissages pléistocènes des dolines d'Ajoie (Jura, Suisse)*. Master inédit, Département de Géosciences de l'Université de Fribourg.
- Fortelius M. 1982. Ecological aspects of dental functional morphology in the Plio-Pleistocene Rhinoceroses of Europe. In: Kurten B. (Ed.). *Teeth: form, function and evolution*. Columbia University Press: 163-181.
- Fortelius M. & Solounias N. 2000. Functional characterization of ungulate molars using the abrasion-attrition wear gradient: a new method for reconstructing paleodiets. *Novitates*, 3301: 1-36.
- Fortelius M., Mazza P. & Sala B. 1993. *Stephanorhinus* (Mammalia: Rhinocerotidae) of the Western European Pleistocene, with a revision of *S. etruscus* (Falconer 1868). *Palaontographia italica*, 80: 63-155.
- Fortelius M., Eronen J., Liu L., Pushkina D., Tesakov A., Vislobokova I. & Zhang Z. 2006. Late Miocene and Pliocene large mammals and climatic changes in Eurasia. *Palaeo-geography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 238: 219-227.
- Gehler A., Reich M., Mol D. & van der Plicht H. 2007. The type material of the Pleistocene *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach) (Perissodactyla: Rhinocerotidae). *Technische Universität Bergakademie Freiberg, Institut für Geologie, Wissenschaftliche Mitteilungen*, 36: 44-46.
- Gerber E. 1952. Über Reste des eiszeitlichen Wollnashorns aus dem Diluvium des bernischen Mittellandes. *Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Bern*, Neue Folge, 9: 51-65.
- Grootes P.M., Stuiver M., White J.W.C., Johnsen S.J. & Jouzel J. 1993. Comparison of oxygen isotope records from the GISP 2 and GRIP Greenland ice cores. *Nature*, 366: 552-554.
- Guérin C. 1980. Les rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale. Comparaison avec les espèces actuelles. *Documents du Laboratoire de Géologie de l'Université de Lyon*, 79: 1-1184.
- Guérin C. 1982. 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: 593-598.
- Guérin C. 2000. Etude des dents de rhinocéros de l'unité E6. In: Aubry D., Guélat M., Detrey J. & Othenin-Girard B. (Eds.). *Dernier cycle glaciaire et occupations paléolithiques à Alle, Noir Bois (Jura, Suisse)*. *Cahier d'archéologie jurassienne*, 10: 96-98.
- Guérin C. 2010. *Coelodonta antiquitatis praecursor* (Rhinocerotidae) du Pléistocène moyen final de l'aven de Romain-la-Roche (Doubs, France). *Revue de Paléobiologie*, Genève, 29: 697-746.
- Guérin C. & Patou-Mathis M. 1996. *Les grands mammifères plio-pléistocènes d'Europe*. Masson, Paris.
- Guthrie R.D. 1990. *Frozen fauna of the mammoth steppe: the story of Blue Babe*. University of Chicago Press.
- Haynes G. 1987. Proboscidian die-offs and die-outs: age profiles in fossil collections. *Journal of Archaeological Science*, 14: 659-668.
- Heissig K. 1969. Die Rhinocerotidae (Mammalia) aus der oberoligozänen Spaltenfüllung von Gaimersheim bei Ingolstadt in Bayern und ihre phylogenetische Stellung. *Abhandlungen der Bayerische Akademie der Wissenschaften*, Neue Folge, 138: 1-133.
- Janis C.M. 1986. An estimation of tooth volume and hypsodonty indices in ungulate mammals, and the correlation of these factors with dietary preferences. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, 53: 367-387.
- Johnsen S.J., Clausen H.B., Dansgaard W., Gundestrup N.S., Hammer C.U., Andersen U., Andersen K.K., Hvidberg C.S., Dalh-Jensen D., Steffensen J.P., Shoji H., Sveinbjörnsdóttir A.E., White J., Jouzel J. & Fisher D. 1997. The $\delta^{18}\text{O}$ record along the Greenland Icecore Project deep ice core and the problem of possible Eemian climatic instability. *Journal of Geophysical Research*, 102: 26397-26410.
- Kahlke R.-D. 1999. *The history of the origin, evolution and dispersal of the Late Pleistocene Mammuthus-Coelodonta faunal complex in Eurasia (large mammals)*. Fenske Companies, Rapid City.
- Kahlke R.-D. & Lacombat F. 2008. The earliest immigration of woolly rhinoceros (*Coelodonta tologojensis*, Rhinocerotidae, Mammalia) into Europe and its adaptive evolution in Palaeartic cold stage mammal faunas. *Quaternary Science Reviews*, 27: 1951-1961.
- Kuzmin Y.V. 2010. Extinction of the woolly mammoth (*Mammuthus primigenius*) and woolly rhinoceros (*Coelodonta antiquitatis*) in Eurasia: review of chronological and environmental issues. *Boreas*, 39: 247-261.
- Legendre S. 1989. Les communautés de mammifères du Paléogène (Eocène supérieur et Oligocène) d'Europe occidentale: structures, milieux et évolution. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen*, 16: 1-110.
- Lister A.M. & Stuart A.J. 2008. The impact of climate change on large mammal distribution and extinction: evidence from the last glacial/interglacial transition. *Comptes Rendus Geoscience*, 340: 615-620.
- Lister, A.M., Sher A.V., van Essen H. & Wei G. 2005. The pattern and process of mammoth evolution in Eurasia. *Quaternary International*, 126-128: 49-64.
- Loose H.K. 1975. Pleistocene Rhinocerotidae of Western Europe with reference to the recent two-horned species of Africa and S.E. Asia. *Scripta Geologica*, 33: 1-59.
- Louquet-Lefebvre S. 2005. Les mégaherbivores (Eléphantidés et Rhinocerotidés) au Paléolithique moyen en Europe du

- Nord-Ouest. Paléoécologie, taphonomie et aspects paléontographiques. *British Archeological Reports International Series*, 1451: 1-267.
- Mihlbachler, M.C., Rivals F., Solounias N. & Semprebon G.M. 2011. Dietary Change and Evolution of Horses in North America. *Science*, 331: 1178-1181.
- Morel P. & Hug B. 1996. Découverte d'un crâne tardiglaciaire de rhinocéros laineux *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach 1799) dans le lac de Neuchâtel, au large de Vaumarcus (NE). Paléontologie et conservation. *Bulletin de la Société neuchâteloise des sciences naturelles*, 119: 101-110.
- Morel P. & Schifferdecker F. 1987. Le bâme de Courtemaîche. Etude archéologique et paléontologique. *Archéologie suisse*, 1987: 53-60.
- Navarro N., Lécuyer C., Montuire S., Langlois C. & Martineau F. 2004. Oxygen isotope compositions of phosphate from arvicoline teeth and Quaternary climatic changes, Gigny, French Jura. *Quaternary Research*, 62: 172-182.
- Nowak R.M. 1999. *Walker's mammals of the world*. 6th Edition, 2 volumes. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- Reumer J.W.F. 2007. Habitat fragmentation and extinction of mammoths (*Mammuthus primigenius*, Proboscidea, Mammalia): arguments for causal relationship. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 259: 279-286.
- 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: 338-346.
- 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: 42-54.
- Rothen J., Becker D. & Berger J.-P. 2012. Morphométrie des dents jugales du mammoth laineux (*Mammuthus primigenius*) découvertes dans les remplissages pléistocènes de dolines d'Ajoie (Jura, Suisse). *Actes de la Société Jurassienne d'Emulation*, Porrentruy, 114: 17-36.
- Savoy J., Scherler L. & Becker D. 2013. Variabilité morphologique et biométrique des dents d'*Equus germanicus* des dolines pléistocènes d'Ajoie (Jura, Suisse). *Actes de la Société jurassienne d'Emulation*, Porrentruy, 115: 17-36.
- Scherler L., Tütken T. & Becker D. 2014. Carbon and oxygen stable isotope compositions of late Pleistocene mammal teeth from dolines of Ajoie (Northwestern Switzerland). *Quaternary Research*, 82: 378-387 (<http://dx.doi.org/10.1016/j.yqres.2014.05.004>).
- Stiner M.C. 1991. An interspecific perspective on the emergence of the Modern Human predatory niche. In: Stiner M.C. (Dir.). *Human predators and prey mortality*. Westview Press, Boulder: 149-185.
- Stuart A.J. & Lister A.M. 2007. Patterns of Late Quaternary megafaunal extinctions in Europe and Northern Asia. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 259: 287-297.
- Stuart A.J. & Lister A.M. 2012. Extinction chronology of the woolly *Coelodonta antiquitatis* in the context of late Quaternary megafaunal extinctions in northern Eurasia. *Quaternary Science Reviews*, 51: 1-17.
- Vangengejm E.A., Belyaeva E.I., Garutt V.E., Dmitrieva E.I. & Zazhigin V.S. 1966. *Mlekopitayushchie eopleistocena zapadnogo Zabaikal'ya (in Russian)*. Nauka, Moskva.
- 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. & Violet A. 2013. Etude pluridisciplinaire du squelette de rhinocéros laineux, *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799), de l'Institut de paléontologie humaine (Paris, France). *L'anthropologie*, 117: 1-47.
- Wohlfarth B. 2009. *Ice-free conditions in Fennoscandia during Marine Oxygen Isotope Stage 3? SKB TR-09-12*. Svensk Kärnbränslehantering AB, Stockholm.