Disponible en ligne sur www.sciencedirect.com
ScienceDirect
L'anthropologie
L'anthropologie 110 (2006) 788–831
http://france.elsevier.com/direct/ANTHRO/

Article original

Les faunes de grands mammifères de la Caune de l'Arago (Tautavel) dans le cadre biochronologique des faunes du Pléistocène moyen italien

An interpretation of a large mammal fauna from la Caune de l'Arago (France) in comparison to a Middle Pleistocene biochronological frame from Italy

Anne-Marie Moigne[a,*], Maria Rita Palombo[b], Véronique Belda[c], Djamila Heriech-Briki[c], Sarah Kacimi[c], Frédéric Lacombat[d], Marie-Antoinette de Lumley[a], José Moutoussamy[c], Florent Rivals[c,e], Jérôme Quilès[a], Agnès Testu[c]

[a] *Département de Préhistoire du Muséum National d'Histoire Naturelle, UMR 5198 du Centre National de la Recherche Scientifique, 1, rue René-Panhard, 75013 Paris, France*
[b] *Dipartimento di Scienze della Terra, Università degli Studi di Roma « La Sapienza », CNR, Istituto di Geologia Ambientale e Geoingegneria, Piazzale Aldo Moro, 5 – 00185 Roma, Italie*
[c] *Centre Européen de Recherches Préhistoriques de Tautavel, UMR 6569 du Centre National de la Recherche Scientifique, Avenue Léon-Jean-Grégory, 66720 Tautavel, France*
[d] *Laboratoire Départemental de Préhistoire du Lazaret, UMR 6569 du Centre National de la Recherche Scientifique, Parc « Villa de la Côte », 33bis, Boulevard Franck-Pilatte, 06300 Nice, France*
[e] *ICREA- IPHES, Universitat Rovira i Virgili, Pl. Imperial Tarraco 1, 43005 Tarragona, Espagne*

Disponible sur internet le 01 décembre 2006

Résumé

Les niveaux fossilifères de la Caune de l'Arago représentent un excellent outil pour comprendre les relations entre les renouvellements de faunes et les changements climatiques au Pléistocène moyen dans une zone assez restreinte. De même, les assemblages fossiles italiens du Galérien moyen témoignent des variations des conditions paléoenvironnementales. Une comparaison biochronologique et paléoécologique des faunes de grands mammifères de ces deux régions méditerranéennes peu différentes a été réalisée dans le but d'estimer la possibilité d'une évolution de certains taxons et les différences existant dans la dynamique des renouvellements de faunes au cours du Pléistocène moyen. Les résultats permet-

* Auteur correspondant. Tél. +33 04 68 29 47 40.
Adresse e-mail : moigne@tautavel.univ-perp.fr (A.-M. Moigne).

0003-5521/$ - see front matter © 2006 Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.
doi:10.1016/j.anthro.2006.10.011

tent de corréler les assemblages fauniques du « complexe moyen, ensemble stratigraphique I », « complexe moyen, ensembles stratigraphiques II et III », « complexe supérieur, sols A et B » de la Caune de l'Arago avec, respectivement, les unités fauniques italiennes d'Isernia (Galérien moyen), Fontana Ranuccio (Galérien récent) et Torre in Pietra (Aurélien ancien). En France, les assemblages de faune sont caractérisés par l'absence des animaux brouteurs et, inversement, par la présence de taxons boréaux, principalement des animaux paisseurs, qui sont rares, voire absents en Italie. En conséquence, aucun complexe faunique italien n'a pu donner d'indications relatives aux conditions climatiques continentales froides comme cela a été le cas pour les complexes fauniques de la Caune de l'Arago. Toutefois, les changements climatiques majeurs qui caractérisent le Pléistocène moyen peuvent être détectés dans les deux régions. Au cours de l'unité faunique d'Isernia, la température était à son niveau le plus bas et des conditions arides dominaient, alors que pendant l'unité faunique suivante, celle de Fontana Ranuccio, l'humidité et la température ont augmenté, ce qui est constaté pour les faunes d'Italie centrale. De plus, leurs similitudes ayant été comparées, il apparaît que la faune de Visogliano (Italie du Nord-Est) est plus apparentée aux faunes de France qu'à celles d'Italie. Pendant le Pléistocène moyen (unité de Torre in Pietra), une faune tempérée peut être reconnue dans les deux régions. Le renouvellement des faunes était alors lié à des changements climatiques qui ont eu lieu dans la région méditerranéenne, approximativement lors de la transition entre les stades isotopiques 11 et 10, lorsque les interstades sont devenus progressivement plus tempérés et que l'humidité a augmenté.
© 2006 Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

Abstract

The fossiliferous levels of Caune de l'Arago supply a useful tool to investigate the relationships between faunal renewals and climate changes in a restricted area during the Middle Pleistocene. On the other hand the Italian fossil assemblages of the middle Galerian testified changes of palaeoenvironmental conditions. A biochronologic and palaeoecologic comparison among large mammalian faunas of these quite different Mediterranean regions have been performed in the aim to value possible vicariance of taxa and differences of faunal renewal dynamic during the Middle Pleistocene. After the results of our analysis we can correlate the faunal assemblages from the "Complexe moyen, ensemble stratigraphique I", "Complexe moyen, ensembles stratigraphiques II and III", "Complexe supérieur, sols A and B" of Caune de L'Arago sedimentary succession with the Italian Isernia (middle Galerian), Fontana Ranuccio (late Galerian) and Torre in Pietra (early Aurelian) faunal units (FUs) respectively. The French faunal assemblages were characterised by the absence of browsers and, conversely, by the presence of boreal taxa, mainly grazers, that were rare or never occurred in Italy. Accordingly, at no one Italian faunal complex, as expected, we can find any indication of continental cold climatic condition as showed by the faunal complexes of the Caune de l'Arago. Nevertheless, the major climate changes characterising the Middle Pleistocene can be detected in both regions. During the span time of Isernia FU, the temperature was at its lowest and arid conditions prevailed, whereas during the following Fontana Ranuccio FU humidity and temperature increased, as is more evident in central Italy local faunas. Moreover, after the similarity analysis, the Visogliano local fauna (North-Eastern Italy) was more related to the French than to the Italian ones. During the late Middle Pleistocene (Torre in Pietra FU) a moderate faunal reconstruction can be detected in both regions. The renewal was linked to climatic modifications taking place in the Mediterranean area approximately around OIS 11/OIS 10 transition, when interstadials became progressively milder and average humidity increased.
© 2006 Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

Mots clés : Caune de l'Arago ; Péninsule italienne ; Grands mammifères ; Pléistocène moyen ; Biochronologie ; Paléoécologie ; Similitude

Keywords: Caune de l'Arago; Italian peninsula; Large Mammals; Middle Pleistocene; Biochronology; Palaeoecology; Similarity

1. Préambule

Dans un environnement continental, la succession chronologique des faunes est surtout définie d'après le stade évolutif atteint par les lignées de mammifères bien définies, ainsi que par les associations caractéristiques d'espèces différentes et les évènements biologiques significatifs tels que : « origine–immigration » et « disparition–émigration », à l'échelle d'un vaste territoire. Toutefois, les longues séquences stratigraphiques sont rares et les fossiles sont le plus souvent découverts dans des dépôts alluviaux, des grottes ou des fissures. Les dernières découvertes faites lors du percement de carrières ou naturellement, présentent des remplissages limités en épaisseur et en extension. En conséquence, la conservation des mammifères est difficile et l'absence ou la présence de certains taxons dans un assemblage donné dépend de nombreux facteurs taphonomiques.

Dans les environnements continentaux, la présence d'un taxon, de la plus ancienne à la plus récente couche d'une séquence stratigraphique ne correspond pas nécessairement à une apparition ou à une disparition à grande échelle. Elle ne peut pas toujours être utilisée pour caractériser un biochrone. De plus, la proportion et l'extension des migrations de mammifères peuvent être grandement influencées par les barrières intra- et intercontinentales telles que les chaînes de montagne, les mers épicontinentales, les déserts, etc. Ces éléments fonctionnent comme des filtres en diluant ou en évitant les migrations de certaines espèces. Sans contrôle stratigraphique, les problèmes de discontinuité des environnements continentaux, le provincialisme des faunes, l'influence des facteurs géomorphologiques et climatiques, l'amplitude et la vitesse de déplacement des animaux, les facteurs diachroniques, la difficulté de distinguer la présence d'une migration ou d'une extinction interdisent de savoir avec précision si deux faunes locales, bien qu'appartenant à la même zone géographique, sont contemporaines ou bien si elles se suivent dans le temps.

Compte tenu de ces biais, la comparaison du point de vue biochronologique et paléoécologique de deux régions méditerranéennes différentes telles que la côte méridionale de la France et la péninsule italienne paraît intéressante pour évaluer la variabilité des taxons et les dynamiques de renouvellement des faunes.

En fait, les complexes fauniques des grands mammifères de la péninsule italienne offrent une remarquable opportunité pour comprendre les effets des interactions animales et les changements environnementaux sur la structure des communautés de mammifères. En effet la géographie de la péninsule italienne, son extension latitudinale ainsi que le rôle joué par la Mer Méditerranée apportent une bonne possibilité pour analyser les effets de l'évolution sur les structures des assemblages de grands mammifères pendant cette période.

Au nord-ouest du Bassin Méditerranéen, la transition entre le Pléistocène ancien et le Pléistocène moyen est caractérisée par un grand renouvellement des faunes en même temps que par des variations paléoenvironnementales significatives. En fait, le début du Galérien moyen (*sensu* Gliozzi et al., 1997) s'installe lors d'un fort refroidissement (stades isotopiques 24 et 22) suivant le début du Pléistocène moyen (stade isotopique 25) (Cita et Castradori, 1994). L'arrivée d'espèces migrantes d'Asie et d'Europe centrale, ainsi qu'une évolution sur place de certains taxons, sont bien documentées. Quelques grands carnivores villafranchiens sont encore présents mais le complexe faunique comprend plusieurs taxons nouveaux et la structure des associations de grands mammifères change par sa composition, la richesse des espèces, la structure trophique ainsi que par le pourcentage des formes occupant les différents environnements.

Par ailleurs, les niveaux fossilifères de la Caune de l'Arago constituent un excellent outil pour comprendre les relations entre les reconstitutions de faunes et les changements climatiques dans une zone assez réduite pendant ce laps de temps ainsi que pour faire une comparaison entre les différents environnements établis d'après les assemblages observés en Italie pendant le Pléistocène moyen (Fig. 1).

2. Introduction

Les associations de grands mammifères du Pléistocène moyen sont relativement rares en France, et le remplissage de la Caune de l'Arago, très riche en fossiles, daté de –670 000 à –97 000 ans illustre très bien cette période.

Le remplissage de la Caune de l'Arago, situé dans le domaine méditerranéen (Fig. 1) nous a permis de définir une succession d'horizons biostratigraphiques correspondant à la période allant de –550 000 à –400 000 ans. Les nouveaux travaux effectués dans la grotte ainsi que la comparaison avec des sites plus récents de la même aire géographique permettent aujourd'hui de proposer une succession d'horizons entre le stade isotopique 14 et le stade isotopique 5. Ces horizons sont fondés sur l'apparition de nouveaux genres, l'évolution de plusieurs espèces et la disparition de certains taxons. Ils sont corrélés aux échelles chronologiques fondées sur les méthodes de datation physique et aux variations climatiques du Quaternaire.

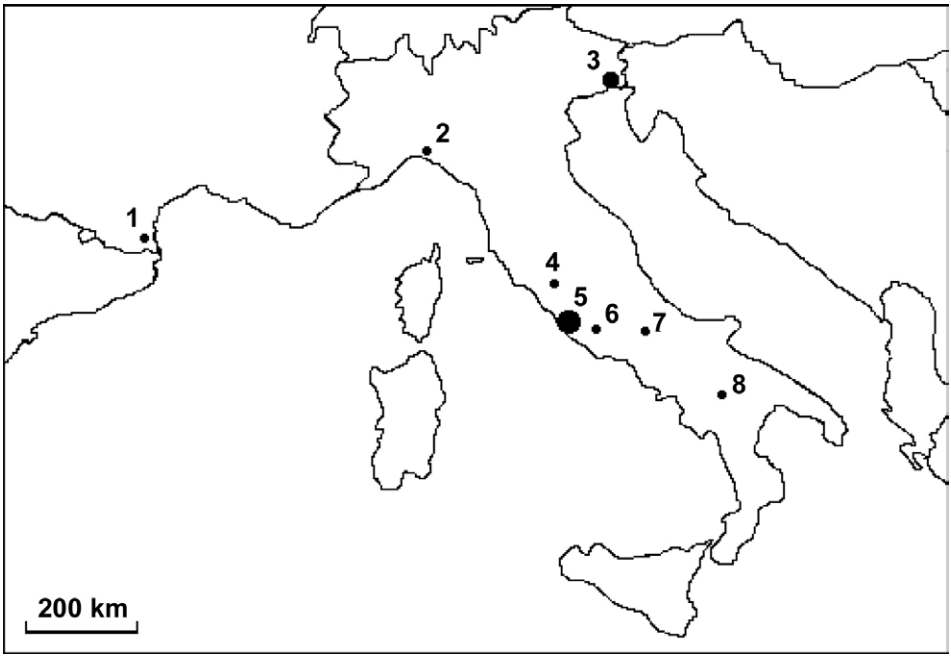

Fig. 1. Carte de localisation des sites. **1**. Caune de l'Arago ; **2**. Valdemino ; **3**. Visogliano et Slivia ; **4**. Bucine ; **5**. Torre in Pietra, Vitinia, Polledrara, Castel di Guido, Ponte Galeria, Sedia del Diavolo, et Casal di Pazzi ; **6**. Fontana Ranuccio ; **7**. Isernia ; **8**. Notarchirico.

Fig. 1. Map showing site location. **1**. Caune de l'Arago; **2**. Valdemino; **3**. Visogliano and Slivia; **4**. Bucine; **5**. Torre in Pietra, Vitinia, Polledrara, Castel di Guido, Ponte Galeria, Sedia del Diavolo, and Casal di Pazzi; **6**. Fontana Ranuccio; **7**. Isernia; **8**. Notarchirico.

3. Présentation des complexes fauniques de la Caune de l'Arago

3.1. Généralités

Les faunes de grands mammifères de la Caune de l'Arago ont été découvertes lors des fouilles préhistoriques faites dans la grotte. Elles sont associées à une importante industrie et à une centaine de restes humains anténéandertaliens.

L'étude de la stratigraphie du site a permis de mettre en évidence une succession de niveaux correspondant à une alternance de systèmes sédimentaires mis en place lors de périodes tempérées humides ou froides et humides dans le complexe inférieur, puis une succession de périodes sèches et rigoureuses, puis humides et tempérées, surmontées d'une période très froide et particulièrement ventée, très continentale dans le complexe moyen. Au sommet de la succession sédimentaire une série de niveaux stalagmitiques se sont formés lors des périodes climatiques tempérées de la deuxième partie du Pléistocène moyen. Le remplissage a ensuite subi une période de démantèlement et un colmatage des brèches correspondant au dernier épisode de sédimentation de la grotte, le complexe sommital (de Lumley et al., 2000).

Cette succession de plus de 15 m d'épaisseur comprend de nombreux niveaux d'occupation humaine ou animale, dans lesquels la faune de grands mammifères est particulièrement riche et bien conservée. Au cours de ces différentes périodes climatiques, couvrant la majeure partie du Pléistocène moyen, les espèces caractéristiques : *Ursus deningeri, Hemitragus bonali, Equus ferus mosbachensis,* sont associées à *Stephanorhinus hemitoechus, Canis mosbachensis, Cuon priscus*.

Plusieurs espèces animales apparaissent dans le remplissage de la Caune de l'Arago pour la première fois dans cette partie de l'Europe (*Ursus arctos, Rupicapra* cf. *pyrenaica, Bison priscus*), d'autres disparaissent à partir d'un niveau précis, *Ovis ammon antiqua* (complexe moyen, ensemble III), *Vulpes praeglacialis* et *Bison schoetensacki* (complexe moyen, ensemble I), enfin certaines espèces caractérisent plus particulièrement un niveau, probablement pour des raisons d'ordre climatique : *Dama clactoniana, Praeovibos priscus, Rangifer tarandus, Macaca silvanus, Sus scrofa*. Toutefois, certaines espèces n'ont, jusqu'à présent, pas été découvertes dans ce remplissage pléistocène comme par exemple, *Hippopotamus antiquus, Alces*, les cerfs mégacérinés ou *Equus hydruntinus* (Tableau 1). Cela est dû, soit aux caractères du milieu, soit à la sélection effectuée par l'homme. En effet, les études taphonomiques entreprises sur les différents niveaux archéologiques montrent que la présence des restes osseux est essentiellement liée aux activités humaines (Moigne, 1983) : les proportions des espèces de grands mammifères, la structure de mortalité des populations, la saison d'abattage des animaux correspondent à des chasses saisonnières et sont corrélées à la fracturation intentionnelle des os longs, aux encoches de percussion, aux traces de dépeçage. Pendant ces occupations saisonnières, les hommes de la grotte se spécialisaient dans un certain type de chasse, correspondant à un biotope particulier (exemple : sol J, ensemble II ou sol F, ensemble III). Au contraire lors de séjours prolongés dans la grotte, ils ont exploité différents biotopes autour de leur camp de base en y apportant une variété plus grande de grands mammifères (sol G, ensemble III). Ces différences de comportement ne semblent pas directement liées à un facteur climatique (Moigne et al., 2005).

Dans plusieurs niveaux et en particulier dans l'ensemble I mais également au sommet du sol G de l'ensemble III, le rôle des carnivores et l'action de ces derniers dans les associations fauniques ne peuvent être négligés.

Tableau 1
Cadre stratigraphique et géochronologique du remplissage sédimentaire pléistocène moyen de la Caune de l'Arago. Les faunes de grands mammifères des différents ensembles stratigraphiques. * Première apparition à la Caune de l'Arago. ° Dernière apparition à la Caune de l'Arago
Table 1
Stratigraphical and geochronological context of the middle pleistocene infilling of the Caune de l'Arago. Large mammal fauna from the various stratigraphic complexes. * First apparition in the Caune de l'Arago. ° Last apparition in the Caune de l'Arago

Dates	Stade isotopique	Unité stratigraphique		Unité archéologique	Horizon biostratigraphique	Paléoclimat
95 000 120 000	5	COMPLEXE SOMMITAL			***Ursus spelaeus*** ***Crocuta crocuta*** ***Panthera pardus*** ***Sus scrofa*** ***Cervus elaphus*** ***Hemitragus cedrensis*** ***Capra aff.caucasica*** ***Equus sp.***	**TEMPÉRÉ HUMIDE**
230 000	7	COMPLEXE SUPERIEUR		**A**	***Macaca sylvanus*** *Canis lupus* *Vulpes vulpes* *Ursus arctos* *Lynx spelaea* *Panthera pardus* *Cervus elaphus* *Bison priscus* *Equus ferus mosbachensis* *Stephanorhinus hemitoechus*	**TEMPÉRÉ HUMIDE**
340 000	9			**B**		
400 000	11			**C**		
450 000	12	COMPLEXE MOYEN	Ensemble III	**D**	***Canis mosbachensis*** ***Cuon priscus*** ***Vulpes vulpes*** ***Panthera leo spelaea*** ***Felis silvestris*** ***Lynx spelaea*** ***Ursus arctos*** ***Ursus deningeri*** ***Cervus elaphus*** ***Rangifer tarandus*** ***Praeovibos priscus*** ***Hemitragus bonali*** ***Rupicapra aff.pyrenaica*** ***Ovis ammon antiqua*** ***Bison priscus*** ***Equus ferus mosbachensis*** ***Stephanorhinus hemtoechus*** *Elephantidae gen.* et *sp.*indet.	**FROID SEC**
				E		
				F		
				G		
	13		Ensemble II	**H**	***Canis mosbachensis*** ***Cuon priscus*** ***Vulpes vulpes*** ***Felis silvestris*** ***Lynx spelaea*** ***Ursus deningeri*** ***Cervus elaphus*** ***Dama clactoniana*** ***Hemitragus bonali*** ***Bison sp.*** ***Stephanorhinus hemitoechus***	**TEMPERE HUMIDE**
				I		
				J		
	14		Ensemble I	**K**	***Canis mosbachensis*** ***Cuon priscus*** ***Vulpes praeglacialis*** ***Lynx spelaea*** ***Panthera Leo spelaea*** ***Panthera cf pardus*** ***Ursus deningeri*** ***Ursus arctos*** ***Cervus elaphus*** ***Rangifer tarandus*** ***Hemitragus bonali*** ***Ovis ammon antiqua*** ***Bison schoetensacki*** ***Equus ferus mosbachensis*** ***Stephanorhinus hemitoechus***	**FROID TRES SEC**
				L		
				M		
				N		
				O		
				P		
				Q		
	15	COMPLEXE INFERIEUR			Non étudié	**TEMPERE**
	16					**FROID HUMIDE**
690 000	17					**TEMPERE**

Pour avoir une vision générale de l'association des grands mammifères au cours des phases climatiques majeures enregistrées dans le remplissage de la Caune de l'Arago, il a été procédé au regroupement de l'ensemble du matériel archéologique provenant des différents sols d'habitat. Un nombre d'individus a été attribué à chaque ensemble, indépendamment de son mode d'introduction dans la grotte (Tableau 2).

3.2. Les faunes du complexe moyen

3.2.1. L'ensemble stratigraphique I

L'horizon stratigraphique I du complexe moyen (Fig. 2) daté d'environ –550 000 ans (de Lumley et al., 2000) est caractérisé à la Caune de l'Arago par une importante liste de carnivores, parmi lesquels on trouve quatre canidés : le loup de Mosbach, *C. mosbachensis*, de taille moyenne, le dhôle, *C. priscus,* de taille légèrement inférieure, le renard commun *Vulpes vulpes* ainsi qu'un petit renard très gracile présentant une dentition particulièrement archaïque se rapprochant de *Alopex praeglacialis*. Dans cet ensemble, les ours sont très bien représentés en nombre d'individus car la grotte a servi de tanière d'hivernation (Quilès, 2003). Il s'agit de *U. deningeri* : la population de cet ensemble stratigraphique peut servir de référence. L'ours brun, *U. arctos*, est également présent dans ces niveaux, et cela semble être sa première apparition en Europe de l'Ouest. La question de son origine est donc posée en termes biochronologique et paléogéographique. Les félidés de cet ensemble sont le lynx, *Lynx spelaea*, la panthère *Panthera* cf. *pardus* dont la mandibule entière permet de la rapprocher des panthères les plus anciennes d'Europe, et le lion, *Panthera leo* de très forte taille. Les hyénidés et les mustélidés ne sont pas représentés dans ces niveaux. L'ensemble stratigraphique I du complexe moyen est

Tableau 2
Nombre minimum d'individus des différentes espèces de grands mammifères dans les grandes unités archéostratigraphiques du remplissage de la Caune de l'Arago
Table 2
Minimum number of individuals of large mammal species in the archeostratigraphical units from the Caune de l'Arago

	Felis silvestris	*Lynx spelaea*	*Panthera pardus*	*Panthera leo spelaea*	*Panthera leo* ssp	*Canis lupus*	*Canis mosbachensis*	*Cuon priscus*	*Vulpes vulpes*	*Vulpes praeglacialis*	*Ursus deningeri*	*Ursus arctos*	*Meles meles*	*Mustela palaerminia*	Elephantidae gen spec indet	*Equus ferus mosbachensis*	*Stephanorhinus hemitoechus*	*Cervus elaphus*	*Dama clactoniana*	*Rangifer tarandus*	*Bison schoetensacki*	*Bison priscus*	*Bison* sp	*Praeovibos priscus*	*Ovis ammon antiqua*	*Hemitragus bonali*	*Rupicapra* aff *R. pyrenaica*	**Total**	**CM**
CS IV									1		1					1												**3**	
	1	1				1					1					1	2		1			1				4	13	**13**	35
		1	1						1		1					2	2	3	2	2		1				3	19	**19**	
CM III	1	1	1				1	1	2		2					3	3	6	2	1		6		1	15	12	2	**60**	
	1	1		2			2	1	2		1	1				9	5	7		1		5		4	24	4		**70**	881
	1	1	1	1			3	2	3		2	1		1		11	12	18		7		25		24	206	20		**339**	
	1	2	1	2			2	4	2		6	1	1	2	3	101	26	43	4	10		40		30	88	43		**412**	
CM II	2	1					1	1	1		2		1			5	8	4	1				1	2	8	4		**42**	
	1	1					1	1	1		1					2	7	3	2						3	0		**23**	249
	2	1		1			4	1	1		2	1				4	4	71	59	12			3	1	14	3		**184**	
CM I		1					1		1		1	1				1	2	7	6	23	2				10	2		**58**	
		1			1		1	1			1	1				1	2	4	4	35					10	3		**65**	
		1	1		1		1		1		2					2	2	1	4	4					7	1		**28**	
		1	1		1		1			1	1	1				2	1	2	1	2					7			**22**	236
		2	1		1		1		1		2	1				1	1	1		2	1				6	2		**23**	
		2					1	1	1		6	1				1	2	7	2	2	1				7	6		**40**	
																												0	
	10	**18**	**7**	**6**	**4**	**1**	**20**	**13**	**18**	**1**	**32**	**9**	**2**	**3**	**3**	**147**	**79**	**177**	**88**	**101**	**4**	**78**	**4**	**62**	**405**	**107**	**2**	***1401***	**1401**
	Felidae					*Canidae*					*Ursidae*		*Mustelidae*		*Eleph.*	*Perissodactyla*		*Cervidae*			*Bovidae*								
	45					*53*					*41*		*5*		*3*	*226*		*366*			*662*							***1401***	

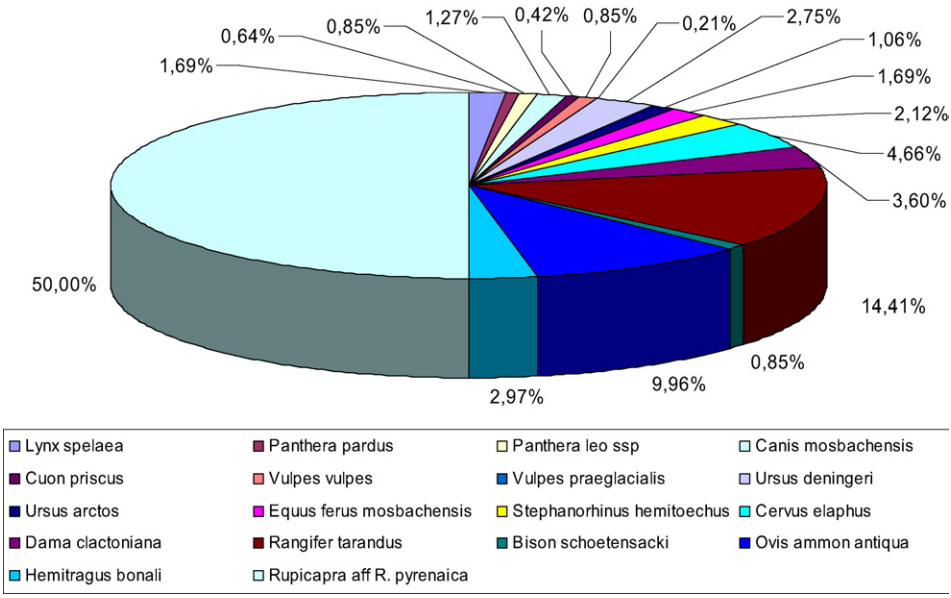

Fig. 2. Proportion relative des différentes espèces de grands herbivores dans les dépôts de l'ensemble stratigraphique I du complexe moyen de la Caune de l'Arago.
Fig. 2. Relative proportion of large herbivore species in the Complexe moyen, ensemble I deposits from the Caune de l'Arago.

caractérisé par la présence de trois bovidés, le thar, *H. bonali*, l'argali, *O. ammon antiqua* et un bison, *B. schoetensacki,* relativement gracile. Dans cet ensemble les ossements sont relativement peu fragmentés et la collection d'ossements d'argalis permet de décrire l'intégralité du squelette, de proposer un corpus significatif de mesures pour cet animal relativement rare dans les sites méditerranéens (Rivals, 2002). Parmi les cervidés présents sur le sol, le renne est également l'un des représentants les plus anciens de l'Europe méditerranéenne. Les chevaux sont rares, leur allure très robuste les rapproche de *E. ferus mosbachensis* (Crégut, 1980).Les rhinocéros sont surtout représentés par de très jeunes individus (*S. hemitoechus*).

3.2.2. L'ensemble stratigraphique II

L'horizon stratigraphique de l'ensemble II du complexe moyen de la Caune de l'Arago est daté d'environ –500 000 ans (de Lumley et al., 2000). Sa faune est surtout marquée par le caractère climatique de cette période (Fig. 3). Il s'agit d'une association dans laquelle, les espèces animales ont un cachet plus typiquement méditerranéen que dans les autres niveaux du complexe moyen, en particulier le grand daim pléistocène : *D. clactoniana* associé au cerf, *Cervus elaphus*. Parmi les carnivores, le petit canidé a disparu tandis que *Felis silvestris* apparaît. Le chat sylvestre est abondant dans tous les niveaux. Un squelette entier de *U. deningeri* a également été découvert. Dans cet environnement, les herbivores de grande taille sont moins nombreux, *S. hemitoechus* est toutefois, nettement plus abondant que dans les niveaux inférieurs.

3.2.3. L'ensemble stratigraphique III

L'horizon stratigraphique de l'ensemble III du complexe moyen est daté entre –450 000 et –400 000 ans (de Lumley et al., 2000). Il comprend les niveaux les plus riches de la Caune de

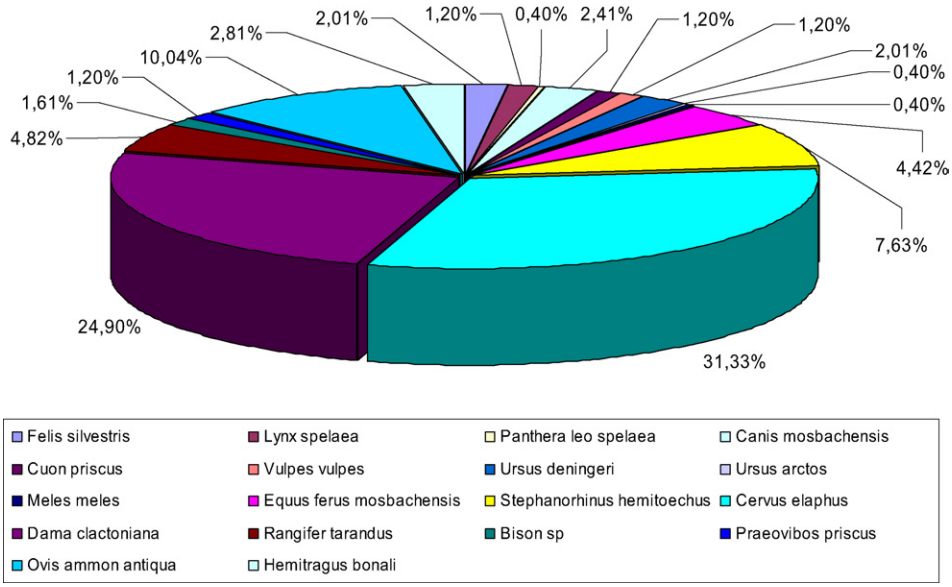

Fig. 3. Proportion relative des différentes espèces de grands herbivores dans les dépôts de l'ensemble stratigraphique II du complexe moyen de la Caune de l'Arago.
Fig. 3. Relative proportion of large herbivore species in the Complexe moyen, ensemble II deposits from the Caune de l'Arago.

l'Arago en particulier pour la concentration en restes humains. La faune est très diversifiée (Fig. 4). Elle correspond à différents modes d'occupation de la grotte tant par les hommes que par les carnivores. Les canidés *C. mosbachensis* et *C. priscus* s'y sont installés à plusieurs reprises après le départ des hommes comme en témoignent les os longs en connexion anatomique découverts au sommet des niveaux archéologiques. *F. silvestris*, *L. spelaea*, *Panthera pardus* et *Panthera leo spelaea* sont présents mais rares. Les ours *U. deningeri* et *U. arctos* sont également signalés mais leurs restes sont fracturés.

La caractéristique de cet ensemble est la présence en abondance d'espèces boréales comme le bœuf musqué, *P. priscus*, le renne, *R. tarandus* et le chamois *R.* cf. *pyrenaica*. *Praeovibos* est rare au Pléistocène moyen. Sa présence à la Caune de l'Arago correspond à un épisode de migration importante issue de Sibérie (Kahlke, 1964). La présence du grand bison des steppes, *B. priscus* est également remarquable dans ces niveaux. Les espèces les mieux représentées sont le cheval. *E. ferus mosbachensis,* morphotype tautaveloïde, individualisé à cause de l'allure de ses pattes et de son museau très court (Eisenmann et al., 1985 ; Eisenmann, 1991) et l'argali déjà bien décrit dans l'ensemble I. Les rhinocéros de prairie, *S. hemitoechus* sont également abondants. Dans cet ensemble, la présence d'un éléphant a également été attestée par la découverte de quelques fragments de défense, de lames dentaires et d'os longs.

3.3. Les faunes du complexe supérieur

L'ensemble stratigraphique IV correspond à une succession de planchers stalagmitiques intercalés entre les niveaux archéologiques. Le matériel est rare et très fragmenté. Néanmoins, une liste de la faune établie d'après le matériel découvert dans les planchers datés de –400 000

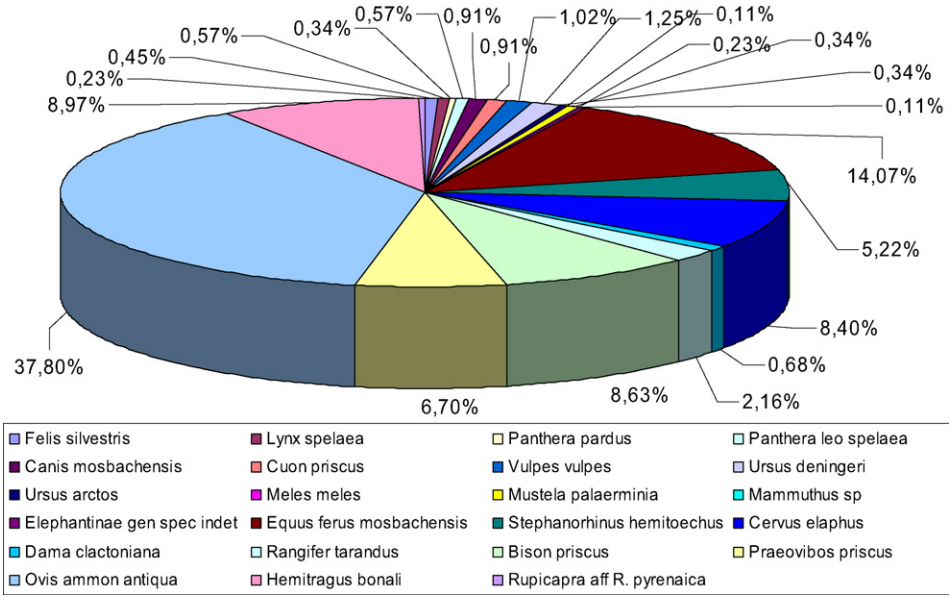

Fig. 4. Proportion relative des différentes espèces de grands herbivores dans les dépôts de l'ensemble stratigraphique III du complexe moyen de la Caune de l'Arago.
Fig. 4. Relative proportion of large herbivore species in the Complexe moyen, ensemble III deposits from the Caune de l'Arago.

à –100 000 ans (de Lumley et al., 2000) permet de décrire les associations contemporaines des périodes tempérées de la fin du pléistocène supérieur (Fig. 5). Le cerf, le cheval et le bison sont bien représentés sans qu'il soit possible de les différencier des animaux plus anciens. Quelques restes de rhinocéros sont également présents ainsi que des dents de daim et de thar. On note l'apparition de l'ours du Tibet ainsi que du macaque dans le remplissage. Le renne et surtout l'argali ont disparu. Pour ce dernier, il s'agit de sa dernière apparition en Europe.

3.4. Les faunes du complexe sommital

L'ensemble sommital correspond au remplissage des fissures du plancher stalagmitique et des niveaux inférieurs pris en brèches. Ces fissures se sont développées lors de l'effondrement et de la décarbonatation des planchers stalagmitiques supérieurs. Le matériel archéologique piégé et consolidé dans ces fissures est de toute petite taille et il a subi une forte oxydation. Il est parfois brûlé. Les fragments dentaires et osseux ont toutefois permis de décrire une association importante, correspondant à un épisode tempéré du dernier interglaciaire. Cette association est caractérisée par la présence d'espèces inconnues jusque-là dans le remplissage de la grotte. Il s'agit de deux nouveaux carnivores qui n'avaient pas été observés jusqu'à présent dans le remplissage : l'ours des cavernes, *Ursus spelaeus*, représenté par un talus tout à fait caractéristique, très différent des talus de *U. deningeri* découverts dans les niveaux du complexe moyen de la grotte, et d'une hyène identifiée d'après un coprolithe. Dans ces niveaux les herbivores sont également bien différents, on constate en particulier la présence du sanglier, représenté par des dents et les éléments du squelette d'au moins trois individus, celle de petits bovidés représentés par le bouquetin du Caucase et le thar des Cèdres (Rivals, 2002). Le che-

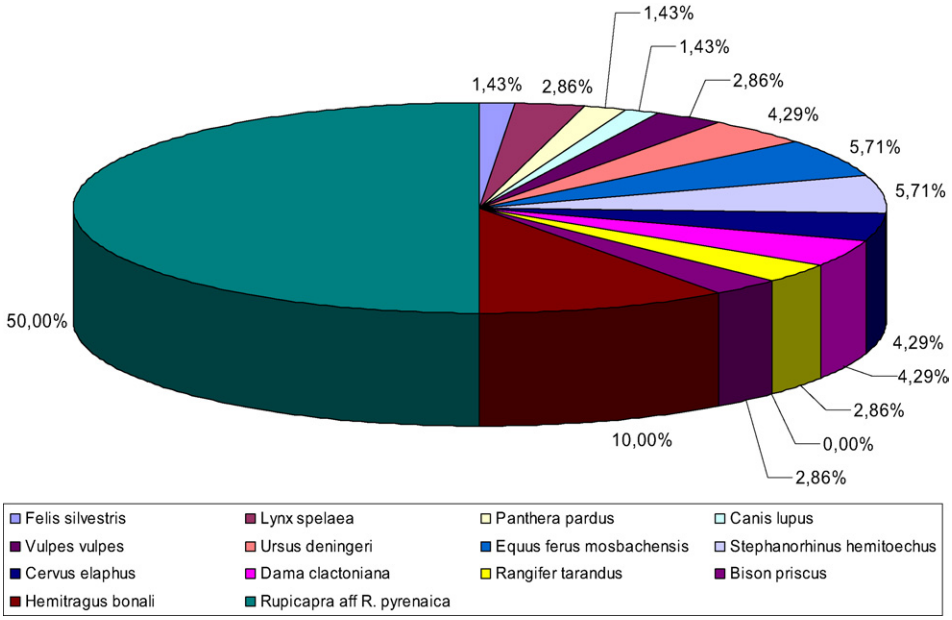

Fig. 5. Proportion relative des différentes espèces de grands herbivores dans les dépôts du complexe supérieur de la Caune de l'Arago.
Fig. 5. Relative proportion of large herbivore species in the Complexe supérieur deposits from the Caune de l'Arago.

val de cet ensemble paraît nettement plus gracile et diffère de *E. ferus mosbachensis*. Cette faune semble tout à fait originale par rapport à celle des niveaux antérieurs. Elle est attribuée au début du Pléistocène supérieur.

4. Les différentes espèces : systématique et biochronologie

4.1. Primates

Le macaque, *M. silvanus* Linné, 1758

Les restes de macaque, une canine fragmentée et une troisième molaire inférieure, sont présents dans les niveaux du complexe supérieur de la Caune de l'Arago. Leurs caractères correspondent aux macaques du Pléistocène et ne permettent pas une détermination subspécifique.

4.2. Carnivores

4.2.1. Mustélidés

Les mustélidés sont très rares dans le remplissage de la Caune de l'Arago. Quelques mandibules de *Mustela* très graciles sont décrites dans le sol G (Ensemble III du complexe moyen). Leur attribution à *Mustela palerminea* repose sur leur très faible taille. Un maxillaire de blaireau *Meles* est décrit au sommet de l'ensemble II, tandis que la mandibule d'un très jeune individu est apparue à la base de l'ensemble III. Ces restes n'ont jusqu'à présent pas permis de mieux caractériser cet animal.

4.2.2. Ursidés

Avec 925 restes, les vestiges d'ursidés permettent de bonnes définitions paléontologique et biochronologique. Quatre espèces ont été déterminées : *U. deningeri* avec 626 restes pour un minimum de 33 individus, *U. arctos* avec 32 restes et neuf individus, *Ursus thibetanus* représenté par une deuxième molaire inférieure et provenant du niveau supérieur et *U. spelaeus* avec seulement un talus issu du complexe sommital.

Les vestiges hors stratigraphie sont peu abondants (9,2 % du nombre de restes). Les restes trouvés dans la stratigraphie, sont présents dans tous les niveaux archéologiques du remplissage, à l'exception du sol I, avec une nette prépondérance dans la répartition, pour les sols G et P. Dans ce dernier, la conservation de l'ours de Deninger se rapproche de celle de squelettes subentiers et en connexion anatomique, avec la remarquable présence de sept crânes entiers dont trois mesurables. L'ours brun se compose uniquement de pièces éparses qui ont un fort potentiel de conservation : des dents, des métapodes, des phalanges et quelques os courts (Quilès et al., 2004).

L'ours des cavernes, *U. spelaeus* Rosenmüller et Heinroth

Le talus provenant des niveaux sommitaux est de forte taille avec sommet très allongé par rapport à l'ensemble de la collection de *U. deningeri*. L'animal est nettement plus digitigrade que *U. deningeri*.

L'ours de Deninger, *U. deningeri* Von Reichenau, 1904

Le bord supérieur de trois calvariums entiers montre un profil à nette rupture de pente entre le frontal et le nasal. Par rapport à *U. spelaeus*, cette zone présente un moindre développement des bosses frontales, une glabelle peu creusée et un angle frontonasal plus ouvert. La denture est nettement bunodonte, sans atteindre la polytuberculie connue chez l'ours des cavernes. Le diamètre transversal distal des dents jugales dépasse systématiquement celui de la partie mésiale. L'émail présente fréquemment une ornementation, sous forme de ridules, nettement plus marquées que chez *U. arctos*. La mandibule montre un profil basal convexe et un condyle court et massif. Les os longs et les métapodes sont massifs au niveau diaphysaire. Ces derniers sont plus courts que chez l'ours brun. Les carpiens et tarsiens présentent un degré de plantigradie intermédiaire entre *U. arctos* et *U. spelaeus*.

La méthode biochronologique des morphotypes n'est pas utilisable à la Caune de l'Arago, en raison d'une sous-représentation des quatrièmes prémolaires supérieures. Chez *U. deningeri*, une évolution morphologique est cependant lisible au cours du remplissage. Depuis l'ensemble moyen I (CMI) jusqu'à l'ensemble moyen III (CMIII), la surface occlusale des P_4 se complexifie en denticules secondaires, la P_3 est de moins en moins présente et la P_1 disparaît après le CMI.

Les dimensions du squelette de l'ours de Deninger de la Caune de l'Arago ont été comparées à celles de populations européennes de référence à l'aide d'un diagramme de Molleson (Fig. 6). Les dents jugales sont proches en taille de celles des sites du Pléistocène moyen ancien de Château (Argant, 1991) et Nauterie (Prat et Thibault, 1976). À quelques exceptions près, dues à de faibles effectifs notamment pour le pyramidal et le trapèze, le membre antérieur et le carpe sont de taille et de profil comparables à l'*Ursus deningeri romeviensis* de Nauterie. Les mesures des métacarpiens dessinent une courbe plus erratique, sans comparaison possible avec le profil des autres sites, car ils sont trop faiblement représentés. Sauf pour le talus et les trois cunéiformes, le membre postérieur et le tarse montrent un profil comparable à celui du

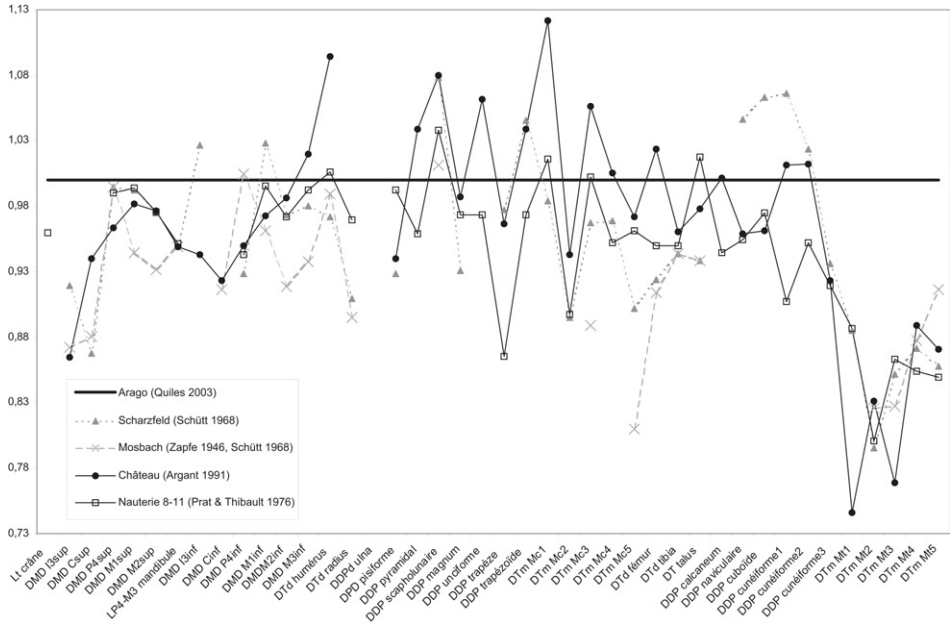

Fig. 6. Diagramme de Molleson comparant quelques dimensions du squelette de l'ours de Deninger de la Caune de l'Arago avec plusieurs échantillons européens de référence. Lt : longueur totale, DMD : diamètre mésiodistal, LP4-M3 : longueur de la rangée dentaire P4-M3, DT d : diamètre transverse distal, DDP d : diamètre dorsopalmaire ou dorsoplantaire distal, DPD : diamètre proximodistal, DT m : diamètre transverse médian.
Fig. 6. Molleson diagram comparing some squeletal measurements of the Deninger bear from the Caune de l'Arago with several european reference samples. Lt: total length; DMD: mesio-distal diameter; LP4-M3: P4-M3 length; DT d: distal transversal diameter; DDP d: distal dorso-plantar diameter; DPD: proximo-distal diameter; DT m: median transversal diameter.

site de Nauterie, mais avec une taille souvent comparable aux dimensions données pour le site de Château. Les métatarsiens se détachent nettement des valeurs spécifiques. Ils sont extrêmement robustes, parfois proches des valeurs de *U. spelaeus*.

L'échantillon de *U. deningeri* de la Caune de l'Arago s'insère dans les limites de variation des formes du Pléistocène moyen ancien (Zapfe, 1946). Ses dimensions sont souvent comparables à celles connues pour l'espèce, à Château (Argant, 1991). Toutefois, certains caractères sont en mosaïque, comme la denture et le membre antérieur proches de *U. deningeri romeviensis* décrit pour le site de Nauterie à la Romieu (Prat et Thibault, 1976). L'ours de Deninger de la Caune de l'Arago se détache assez nettement de l'*Ursus deningeri deningeri* de Mosbach I ainsi que de la forme du Pléistocène moyen très ancien de Scharzfeld (Schütt, 1968).

L'ours brun, *U. arctos* Linné, 1758

Une première molaire inférieure (K19, kke12, 3504) montre de nettes différences morphologiques par rapport aux autres M_1 trouvées dans le remplissage de la Caune de l'Arago. Le paraconide est peu individualisé du reste du trigonide. Le talonide présente un fort sillon longitudinal. L'entoconide est simple et indivis. Ces caractères sont typiques de *U. arctos*. L'humérus (Fig. 7) ou les métatarsiens III, IV et V (G8, gzo 4, 373, 374 et 379) trouvés en connexion anatomique sont plus longs et plus graciles que ceux de *U. deningeri*. Les phalan-

Fig. 7. *Ursus arctos,* humérus droit, extrémité distale, ensemble I du Complexe moyen (AR F15 FGO3 4938).
Fig. 7. *Ursus arctos*, right distal humerus, member I of middle complex, (AR F15 FGO3 4938).

ges, particulièrement les phalanges terminales, correspondent aux observations faites sur les métatarsiens. La présence dans l'ensemble CMI (stade isotopique 14), –550 000 ans de *U. arctos* est la plus ancienne connue. Elle est antérieure à celle des éboulis inférieurs de Vergranne (Chagneau et Prat, 1983), et aux sites du Pléistocène moyen ancien d'Heppenloch et de Lunel-Viel (Bonifay, 1971). Les récentes analyses de l'ADN mitochondrial de *U. arctos* permettent de supposer que son apparition daterait d'environ –1,5 Ma (Loreille et al., 2001).

4.2.3. Hyénidés

Les hyénidés sont représentés seulement par un coprolithe caractéristique issu du complexe sommital. Compte tenu de l'association faunique contenue dans ces niveaux, une attribution à *Crocuta* semble envisageable.

4.2.4. Canidés

Les vestiges de quatre espèces de canidés ont été mis au jour dans le complexe moyen I. Bien que leurs restes soient peu nombreux, on les trouve dans tous les sols et plus particulièrement dans le sol P. Ainsi sont présents le chien de Mosbach, *C. mosbachensis,* le dhôle, *C. priscus* et le renard commun, *V. vulpes*. Le complexe moyen II a livré trois des quatre principales espèces de canidés déjà présentes dans le CM I mais leurs restes y sont plus abondants. *V. vulpes* est présent dans les quatre complexes. Sa taille et sa morphologie restent inchangées. *Alopex* aff. *praeglacialis* est présent uniquement dans le CM I.

Le loup de Mosbach, *C. mosbachensis* Forsyth Mayor, 1877

Les restes de *Canis* de la Caune de l'Arago ressemblent, du point de vue morphologique et biométrique, à ceux identifiés dans l'ensemble inférieur de l'Escale (Bonifay, 1971). *C. mosbachensis* est présent dans les quatre complexes, et plus particulièrement dans les complexes II et III. L'augmentation de la taille de la carnassière inférieure de *Canis* relevée entre le CM II et le CM III (Crégut, 1979) n'a pas résisté à la découverte de nouveaux restes qui a élargi les limites de variation de celle-ci pour chacun des complexes. Morphologiquement, aucune différence n'a été constatée d'un complexe à l'autre.

Le cuon, *C. priscus* Thenius, 1954

Morphologiquement, le dhôle de la Caune de l'Arago se rapproche des *C. priscus* découverts dans les sites du pléistocène moyen comme Lunel-Viel, (Bonifay, 1971). En revanche, les dents inférieures sont plus réduites, tout en restant supérieures à celles des *Cuon alpinus europaeus* du Pléistocène supérieur de la grotte de Chokier en Belgique (Cordy, 1983) ou de la grotte de l'Observatoire à Monaco, (Boule et de Villeneuve, 1927). Le *C. priscus* a été observé dans les différents niveaux du complexe moyen sans aucune différence notable.

Le renard commun, *V. vulpes* Linné, 1758

Le *V. vulpes* trouvé à la Caune de l'Arago possède une morphologie comparable à celles des différents *V. vulpes* pléistocènes, tels que ceux qui ont été découverts dans les sites cités plus hauts. Il est identique en taille au renard méditerranéen actuel.

Le renard, *A.* aff. *praeglacialis*

Dans le sol P du CM I, une mandibule de petit canidé de petite taille portant des dents très tranchantes a été mise au jour. La comparaison des dimensions de ses dents avec celles de *Alopex lagopus* et de *V. vulpes* actuels et des fossiles du Pléistocène supérieur trouvés dans la grotte de Gönnersdorf en Allemagne (Poplin, 1976), dans la grotte de la Carrière à Gerde (Clot, 1980). Dans les grottes du Pléistocène moyen ancien de l'Escale et de Lunel-Viel, Bonifay (1971) montre une plus grande affinité de ce petit renard avec *A. lagopus* qu'avec *V. vulpes*. Les dimensions de la M^1 sont très réduites, proches de celles de *A. praeglacialis* provenant du site du Pléistocène ancien du Vallonnet (Moullé, 1992) et à celles de la moyenne des exemplaires du site du Pléistocène moyen ancien de l'Escale. Une attribution de ce petit canidé à *A. praeglacialis*, tel que le définit Kormos, est donc possible (Kormos, 1932).

4.2.5. Félidés

Les félidés sont représentés à la Caune de l'Arago par quatre espèces principales : le lion des cavernes, *P. leo spelaea*, la panthère, *P. pardus*, le lynx des cavernes, *L. spelaea* et le chat sauvage, *F. silvestris.* Bien qu'ils soient assez rares, ils sont présents dans tout le remplissage, la panthère est absente du CM II, le chat sauvage du CM I, le lion des cavernes, *P. leo spelaea* au niveau du complexe supérieur.

Le lion de cavernes, *P. leo* ssp. et *P. leo spelaea* Goldfuss, 1810

Le lion des cavernes est représenté par 80 restes, trouvés en majorité dans le CM III. D'un point de vue morphologique, en particulier au niveau de la mandibule et de la carnassière inférieure, le lion du CM III de la Caune de l'Arago est très proche du *P. leo spelaea* d'Azé I-3 (Argant, 1988). Les dimensions de ce lion le placent parmi les plus fortes valeurs de la forme *spelaea*, sans toutefois atteindre celles de *Panthera leo « mosbachensis ».* Cela lui confère ainsi un cachet assez ancien si l'on considère que l'évolution de cette lignée va, à quelques exceptions près – comme pour le gisement ariégeois de Lherm, daté du Pléistocène supérieur, (Clot, 1980) – dans le sens d'une diminution générale de la taille. Les rares éléments postcrâniens, appartenant pour la plupart à des individus juvéniles de lion, sont issus des niveaux inférieurs (CM I). Ils laissent également entrevoir une massivité des autopodes comparable aux valeurs les plus élevées pour l'espèce *P. leo*. La détermination du lion de ces niveaux se limite donc à *P. leo* ssp. Selon Argant (1991), le stade évolutif *P. leo spelaea* serait atteint à la

fin du Pléistocène moyen médian (stades 7 à 8). Il se pourrait en fait que ce stade soit atteint plus précocement puisqu'il a été trouvé ici dans des niveaux contemporains du stade 12 ainsi que dans le Galérien supérieur (stades 11 à 13), (Gliozzi et al., 1997). Cependant, la faible représentation à l'échelle européenne des spécimens de la lignée anagénétique : *P. leo « mosbachensis »–P. leo spelaea*, ne permet pas de confirmer cette hypothèse.

La panthère, *P. pardus* Linné, 1758

La mandibule complète issue du CM I correspond bien à la panthère et rappelle celle de Mauer (Schütt, 1969) par ses caractéristiques dentaires et sa biométrie. Son petit gabarit et la morphologie de sa carnassière inférieure la rapprochent du groupe Stránská-Skála–Rübeland–Rabenstein (Hemmer, 1971 ; Ballesio, 1980) dont les spécimens présentent une M_1 compacte, courte, à paraconide court et à protoconide long.

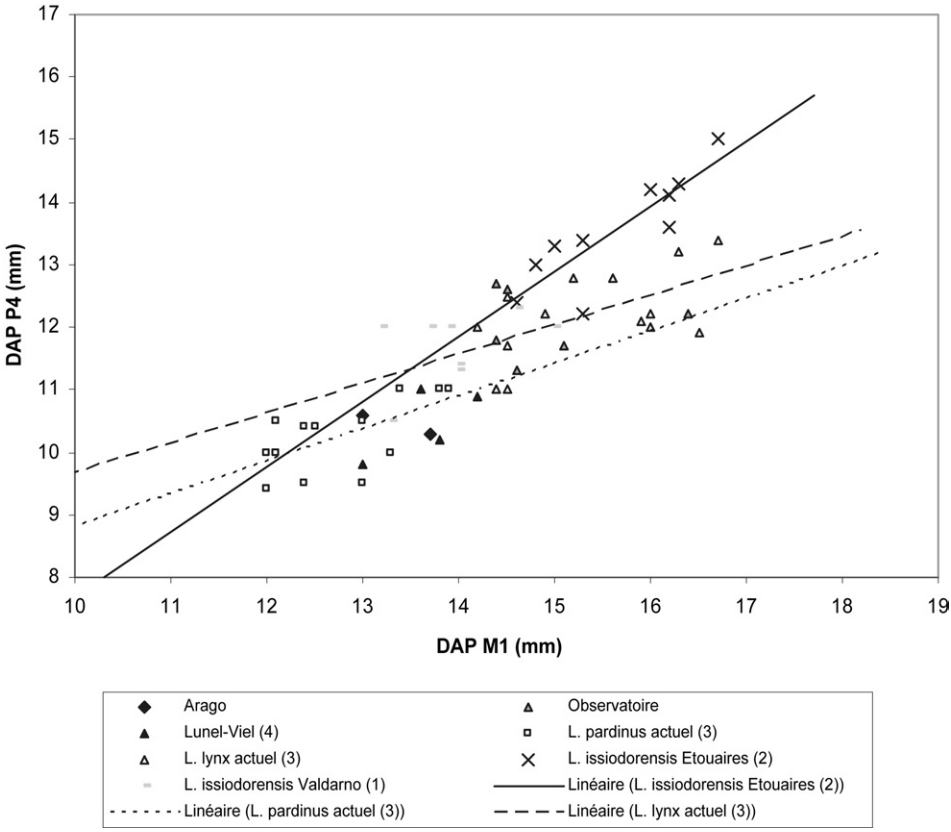

Fig. 8. Diagramme de dispersion du DMD de la P_4 en fonction du DMD de la M_1 de *Lynx.* D'après les données de (1) Ficarelli et Torre, 1977, (2) Kurtén, 1978 et Ficarelli et Torre, 1977, (3) Ficarelli et Torre, 1977 et mesures personnelles, (4) Bonifay, 1971. DMD : diamètre mésiodistal.

Fig. 8. Dispersion diagram of P_4 DMD / M_1 DMD of *Lynx.* Datas from (1) Ficarelli and Torre, 1977, (2) Kurtén, 1978 and Ficarelli and Torre, 1977, (3) Ficarelli and Torre, 1977 and personal datas, (4) Bonifay, 1971. DMD : mesio-distal diameter.

Le lynx des cavernes, *Lynx spelaeus* Boule, 1906

Le lynx, par ses caractéristiques morphologiques, (dentaires en particulier), et biométriques, se place parfaitement dans les limites de variation de l'espèce *L. spelaeus* (Fig. 8). La rareté relative du matériel ne permet d'observer ni un notable changement de taille de la base vers le sommet du remplissage, ni une évolution de la morphologie de la carnassière inférieure. Ce lynx présente une association de caractères plésiomorphes comme l'absence du métaconide à la M_1, association partagée avec le lynx villafranchien, *Lynx issiodorensis* (Werdelin, 1981) et le lynx pardelle, *Lynx pardinus* (Ficarelli et Torre, 1977 ; Kurtén, 1978 ; Kurtén et Granqvist, 1987). Il en est de même pour des caractères dérivés (forme de l'arc dentaire) du lynx boréal, *Lynx lynx*. Les dimensions des éléments postcrâniens s'insèrent également parfaitement dans les limites de variation des lynx des cavernes du Pléistocène moyen et supérieur. Ils indiquent une forte robustesse, caractéristique de cette espèce.

Le chat sauvage, *F. silvestris* Schreber, 1775

Absent des niveaux inférieurs, il apparaît dès le sol J du CM II (stade isotopique 13). Le *F. silvestris* de la Caune de l'Arago est en tout point semblable morphologiquement aux chats sauvages du Pléistocène moyen et supérieur (Kurtén, 1978) et aux chats sauvages actuels, avec néanmoins des dimensions qui le placent parmi les valeurs les plus élevées pour cette espèce. L'effectif relativement faible ne permet pas d'observer de variation significative, morphologique ou biométrique.

4.2.6. Proboscidiens

Elephantidae gen. et spec. indet.

Plusieurs esquilles d'os long proviennent du sol G dans l'ensemble III du complexe moyen. Un fragment correspondant à deux lamelles incomplètes d'une dent déciduale ne permet aucune détermination précise bien que, étant donné l'épaisseur de l'émail et l'écart entre les lamelles, une attribution à *Elephas antiquus* Falconer et Cautley ne peut pas être exclue.

Le sol G du complexe moyen, ensemble III, a livré un fragment d'une défense dont les feuillets d'ivoire sont désolidarisés. Les lignes de Schreger sont visibles sur la section transverse. En effet, la défense des Elephantidae est formée d'une série de cônes de dentine, croisés de manière radiale par des faisceaux de tubules. Une section transversale de défense, en cou-

Fig. 9. Section transversale d'un fragment de cône externe de défense d'éléphant (? *Mammuthus* sp.) où sont visibles les lignes de Schreger (AR J19 JKG24 8216).

Fig. 9. Transversal section of the external cone from a tusk fragment of elephant (?*Mammuthus* sp.) showing Schreger lines (AR J19 JKG24 8216).

pant les tubules, génère un motif de deux séries de lignes : les unes se courbent dans le sens des aiguilles d'une montre et les autres dans le sens inverse des aiguilles d'une montre. Elles forment ainsi un réseau rhomboïdal caractéristique. Diverses orientations de tubules peuvent être observées de l'extrémité (apex) à la base (cercles avec un rayon maximal) de la défense. Par conséquent, l'angle des structures de forme rhomboïdale augmente du centre vers la périphérie de la défense ; l'évolution de l'ouverture de l'angle permet en principe de discriminer *Elephas* de *Mammuthus*. Sur le spécimen de la Caune de l'Arago, seuls quelques angles de Schreger sont mesurables dans la partie périphérique (Fig. 9). Ils varient environ de 90 à 100°, entrant ainsi dans l'intervalle de variabilité des spécimens de *Mammuthus*, tout en étant à la limite inférieure donnée pour *E. antiquus* (Espinoza et Mann, 1992 ; Palombo et Villa, 2001). En conséquence, étant donné l'impossibilité de quantifier les angles du centre vers la

Fig. 10. *Stephanorhinus hemitoechus* Falconer, 1868. En haut : mandibule gauche G18 GJH18 2591, vue latérale. En bas : maxillaire droit C15 C7c 598, vue occlusale.

Fig. 10. *Stephanorhinus hemitoechus* Falconer, 1868. Above: left mandible G18 GJH18 2591, lateral view. Below: right maxillary C15 C7c 598, occlusal view.

zone périphérique, il est préférable de laisser ouverte l'attribution de la taxonomie jusqu'à de nouvelles découvertes.

4.2.7. Périssodactyles

4.2.7.1. Rhinocérotidés.

Le rhinocéros de prairie, *S. hemitoechus* Falconer, 1868

L'ensemble des restes de rhinocéros de la Caune de l'Arago est attribué à une seule espèce : *S. hemitoechus* (Fig. 10). Un total de 2529 restes de rhinocéros est dénombré à ce jour, ce qui fait de la Caune de l'Arago l'un des gisements les plus riches du Pléistocène moyen. Ces restes sont répartis inégalement, mais sans hiatus sur l'ensemble de la stratigraphie du sol B (stade isotopique 7) au sol Q (stade isotopique 14). Le sol G représente à lui seul 64 % de l'ensemble des restes coordonnés. Les sols du complexe moyen III comprennent 86 % des restes de rhinocéros de la Caune de l'Arago.

S. hemitoechus est déjà présent dans les faunes du Pléistocène moyen inférieur (Gliozzi et al., 1997) et il persiste jusqu'au dernier glaciaire (stade isotopique 3, Palombo et Mussi, 2001). *S. hemitoechus* présente trois stades évolutifs distincts au cours du Pléistocène moyen et supérieur (Lacombat, 2003). Le premier stade évolutif du début du Pléistocène moyen médian correspond à une population de grande taille ayant des prémolaires très hypsodontes. Le second stade évolutif est présent en Europe méditerranéenne de Terra Amata à Orgnac 3. Il est caractérisé par une forte diminution de la taille des dents. Le dernier stade évolutif est présent à la fin du Pléistocène moyen et au Pléistocène supérieur. Il présente une taille similaire à celle du premier stade évolutif, ses prémolaires sont moins hypsodontes, plus réduites, alors que le segment molaire (notamment les troisièmes molaires) est très développé avec une hypsodontie accrue.

Seul le complexe moyen de la Caune de l'Arago présente un nombre de fossiles suffisamment complets pour pouvoir caractériser ce rhinocéros, notamment le complexe moyen III. Aucune différence biométrique ne peut être définie, les autres complexes n'ayant révélé qu'un faible nombre de restes très fragmentés. Le rhinocéros de la Caune de l'Arago se caractérise par des dents inférieures dont la section linguale des vallées antérieures et postérieures est majoritairement en V. Les dents supérieures possèdent un simple crochet, une médifossette toujours ouverte et une absence d'étranglement du protocône. Les rangées dentaires se caractérisent par la réduction du segment prémolaire, notamment des P2 et des P3 et par une taille importante du segment molaire – essentiellement de la M3 – (Fig. 11). Ces caractères dentaires sont à la base de la définition de l'espèce *S. hemitoechus* (Fortelius et al., 1993). La forte épaisseur de cément sur les dents et une pseudohypsodontie permettent à ce rhinocéros d'avoir un régime alimentaire ressemblant plus à celui des animaux paisseurs qu'à celui des autres espèces du genre. Il n'est toutefois pas possible de conclure en faveur de l'exclusivité de ce régime alimentaire.

Les os longs et les métapodes sont très robustes. Ils présentent des longueurs réduites et des développements transversaux des extrémités proximales et distales importants. Les surfaces articulaires sont larges et peu creusées conférant à ce rhinocéros un type locomoteur graviportal. La poulie articulaire du talus est très large. Son prolongement distal est important. Le tubercule distal de la face médiale est proche du bord postérieur. La surface articulaire distale est large, son bord antérieur est concave. Le bec du *calcaneus* est plus développé antéroposté-

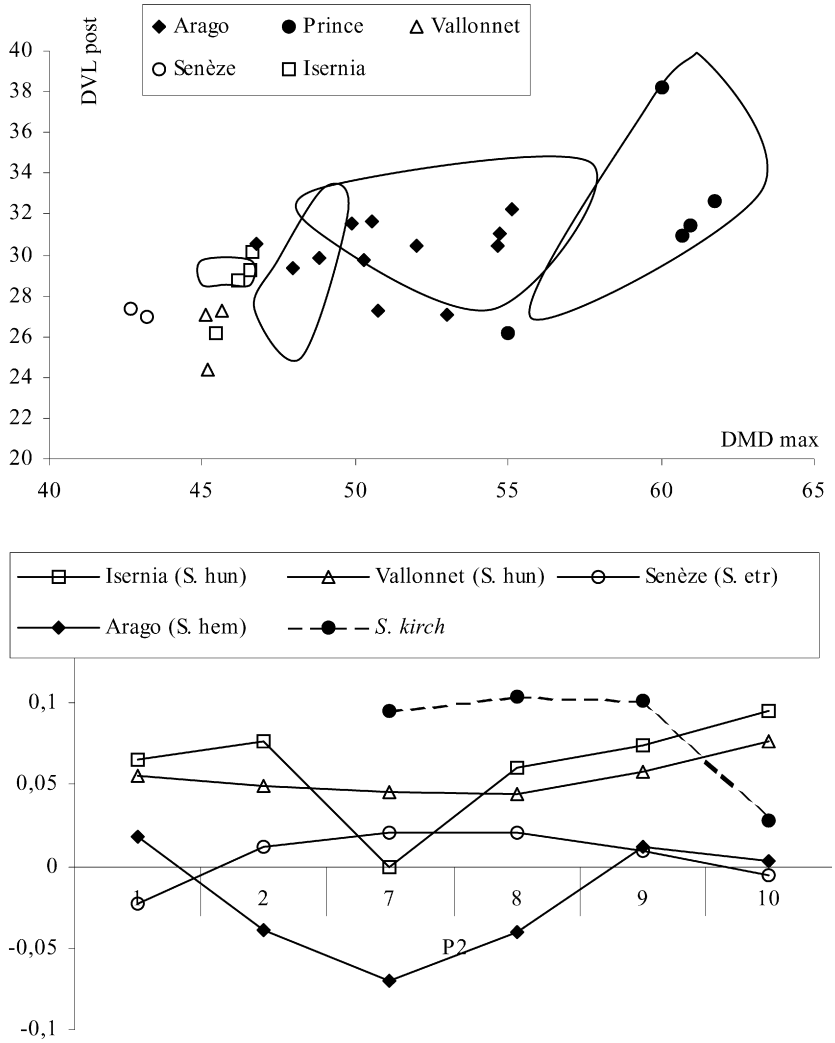

Fig. 11. En haut : diagramme de dispersion des DMDmax/DVLpost des M_3 des différents *Stephanorhinus* du Pléistocène de l'Europe méditerranéenne. *S. etruscus* (Senèze), *S. hundsheimensis* (Isernia, Vallonnet), *S. hemitoechus* (Arago), *S. kirchbergensis* (Prince). En bas : diagramme des rapports des différences, exprimées en logarithme des Pm^2 des différents *Stephanorhinus* du Pléistocène de l'Europe méditerranéenne exprimant la réduction des deuxièmes prémolaires supérieures de *Stephanorhinus hemitoechus*. Le référentiel est *Diceros bicornis* actuel. *S. kirchbergensis* (Fortelius et al., 1993), Isernia, Vallonnet, Senèze, Arago. Mesure 1 : diamètre mésiodistal maximal. Mesure 2 : diamètre vestibulolingual maximal. Mesure 7 : diamètre vestibulolingual mésial, pris au niveau du collet. Mesure 8 : diamètre vestibulolingual distal, pris au niveau du collet. Mesure 9 : diamètre mésiodistal vestibulaire, pris au niveau du collet. Mesure 10 : diamètre mésiodistal lingual, pris au niveau du collet (Lacombat, 2003).

Fig. 11. Top: dispersion diagram of M_3 DMDmax / DVLpost of various Pleistocene *Stephanorhinus* from mediterranean Europe. *S. etruscus* (Senèze), *S. hundsheimensis* (Isernia, Vallonnet), *S. hemitoechus* (Arago), *S. kirchbergensis* (Prince). Bottom: ratio diagram of various Pleistocene *Stephanorhinus* Pm^2 from mediterranean Europe showing a size decreasing of second upper premolars of *S. hemitoechus*. Referentiel is extant *Diceros bicornis*. *S. kirchbergensis* (Fortelius et al., 1993), Isernia, Vallonnet, Senèze, Arago. Measure 1: maximal mesio-distal diameter. Measure 2: maximal vestibulo-lingual diameter. Measure 7: mesial vestibulo-lingual diameter, at crown basis. Measure 8: distal vestibulo-lingual diameter, at crown basis. Measure 9: labial mesio-distal diameter, at crown basis. Measure 10: lingual mesio-distal diameter, at crown basis (Lacombat, 2003).

rieurement que le *sustentaculum talii*, orthogonal par rapport à l'axe de l'os. Ces caractères morphologiques du squelette postcrânien sont caractéristiques de l'espèce *S. hemitoechus*.

Le rhinocéros de la Caune de l'Arago présente une morphologie caractéristique de *S. hemitoechus* et une taille correspondant au premier stade évolutif de cette espèce, du début du Pléistocène moyen médian.

4.2.7.2. Équidés.

Le cheval de Mosbach, *E. ferus mosbachensis* Reichenau, 1915

Les restes de chevaux étudiés sont au nombre de 12 875, ils constituent 26 % de l'ensemble des grands herbivores. Plus de 84 % proviennent du complexe moyen supérieur et essentiellement du niveau archéologique « G ». Les ossements sont tous attribués à *E. ferus mosbachensis*. C'est un cheval de très grande taille, à dents très hypsodontes. Toutefois, l'échantillon très important du complexe moyen III (plus de 9000 restes) a permis de différencier des caractères adaptatifs au niveau de la région du museau et de l'extrémité des pattes. Ce morphotype a été appelé « *Equus mosbachensis tautavelensis* » par Crégut (1980).

Quelques mesures du crâne du cheval de la Caune de l'Arago (longueur de la série jugale = 215 mm, largeur du museau en arrière des I3 = 56,3 mm, longueur de la ligne oculaire antérieure = 236 mm) sont voisines de celles relevées chez *E. ferus mosbachensis* de Mosbach, mais les deux formes diffèrent par la longueur du museau, beaucoup plus courte chez le cheval de la Caune de l'Arago (Eisenmann et al., 1985) ce qui est interprété comme une adaptation au froid. Les phalanges sont également plus courtes et plus étroites que celles observées sur le cheval provenant des sables IIs de Mosbach près de Wiesbaden.

L'équidé de la Caune de l'Arago, par sa morphologie, associe des caractères primitifs à des morphologies typiquement caballines, prédominantes typiques chez les grands chevaux antewürmiens du groupe des *E. ferus mosbachensis*. Les dents supérieures possèdent un protocône large et bilobé, un creusement important des surfaces interstylaires, un dédoublement marqué des piliers vestibulaires sur les prémolaires ainsi qu'un pli caballin bien développé. Cependant, certains caractères archaïques persistent comme la présence de la P1, l'existence d'une gouttière longitudinale étroite et d'un îlot d'émail distal très fréquent en arrière de l'hypostyle des M3, et plus généralement des valeurs faibles de l'indice protoconique des dents supérieures (Fig. 12). Les dents inférieures présentent une double boucle typiquement caballine avec un métaconide arrondi et pédonculé, un métastylide subtriangulaire, séparé par un large et profond sillon lingual ; les parois vestibulaires du protoconide et de l'hypoconide ont une concavité médiane. Sur les molaires, le caractère archaïque se traduit par une tendance du sillon vestibulaire à pénétrer dans le pédoncule de base du nœud double.

En général la morphologie dentaire témoigne d'un morphotype d'*Equus ferus* moins évoluée que les chevaux de la fin du Pléistocène moyen (Abri Suard, Taubach). Sur les ossements appendiculaires également, quelques caractères sont plutôt associés à des archaïsmes, comme le développement important des largeurs sus-articulaires des métapodes et des phalanges.

Le cheval du complexe sommital, *Equus ferus* ssp.

Les brèches du complexe sommital ont livré quelques fragments dentaires attribués au cheval. Les dents supérieures et inférieures sont plus graciles que celles des chevaux des niveaux inférieurs. Le protocône des molaires supérieures est long, la double boucle des dents jugales inférieures est typiquement caballine. Ces restes sont laissés en nomenclature ouverte *E. ferus* ssp. et ne peuvent être rapprochés à aucun morphotype connu.

À ce jour, aucun reste de l'hémione *E. hydruntinus* n'a été mis à jour dans ces niveaux.

Fig. 12. *Equus ferus mosbachensis* (Reichenau, 1915). En haut : maxillaire droit (C14 CFJ3 2221), vue occlusale. En bas : mandibule droite (E16 ESY7 2221), vue latérale.
Fig. 12. *Equus ferus mosbachensis* (Reichenau, 1915). Above: right maxillary (C14 CFJ3 2221), occlusal view. Below: right mandible (E16 ESY7 2221), lateral view.

4.2.8. Artiodactyles

4.2.8.1. Suidés.

Le sanglier, *S. scrofa* Linné, 1758

Les éléments de sanglier découverts dans l'ensemble sommital correspondent au moins à deux individus, un marcassin et un adulte. Les dents sont de forte taille, elles correspondent aux individus de Taubach (Hünermann, 1977) et à ceux des sites du Pléistocène supérieur comme Jaurens (Faure et Guérin, 1983). Elles sont nettement plus grosses et plus complexes que les dents des sites du Pléistocène moyen tels que Mosbach, Mauer, Terra Amata (Serre, 1993) ou Orgnac 3. Les éléments postcrâniens sont également très robustes comparés aux fossiles décrits à Jaurens, mais les éléments de comparaison restent rares, les sangliers étant des animaux régulièrement cités dans les sites préhistoriques français mais rarement abondants.

4.2.8.2. Cervidés. Trois espèces appartenant à la famille des cervidés ont été décrites à la Caune de l'Arago : le cerf élaphe, *C. elaphus* Linné, 1758, le daim de Clacton, *D. clactoniana* Falconer, 1868 et le renne, *R. tarandus* Linné, 1758. La présence de mégacérinés n'a pas été démontrée à ce jour : le matériel se rapportant peut-être à de telles espèces n'ayant pas pu être validé (Crégut, 1979 ; Lister, 1990a ; Pernaud-Orliac, 1993).

Le cerf élaphe, *C. elaphus*, est présent en France dès le Pléistocène moyen ancien (la Nauterie Prat et Thibault, 1976). Le daim de Clacton, *D. clactoniana* est bien répandu en Europe au Pléistocène moyen, notamment dans les dépôts du Pléistocène moyen en Angleterre, Clacton-On-Sea, Swanscombe (Lister, 1984), il apparaît également en Espagne depuis le Pléistocène moyen ancien : Atapuerca (van der Made, 1999), et aussi en Italie : Isernia (Abbazzi et Masini, 1997).

Le renne, *R. tarandus* est reconnu au Pléistocène moyen ancien en Europe dans les dépôts de Süssenborn (Allemagne) (Kahlke, 1969) : la Caune de l'Arago représente sa dispersion la plus méridionale pour cette période.

Le cerf élaphe, *C. elaphus* Linné, 1758

Les bois de cerfs découverts dans la Caune de l'Arago, présentent tous une conformation de type élaphe, c'est-à-dire qu'ils possèdent deux andouillers basilaires (pour les individus matures), un surandouiller et le départ du merrain secondaire sur les spécimens les mieux conservés (Leonardi et Petronio, 1974). Cependant, aucun bois n'est suffisamment bien conservé pour permettre d'établir avec certitude l'appartenance du cerf de la Caune de l'Arago à l'une des sous-espèces connues pendant le Pléistocène moyen inférieur, c'est-à-dire à l'espèce la plus ancienne : *Cervus elaphus acoronatus* ou à la plus récente : *Cervus elaphus eostephanoceros* (Di Stefano et Petronio, 1993).

Les échantillons de cerf élaphe des divers niveaux de la Caune de l'Arago sont très homogènes, de morphologies peu variables et de forte taille. Ils ne permettent d'entrevoir aucune tendance évolutive.

Le daim de Clacton, *D. clactoniana* Falconer, 1868

L'attribution du daim de la Caune de l'Arago fut quelque peu problématique, ils ont été préalablement attribués à *« Cervus » elaphoïdes* puis à *Dama* sp. (Lister, 1990b). En effet, l'espèce se définit par rapport à la morphologie des bois or ceux-ci sont très peu nombreux et présentent un état très fragmentaire. Ils se caractérisent par la présence d'un tubercule très développé, un andouiller basilaire très robuste et fortement recourbé vers le haut et l'absence quasi certaine de palmure. L'angle entre le départ du merrain et le pédicule correspond à la définition de *D. clactoniana* (Leonardi et Petronio, 1976). Par ailleurs, les os longs présentent bien un gabarit supérieur aux daims actuels d'environ 20 %.

Les restes fossiles de la Caune de l'Arago attribués à cette espèce sont concentrés dans les niveaux du complexe moyen II. Ils ne présentent pas de variation notoire de taille ou de forme.

Le renne, *R. tarandus* Linné, 1758

Les bois rapportés au renne proviennent de jeunes individus, mais présentent bien la conformation de type *Rangifer*, avec la perche partant tout de suite vers l'arrière du crâne puis revenant vers l'avant pour se terminer en une palme plus ou moins développée (Fig. 13). Les bois présentent en général un andouiller basilaire et un aplatissement médiolatéral caractéristiques de *Rangifer* (Bouchud, 1959), et sont peu ou pas ornementés.

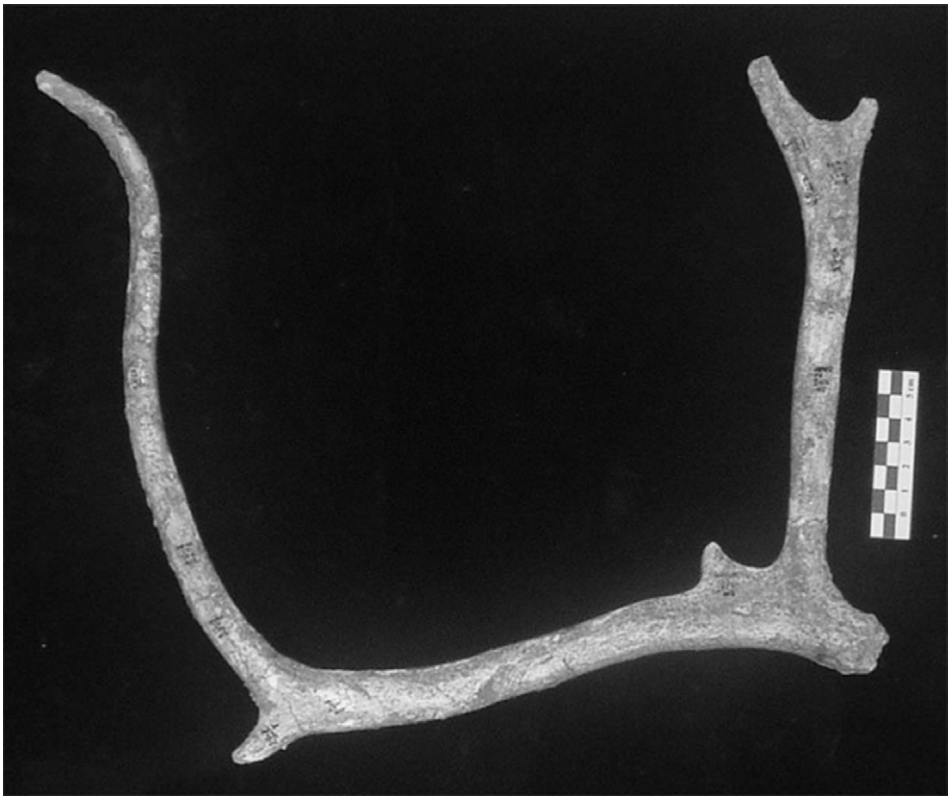

Fig. 13. *Rangifer tarandus*, bois Complexe moyen ensemble I (AR I9 IAP6 408).
Fig. 13. *Rangifer tarandus*, complete antler, member I of middle complex (AR I9 IAP6 408).

Le renne apparaît dans tous les niveaux à la Caune de l'Arago sous une forme proche de la forme actuelle, mais il est de très grande taille. Son appartenance au dème de toundra (Crégut, 1979) reste cependant problématique, du fait de l'absence de ramures provenant d'individus matures. La taille du renne augmente du complexe moyen I au complexe moyen III, mais le nombre d'individus mâles dans les assemblages osseux du complexe Moyen III (notamment le sol G) est nettement plus important comme l'ont montré les études réalisées sur les os coxaux.

4.2.8.3. Bovidés

4.2.8.3.1. Bovinés. Les grands bovinés sont représentés, à la Caune de l'Arago, par deux espèces principales : *B. priscus* et *B. schoetensacki*. Une petite forme de bison avec une morphologie différente de ceux de *B. priscus* en particulier pour les os du carpe et du tarse, est présente à côté de *B. priscus* dans plusieurs niveaux du remplissage de la Caune de l'Arago. Sa présence dans les mêmes niveaux que *B. priscus* pose des problèmes au niveau des exigences écologiques de ces espèces.

Le bison des steppes, *B. priscus* Bojanus, 1827 et le bison de Schoetensack, *B. schoetensacki* Freudenberg, 1910

B. priscus a des chevilles osseuses longues, graciles, avec une base ovalaire, des cannelures assez longues et réparties sur toute la surface. Chez *B. schoetensacki* elles sont courtes, massives et peu courbées avec des cannelures profondes sur la face postérieure. La section est ovale au tiers de la cheville. Elle est triangulaire à la moitié de la cheville puis subcirculaire aux deux tiers distaux (Sala, 1987).

Le scaphoïde présente des différences entre les deux espèces. Bien que les variations intraspécifiques soient fortes, le scaphoïde de *B. schoetensacki* est beaucoup plus petit et morphologiquement différent. En vue latérale, chez *B. priscu*s, la surface articulaire antérosupérieure est assez carrée, la surface articulaire antéro-inférieure est large. Chez la petite forme de bison, même si la surface antérosupérieure est plus ou moins carrée, la surface articulaire antéro-inférieure est très fine (Kacimi, 2003).

Sur la face proximale du cubonaviculaire, la surface articulaire postéromédiane est continue. Elle forme un angle vers le côté latéral de l'os chez les deux bisons. En vue distale, la facette articulaire postérolatérale est longue et large chez *B. priscu*s. Chez cette même espèce, la facette articulaire antérolatérale possède un décrochement sur son rebord médian. Ce décrochement est absent sur le petit bison (Kacimi, 2003).

D'une façon générale, les os appartenant au *B. priscus* sont, à quelques exceptions près, les plus robustes. La comparaison des mesures du matériel de la Caune de l'Arago avec celles obtenues dans plusieurs sites du Pléistocène (Auguste, 1995) montre que *B. priscus* entre dans les variations de ces deux espèces dans les autres sites. De même, la petite forme de bison de la Caune de l'Arago reste dans l'intervalle de variation de *B. schoetensacki* des sites où il a été déterminé (Sala, 1987).

4.2.8.3.2. Caprinés/Ovibovini.

Le bœuf musqué, *P. priscus* Staudinger, 1908

Le site de la Caune de l'Arago est non seulement le premier en France où le *Praeovibos* a été signalé (Crégut, 1979), il est aussi le plus méridional à avoir livré du *P. priscus*. C'est aussi l'un des plus riches, présentant du matériel varié et abondant (NR = 1822). Il a livré un crâne relativement bien conservé avec la calotte crânienne, la cheville osseuse gauche et la base de la cheville osseuse droite Les chevilles osseuses sont plus ou moins aplaties, peu étendues d'avant en arrière, et rapprochées l'une de l'autre. Elles sont de largeur constante sur un peu plus de la moitié de leur longueur, et celle-ci se rétrécit dans son dernier quart. Sur le maxillaire, (Fig. 14), les rangées dentaires sont plus arrondies par rapport à *Ovibos*, le palais est plus plat et plus large, le choane est large et son extrémité antérieure est plane. Plusieurs caractères du squelette postcrânien montrent également les différences entre *Ovibos* et *Praeovibos* (Moigne, 1984).

P. priscus est une espèce connue pendant une époque relativement « courte » qui s'étend de la fin du Pléistocène inférieur au milieu du Pléistocène moyen (Kahlke, 1964). La majorité des sites ayant livré du *P. priscus* datent du début du Pléistocène moyen ancien comme Bielzowice en Pologne, Koneprusy en Tchécoslovaquie, Mosbach et surtout Bad Frankenhausen en Allemagne (Crégut, 1984).

La présence du *Praeovibos* à la Caune de l'Arago est donc un élément supplémentaire pour confirmer l'âge Pléistocène moyen ancien du site.

Fig. 14. *Praeovibos priscus*, maxillaire vue ventrale Sol G, ensemble I, complexe moyen (AR E19 EKG1m 1651).
Fig. 14. *Praeovibos priscus* maxillary, ventral view Sol G, ensemble I, middle complex, (AR E19 EKG1m 1651).

4.2.8.3.3. Caprinés/Caprini.

L'argali, *O. ammon antiqua* Pommerol, 1880

L'argali, *O. ammon antiqua*, est très abondant à la Caune de l'Arago, puisqu'à ce jour 12 771 restes lui ont été attribués. Le matériel est bien conservé, l'ensemble du squelette est représenté dans les niveaux inférieurs où certains os sont entiers (crâne, radius, tibia…). Ils sont très abondants dans le sol F (ensemble stratigraphique III) par rapport aux autres niveaux mais très peu d'ossements sont complets. Le mouflon est absent dans le complexe supérieur.

C'est à partir de l'étude du crâne complet du niveau N qu'une comparaison avec l'espèce *Ovis antiqua*, décrite par Pommerol (1880) à partir des restes de Pont-du-Château (Puy-de-Dôme), a pu être réalisée. L'examen des chevilles osseuses montre que cet animal présente de nombreux caractères communs avec les *Ovis ammon* actuels ainsi qu'avec « *Ovis antiqua* ». La section basale des chevilles osseuses est généralement arrondie. Trois carènes se développent dès la base : une, antéroexterne, une, interne et une, postérieure. Vers l'apex, la section devient triangulaire car la carène postérieure est de plus en plus marquée. Les mensurations des crânes de la Caune de l'Arago se situent parmi celles des populations asiatiques actuelles (Crégut, 1979 ; Monchot, 1996). La morphologie et les dimensions de la M^3 sont comparables à celles du gisement de Pont-du-Château ainsi qu'à celles des gisements du Pléistocène moyen du Caucase (Rivals, 2002). Cette dent possède un métastyle rectiligne, épais et de section quadrangulaire (Fig. 15). La face linguale du lobe distal est carénée. Les surfaces interstylaires sont de largeur inégale, la surface distale est plus large que la mésiale. En raison de ces similitudes morphologiques et métriques avec les argalis actuels, la nomenclature proposée par Crégut (1979), *O. ammon antiqua*, a été conservée.

Les ossements et les dents de l'ensemble stratigraphique III ont une taille d'environ 15 % inférieure à ceux des ensembles I et II mais l'étude du sexe des individus montre que dans l'ensemble III, 90 % sont des femelles alors que dans l'ensemble I, les mâles dominent largement. Le sex-ratio permet donc d'expliquer cette différence de taille entre les deux ensembles.

Le thar, *Hemitragus bonali* Harlé et Stehlin, 1913

Le thar, *H. bonali*, est présent dans les ensembles I, II et III du complexe moyen et dans l'ensemble IV du complexe supérieur. Le nombre de restes étudiés s'élève à 1901. Le matériel est aussi bien conservé que celui de l'argali mais les os complets sont très rares. Le métastyle de la M^3 ne se développe pas en forme d'aile, il reste de largeur constante le long de la couronne. Les deux lobes linguaux sont moins symétriques par rapport au sillon interlobaire que

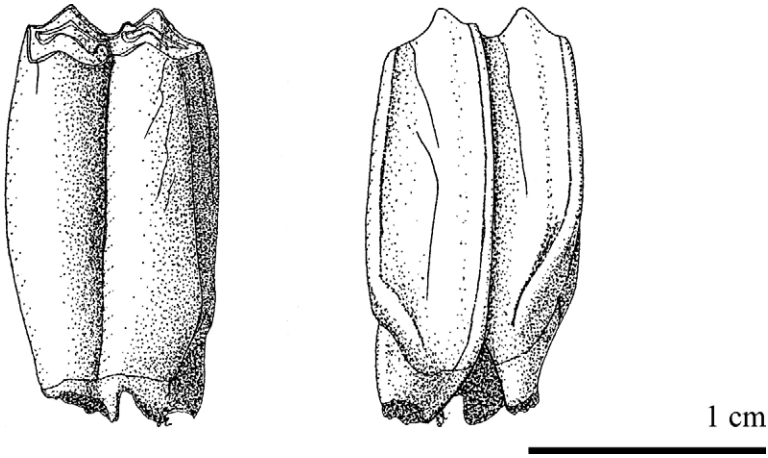

Fig. 15. M^3 gauche de *Ovis ammon antiqua* (Pommerol, 1880) de la Caune de l'Arago (AR H14 HA1 584), vues linguale et vestibulaire (dessin : Laurence Macary, CERP Tautavel).
Fig. 15. Left M3 of *Ovis ammon antiqua* (Pommerol, 1880) from the Caune de l'Arago (AR H14 HA1 584), lingual and labial views (drawing: Laurence Macary, CERP Tautavel).

chez le bouquetin. Le lobe distal est plus oblique et aplati à la base. Les données métriques confirment la ressemblance de la population de la Caune de l'Arago avec le thar des sites européens du Pléistocène moyen ancien comme l'Escale, Aldène, etc. (Crégut-Bonnoure, 1999). Le spécimen de la Caune de l'Arago est plus petit que celui de l'Abri Vaufrey corrélé au stade isotopique 6 (Delpech et al., 1983). Le thar, *H. bonali*, plutôt rare dans les ensembles I et II, devient très abondant dans le CM III. Il n'y a pas de différences morphologiques ou métriques dans les différents assemblages considérés.

Le thar des Cèdres, *Hemitragus cedrensis* Crégut-Bonnoure, 1989

Le thar des Cèdres, *Hemitragus cedrensis*, est présent uniquement dans le complexe sommital. Cette espèce est représentée par 56 restes. Elle possède les mêmes caractéristiques morphologiques que le thar des populations de la grotte des Cèdres et de Rigabe (Var) datées du stade isotopique 6 (Crégut-Bonnoure, 1989). La M^3 possède un métastyle subrectiligne, dont la base est faiblement infléchie vers le mésostyle. Du côté postérolingual, le lobe distal n'est pas caréné comme chez *H. bonali*, son contour est arrondi comme chez *Hemitragus cedrensis*. Les P_3 et P_4 ont un sillon vestibulaire bien marqué et un hypoconide développé. Les restes de la Caune de l'Arago sont de taille réduite, comparables à ceux de l'échantillon de Saint-Marcel-d'Ardèche attribué au Pléistocène supérieur ancien, (Crégut-Bonnoure, 1995). En effet, les dents supérieures du thar de la Caune de l'Arago ont une longueur plus courte que celles du site éponyme. Les dents inférieures, ont un diamètre mésiodistal occlusal inférieur (comme pour les dents supérieures) alors que le diamètre mésiodistal au collet est similaire à celui de la population des Cèdres.

Le métapode postérieur est gracile (Fig. 16). Le bord dorsal de l'articulation proximale est large comme l'a décrit E. Crégut-Bonnoure (1995). La facette postéro-interne correspondant au petit cunéiforme est déjetée vers le côté médial. La facette correspondant à la petite facette du cubonaviculaire est peu saillante.

Les os du squelette postcrânien sont globalement plus petits que ceux du thar des Cèdres. Ces différences métriques associées aux caractères morphologiques permettent de penser que les niveaux du complexe terminal de la Caune de l'Arago sont plus récents que les dépôts de la grotte des Cèdres. Le complexe sommital serait donc postérieur au stade isotopique 6 (Rivals, 2002).

Le bouquetin du Caucase, *Capra* aff. *caucasica* Pällas, 1783

La présence du bouquetin du Caucase, *C.* aff. *caucasica*, est elle aussi restreinte au complexe sommital (Rivals, 2002). Les 28 restes attribués à ce bouquetin présentent des caractères morphologiques similaires et des dimensions du même ordre de grandeur que ceux des populations du Portel-Ouest (Ariège), de l'Hortus (Hérault) et de Bouxès (Aveyron). (Crégut-Bonnoure, 1992 ; Rivals, 2002). Ce bouquetin peut être contemporain des stades isotopiques 5 ou 4. La M^3 présente une aile métastylaire peu développée, une face linguale du premier lobe oblique et courbe, et une face linguale du deuxième lobe arrondie (Fig. 17). Elle ne présente pas le pincement visible chez *Hemitragus*. Le métastyle est subvertical dans les deux tiers supérieurs et s'élargit vers la base pour former une aile métastylaire peu saillante. De plus, les surfaces interstylaires sont de largeur égale. Ces deux caractères sont des indicateurs de la lignée *caucasica*.

L'isard, *R.* cf. *pyrenaica* Bonaparte, 1845

Le genre *Rupicapra* apparaît dans le sol F, daté de –440 000 ans, il s'agit de la plus ancienne mention du chamois en Europe occidentale. Il n'était pas reconnu jusqu'à présent avant la fin du Pléistocène moyen (stade isotopique 6) au Cap de la Bielle à Nestier dans les Hautes-Pyrénées (Clot et Marsan, 1986), à la grotte des Cèdres dans le Var (Defleur et al.,

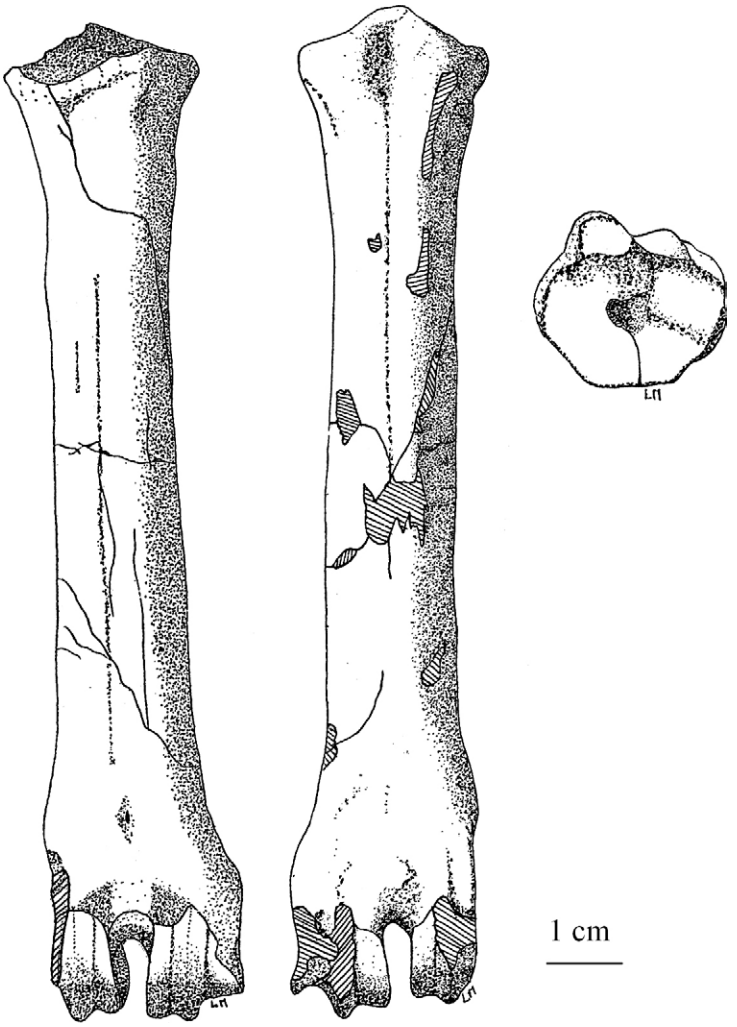

Fig. 16. Métapode postérieur de *Hemitragus cedrensis* (Crégut-Bonnoure, 1989) en vues dorsale, plantaire et proximale (AR I24 IPC10 1673 ; dessin Laurence Macary, CERP Tautavel).
Fig. 16. Metatarsal of *Hemitragus cedrensis* (Crégut-Bonnoure, 1989) in dorsal, anterior and proximal views (AR I24 IPC10 1673; drawing Laurence Macary, CERP Tautavel).

1989), à la Niche à Montmaurin en Haute-Garonne (Tavoso et al., 1990). L'étude des restes présents (NR = 15) met en évidence quelques caractères morphologiques qui rapprochent les spécimens de la Caune de l'Arago de l'espèce *Rupicapra pyrenaica*. Il se caractérise par une cheville osseuse de section ovalaire au milieu de l'os. Les dents ont un émail assez épais. Les dents supérieures ont des styles très saillants et épais. Sur la M_3 les deux premiers stylides divergent nettement vers le haut de la couronne et les stylides encadrant le deuxième lobe y convergent. De plus, la vallée séparant les deux premiers lobes est très peu marquée. La scapula possède un col peu étroit et allongé, une épine acromienne légèrement oblique. Le semi-lunaire a une facette articulaire antéromédiale de la face inférieure étroite et oblique. Enfin, l'extrémité

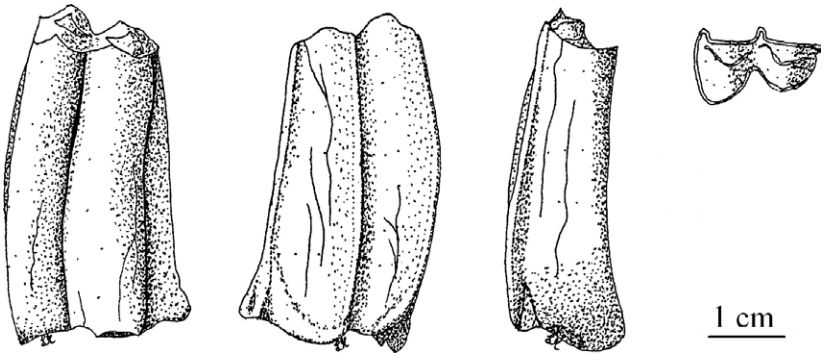

Fig. 17. M^3 gauche de *Capra* aff. *caucasica* de la Caune de l'Arago (AR J19 JKD14 1401), (dessin : Laurence Macary, CERP Tautavel).
Fig. 17. Left M^3 of *Capra* aff. *caucasica* from the Caune de l'Arago (AR J19 JKD14 1401), (drawing: Laurence Macary, CERP Tautavel).

distale de la deuxième phalange présente une échancrure très profonde séparant les deux condyles. Si l'on considère les différences de ces caractères avec les formes actuelles, ce *Rupicapra* de la Caune de l'Arago pourrait être une forme plésiomorphe de la lignée pyrénéenne.

5. Comparaison des complexes fauniques de la Caune de l'Arago avec les complexes du Pléistocène moyen d'Italie

5.1. Généralités

Pendant le Pléistocène, plusieurs cycles climatiques importants affectent les conditions paléoenvironnementales et entraînent d'une part, des phases de fort taux d'émigration et d'extinction et d'autre part, d'importantes apparitions et immigrations, ce qui change la composition taxonomique et la structure écologique des paléocommunautés de grands mammifères.

À la transition entre le pléistocène ancien et le pléistocène moyen, se situe la périodicité des cycles de Milankovitch comprise entre –40 000 et –100 000 ans. Cela permet d'augmenter les différences fondamentales entre les périodes glaciaires et interglaciaires, Dans la zone méditerranéenne, les alternances rapides (40 000 ans), entre les paysages ouverts et les forêts caducifoliées de climat tempéré chaud et humide, sont remplacées par des alternances plus longues (100 000 ans) avec des paysages steppiques de climat froid et sec, et de forêts tempérées (Suc et al., 1995).

La région de Tautavel, par sa situation particulière, peut constituer un passage à la fois vers l'ouest et vers le sud pour les migrations des espèces provenant d'Europe centrale et orientale. Dans l'ensemble les complexes de la Caune de l'Arago suggèrent la persistance d'un environnement continental mésoméditerranéen (Renault-Miskovsky, 1985) pendant les périodes caractérisées par les alternances sèches et froides, et tempérées humides.

De plus, les faunes locales de grands mammifères découvertes en Italie permettent de comprendre les interactions biologiques et les évolutions de l'environnement physique dans les structures de communautés mammaliennes à travers le temps. La chaîne alpine représente un remarquable filtre écologique pour les animaux provenant du nord de l'Europe, tandis que sa position géographique fait de l'Italie un refuge pour les espèces adaptées au climat tempéré

pendant les vagues de froid glaciaire. La chaîne des Apennins constitue une barrière écologique et géographique qui entraîne des conditions environnementales très différentes entre le côté tyrrhénien et le côté adriatique de la péninsule.

Il a été procédé à la comparaison des complexes fauniques de la Caune de l'Arago avec les listes résultant des unités fauniques du Pléistocène moyen (listes fondées sur la totalité des espèces recensées dans tous les sites). Les faunes sélectionnées ont été comparées tant du point de vue biochronologique que du point de vue taxonomique avec leur connotation environnementale. De plus, en gardant en mémoire le fait que ces faunes correspondent à un apport anthropique, elles ont été également comparées aux sites italiens dans lesquels une activité humaine a été relevée, comme à Isernia (Peretto, 1996), Visogliano (Abbazzi et al., 2000) et Fontana Ranuccio (Biddittu et al., 1979).

Les ressemblances entre les faunes des complexes de la Caune de l'Arago et les faunes des unités fauniques d'Isernia, Fontana Ranuccio et Torre in Pietra, qui sont des faunes du Pléistocène moyen : Galérien moyen et supérieur ou Aurélien ancien, entre –650 000 et –125 000 ans, ont été abordées en utilisant les critères de similarité de la présence des taxons dans ces unités (Fig. 18). L'absence de taxons, qui dépend surtout des facteurs taphonomiques n'a pas été prise en considération. Les similarités ont été évaluées sur la base du coefficient binaire de Jaccard et selon la méthode UPGMA pour les dendrogrammes aux branches de poids égal. (Hazel, 1970 ; Shi, 1993 ; Palombo et al., 2003), programme NTSYS-PC, version 2.0, (Rohlf, 1998). Le dendrogramme Q-mode a été choisi car cette représentation permet de mettre en évidence les ressemblances d'ordre biochronologique (Hazel, 1970). Pour illustrer la structure écologique des unités fauniques, les catégories trophiques de poids et environnementales préconisées par Palombo ont été utilisées.

Les herbivores ont été répartis en trois catégories :

- animaux brouteurs (Bc) ;
- animaux paisseurs (Gr) ;
- animaux mangeurs mixtes (B–G) : il s'agit des espèces qui peuvent consommer selon la saison, la région ou l'occasion indifféremment des feuilles ou de l'herbe.

Les carnivores ont été séparés en petits prédateurs, prédateurs, superprédateurs et charognards, en relation avec le poids de leurs proies favorites ou celui de leurs proies les plus communes, la proportion de chair et leur inclination à broyer les os et à détruire les carcasses. Les catégories frugivores (Fr) et omnivores (Om) sont également présentes.

Trois principaux groupes écologiques ont été retenus :

- forêt : taxons de forêts épaisses (W), de forêts clairsemées (Wc) et de forêts mixtes (W–Wc) ;
- espaces ouverts : taxons de prairies, steppes ou savanes (O), taxons intermédiaires : taxons ubiquistes d'espèces qui vivent aussi bien dans les forêts que dans les paysages ouverts ou en lisière de ces derniers (Wc–O, O–Wc).

En fonction de leur poids, les espèces ont été regroupées en plusieurs catégories : classe I : inférieur à 1 kg ; classe II : 1–10 kg ; classe III : 10–60 kg ; classe IV : 60–120 kg ; classe V : 120–350 kg ; classe VI : 350–850 kg et classe VII : supérieur à 850 kg.

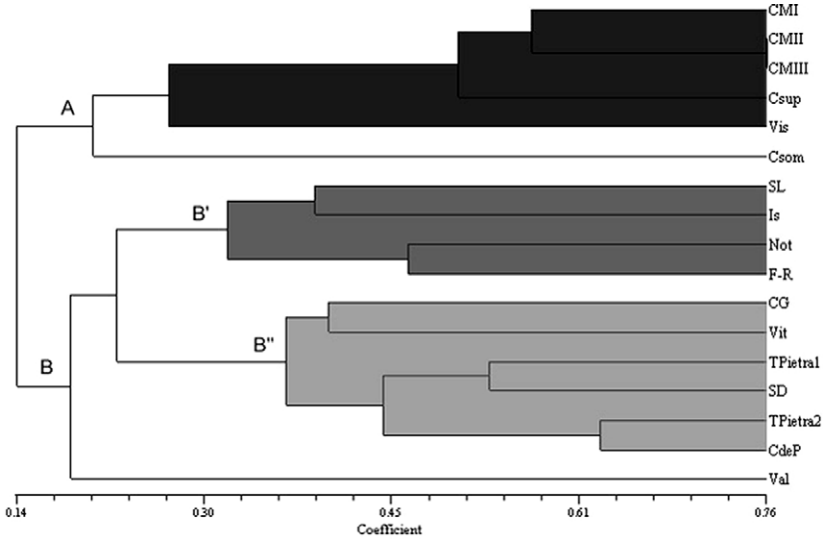

Fig. 18. Dendrogramme (Q-mode) des complexes faunistiques de la Caune de l'Arago et des principales faunes locales du Pléistocène moyen d'Italie. Deux groupes principaux sont présents. Le premier, A, réunit les faunes de la Caune de l'Arago et la seule faune italienne de Visogliano. Dans ce groupe les faunes des ensembles stratigraphiques II et III du complexe moyen sont caractérisées par un haut coefficient de similarité, alors que la faune du complexe sommital est très différente. Dans le second groupe, B, dans lequel toutes les autres faunes italiennes sont groupées, le sous-groupe B' réunit les faunes galériennes, et le groupe B'' les faunes auréliennes, qui sont caractérisées par un plus fort coefficient de similarité. Abréviations : CMI : Caune de l'Arago, Complexe moyen, ensemble stratigraphique I ; CMII : Caune de l'Arago, Complexe moyen, ensemble stratigraphique II ; CMIII : Caune de l'Arago Complexe moyen, ensemble stratigraphique III ; Csup : Caune de l'Arago, Complexe supérieur ; Csom : Caune de l'Arago, Complexe sommital ; SL : Slivia ; Val : Valdemino ; Is : Isernia La Pineta ; FR : Fontana Ranuccio ; CG : Castel di Guido ; Vis : Visogliano ; Not : Notarchirico ; Vit : Vitinia ; SD : Sedia del Diavolo ; TPietra1 : Torre in Pietra (niveau inférieur) ; TPietra2 : Torre in Pietra (niveau supérieur) ; CdeP : Casal de Pazzi.

Fig. 18. Dendrogram (Q-mode) of the faunal complexes from the Caune de l'Arago and of the main local fauna from Italian Middle Pleistocene. Two main groups are present. The first, A, shows together the Caune de l'Arago fauna and the only Italian fauna of Visogliano. In this group, fauna from complexe moyen, ensembles stratigraphiques II and III are characterized by an high similarity coefficient, whereas sommital complex fauna is very different. In the second group, B, which groups all the other italian fauna, B' sub-group shows together galerian fauna, and the B'' group, auralian fauna, characterized by an higher similarity coefficient. Abbreviations: CMI: Caune de l'Arago, Complexe moyen, ensemble stratigraphique I; CMII: Caune de l'Arago, Complexe moyen, ensemble stratigraphique II; CMIII: Caune de l'Arago Complexe moyen, ensemble stratigraphique III ; Csup: Caune de l'Arago, Complexe supérieur; Csom: Caune de l'Arago, Complexe sommital; SL: Slivia; Val: Valdemino; Is: Isernia La Pineta; FR: Fontana Ranuccio; CG: Castel di Guido; Vis: Visogliano; Not: Notarchirico; Vit: Vitinia; SD: Sedia del Diavolo; TPietra1: Torre in Pietra (niveau inférieur); TPietra2: Torre in Pietra (niveau supérieur); CdeP: Casal de Pazzi.

5.2. Biochronologie et paléoécologie des faunes italiennes du Pléistocène moyen

Le cadre biochronologique des faunes de grands mammifères d'Italie est fondé sur des événements biologiques, tels que la première apparition de plusieurs taxons, si possible contemporaine de la disparition d'autres taxons, sur des associations caractéristiques, ainsi que sur le degré évolutif des espèces de grandes lignées phylétiques. Au début du Galérien moyen (stades isotopiques 25–24 à 11), trois complexes fauniques peuvent être distingués. Il s'agit des unités fauniques de Slivia, d'Isernia et de Fontana Ranuccio. L'unité faunique de Slivia est

caractérisée par la persistance de grands carnivores villafranchiens comme *Pachycrocuta brevirostris* et *Panthera gombaszögensis,* ainsi que par la première apparition d'*U. deningeri*, de *Mammuthus trogontherii* et de *E. antiquus*. S'y trouvent également associés *Megaceroides verticornis* et *Megaceroides savini.* La présence de *C. elaphus acoronatus* est constatée sur ce site.

L'unité faunique d'Isernia est caractérisée par l'apparition de *E. ferus*, de *Bos primigenius* et de *D. clactoniana* associés à *Megaceroides solilhacus*. L'unité faunique de Fontana Ranuccio est caractérisée par l'apparition de *U. arctos,* celle de *Hippopotamus* ex. gr., de *Hippopotamus amphibius*, de *C. elaphus eostephanoceros* tandis que, les mégacérinés deviennent de plus en plus rares, *Equus altidens* est toujours présent ainsi que *B. schoetensacki*.

Les faunes découvertes à Notarchirico et à Isernia, sont toutes deux attribuées à l'unité faunique d'Isernia FU, confortées par les datations physiques donnant environ –600 000 ans (Lefèvre et Raynal, 1999 ; Lefèvre et al., 1999 ; Coltorti et al., 2000). Une datation d'environ –458 000 ans a été proposée pour les faunes de Fontana Ranuccio (Biddittu et al., 1979). Gliozzi et al. (1997) proposent Aurélien MA pour le Pléistocène moyen et supérieur. L'Aurélien ancien et l'Aurélien moyen sont respectivement équivalents aux unités fauniques de Torre in Pietra et de Vitinia (Caloi et Palombo, 1990, 1996), bien qu'aucune indication ne soit proposée pour caractériser l'Aurélien supérieur (stades isotopiques 5 à 2).

Les nouvelles évidences stratigraphiques montrent que les mammifères du Pléistocène moyen appartiennent tous à la même unité stratigraphique de Torre in Pietra. Les complexes fauniques sont caractérisés par l'association de *E. antiquus* et de *B. primigenius* avec des cervidés dont *Megaloceros giganteus* qui apparaît pour la première fois ainsi qu'avec les carnivores *U. spelaeus* et *Canis lupus.*

En Italie, les variations climatiques caractérisent la transition entre le Pléistocène ancien et le Pléistocène moyen, cette transition a favorisé un renouvellement important de la structure des faunes de l'unité faunique de Slivia, et encore plus celui de l'unité faunique d'Isernia où la richesse des grands mammifères a été la plus abondante. Les grands herbivores dominent largement les associations du Galérien moyen et récent ; le pourcentage des herbivores paisseurs augmente mais il n'est pas aussi important que celui auquel on pouvait s'attendre : le pourcentage des animaux paisseurs et celui des consommateurs d'alimentation mixte reste comparable à celui des animaux brouteurs. Les taxons adaptés aux environnements ouverts sont importants même si les zones forestières augmentent. À la fin du Galérien, et à la transition avec l'unité faunique de Torre in Pietra, les grands herbivores typiques du Galérien disparaissent et la faune acquiert progressivement son caractère moderne.

5.3. Biochronologie et paléoécologie des faunes de la Caune de l'Arago

5.3.1. Complexe moyen

Le complexe moyen est caractérisé par des associations fauniques dans lesquelles des taxons du Galérien (*U. deningeri, E. ferus mosbachensis, B. schoetensacki, H. bonali, Ovis antiqua*) sont présents à côté des espèces qui survivront pendant le Pléistocène moyen supérieur (*D. clactoniana, L. spelaea*) ou supérieur (*Canis* ex gr. *C. mosbachensis, P. leo spelaea, P. pardus, U. arctos, S. hemitoechus, R. tarandus, C. elaphus, B. priscus*).

Au cours du remplissage, bien que les taxons présents dans les différentes couches ne changent pas beaucoup, la structure des complexes fauniques permet de relever les différentes conditions de ce milieu (Fig. 19).

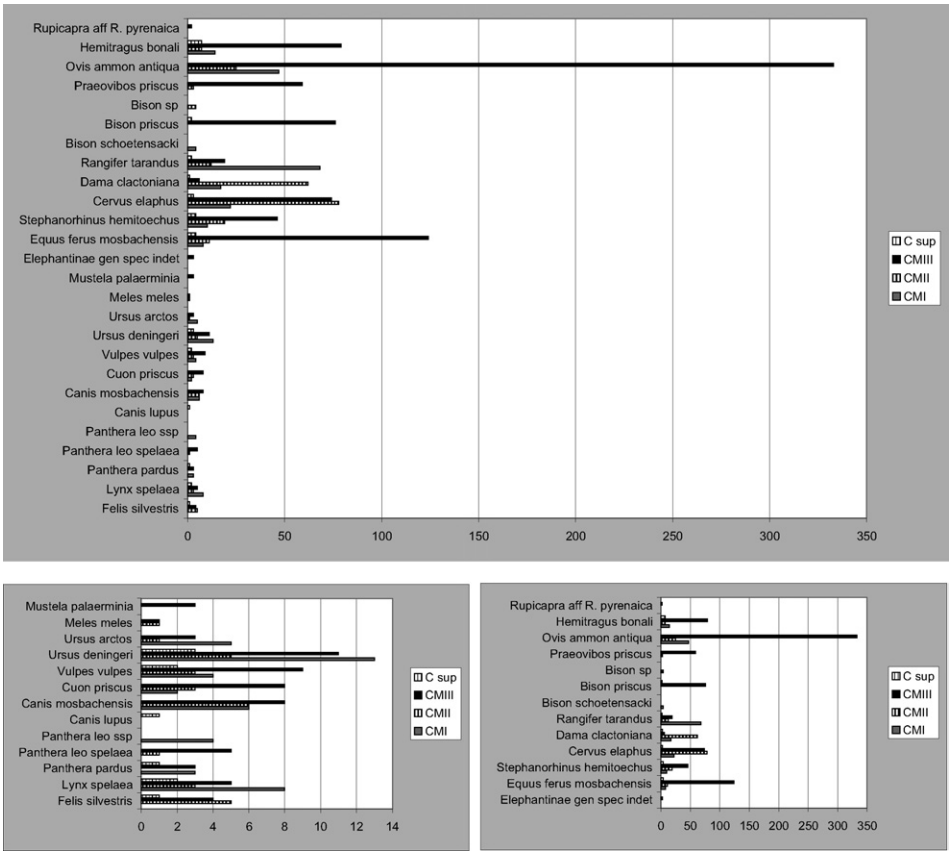

Fig. 19. Fréquence du nombre d'individus des carnivores (à gauche) et herbivores (à droite) dans les différents complexes faunistiques de la Caune de l'Arago. Abréviations : CMI : Caune de l'Arago, Complexe moyen, ensemble stratigraphique I ; CMII : Caune de l'Arago, Complexe moyen, ensemble stratigraphique II ; CMIII : Caune de l'Arago Complexe moyen, ensemble stratigraphique III ; Csup : Caune de l'Arago, Complexe supérieur ; Csom : Caune de l'Arago, Complexe sommital.

Fig. 19. Individual number frequency of carnivores (left) and herbivores (right) in the various faunal complexes from the Caune de l'Arago. Abbreviations: CMI: Caune de l'Arago, Complexe moyen, ensemble stratigraphique I; CMII: Caune de l'Arago, Complexe moyen, ensemble stratigraphique II; CMIII: Caune de l'Arago Complexe moyen, ensemble stratigraphique III; Csup: Caune de l'Arago, Complexe supérieur; Csom: Caune de l'Arago, Complexe sommital.

5.3.1.1. Complexe moyen, ensemble I. Dans la liste des taxons de l'ensemble I du complexe moyen, *U. deningeri, B. schoetensacki, H. bonali* et *O. ammon antiqua* sont des taxons caractéristiques du Pléistocène moyen ancien. Ils apparaissent par exemple dans l'association faunique d'Isernia La Pineta. En Italie, d'autres taxons comme *P. pardus* ou des équidés archaïques ont été respectivement identifiés à Valdemino et dans d'autres gisements regroupés dans l'unité faunique d'Isernia datée du Galérien moyen (Palombo et al., 2003). Pour certains d'entre eux, la référence la plus ancienne correspond à l'unité faunique plus récente de Fontana Ranuccio. Dans ce complexe, *B. schoetensacki* a disparu alors qu'il est encore présent dans les niveaux de Venosa Loreto, attribués à cette unité faunique. Tandis que *H. amphibius* remplace *H. antiquus*, plus spécialisé et plus gros. Pour les carnivores, *U. arctos* est la référence la plus ancienne. Il est associé à *P. leo spelaea* qui a remplacé *Panthera leo fossilis*

(Palombo et al., 2003). Malheureusement les fossiles de lion découverts à la Caune de l'Arago ne permettent aucune comparaison avec *P. leo fossilis* d'Isernia (Sala, 1990) et n'autorisent aucune distinction subspécifique. De plus, aucun mégacériné n'a été découvert jusqu'à présent à la Caune de l'Arago. De même, les bois de *C. elaphus* sont fragmentés et il est difficile d'établir si *C. elaphus* correspond à la sous-espèce *acoronatus* ou *eostephanoceros*.

La composition taxonomique de l'ensemble I du complexe moyen, semble actuellement intermédiaire entre celles des unités fauniques d'Isernia et de Fontana Ranuccio, et il est difficile de le corréler avec l'une plus qu'avec l'autre. En fait, ce niveau doit dater de la transition entre le Galérien moyen et le Galérien supérieur au vu des datations proposées pour l'unité faunique d'Isernia c'est-à-dire le site de Notarchirico daté de –600 000 ans (Lefèvre et Raynal, 1999 ; Lefèvre et al., 1999) et le site d'Isernia lui-même, daté d'environ –600 000 ans (Coltorti et al., 2000) et le site de Fontana Ranuccio estimé à environ –458 000 ans (Biddittu et al., 1979). L'âge de l'ensemble I du complexe moyen de la Caune de l'Arago est compris entre –550 000 et –500 000 ans.

Cet ensemble doit être corrélé avec l'unité faunique d'Isernia même si les faunes de cet ensemble paraissent plus récentes. Cela correspond d'ailleurs aux propositions de dates déjà publiées de –600 000 à –550 000 ans, (de Lumley et al., 1984) et aussi avec son attribution au stade isotopique 14.

Les différences taxonomiques et structurelles entre l'ensemble I et l'unité faunique d'Isernia peuvent s'expliquer par la position géographique et le contexte paléoenvironnemental apportant un climat plus rigoureux et une humidité plus faible.

L'ensemble I du complexe moyen est caractérisé par une nette dominance des taxons de paysages ouverts même si les taxons forestiers restent nombreux. Les herbivores de prairies et de steppes dominent, les espèces ubiquistes sont relativement rares, les brouteurs typiques manquent, les paisseurs et les mangeurs mixtes constituent la plupart des espèces des différentes catégories trophiques (Fig. 20). On notera également le fort pourcentage de carnivores. Ils sont presque aussi abondants que les herbivores. Les herbivores de taille petite ou moyenne sont plus fréquents que les animaux de grande taille. Les très grands herbivores et les pachydermes sont très rares, ce qui est inhabituel dans un paysage ouvert. En considérant le pourcentage de restes, les herbivores de taille moyenne, tels que : *R. tarandus, O. ammon antiqua, H. bonali* et *C. elaphus* sont les animaux les plus abondants.

Les conditions environnementales sont décrites comme froides et très arides. Toutefois, la présence de *P. pardus, Lynx*, de *C. elaphus* et de *R. tarandus* suggèrent que les conditions n'étaient pas aussi arides et que les forêts pouvaient se développer dans des zones protégées au moins le long de la rivière pérenne. Cette hypothèse est également confortée par la présence de rongeurs vivant dans les zones humides : *Arvicola cantianus* et *Microtus maleï* qui sont au sommet de la séquence, en particulier dans le sol K, ou de rongeurs forestiers, tels que *Apodemus silvaticus* (Desclaux, 1992). Les conditions climatiques froides sont attestées par la présence d'espèces boréales parmi les grands et les petits mammifères (Desclaux, 1992 ; Paunescu, 2001 ; Jourdan et Moigne, 1981).

En Italie, pendant le Galérien moyen, dans les unités fauniques de Slivia et d'Isernia, les associations de faunes suggèrent une température moins froide et un plus fort degré d'humidité, même si les paysages ouverts dominent. En fait, pendant cette période, plusieurs taxons comme *E. antiquus*, *Stephanorhinus kirchbergensis*, *Capreolus capreolus*, *C. elaphus*, *D. clactoniana*, *M. savini* et *Megaloceros solihacus*, ne peuvent apparaître que dans des paysages en partie forestiers. De plus, de nouveaux arrivants proviennent de paysages typiquement

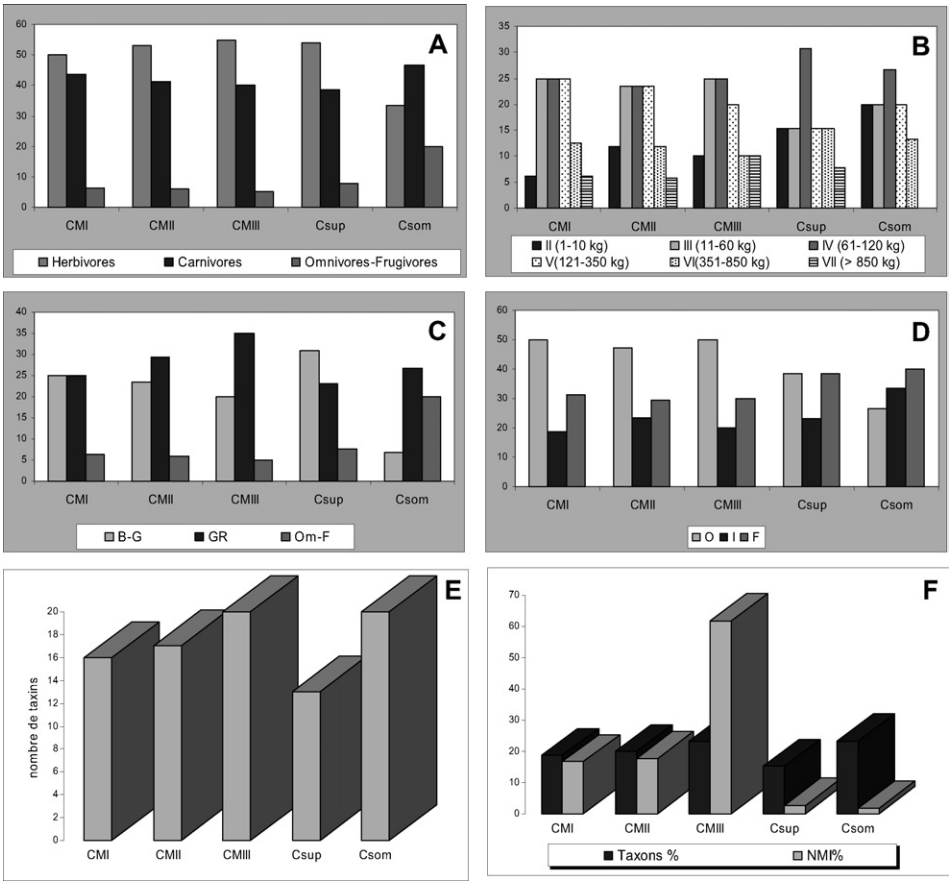

Fig. 20. Distribution des taxons dans les différents complexes faunistiques de la Caune de l'Arago. Fréquence selon leur alimentation (**A, C**), leur poids (**B**), le biotope (**D**). Richesse et pourcentage de taxons et de nombre minimal d'individus (**F**). Abréviations : B-G : « mangeurs mixtes » ; Gr : paisseurs ; Om-F : omnivores et frugivores ; O : taxons de milieu ouvert ; I : taxons vivants dans des environnements forestiers et ouverts ou à leur bordure ; F : taxons d'environnement forestier ; CMI : Caune de l'Arago, Complexe moyen, ensemble stratigraphique I ; CMII : Caune de l'Arago, Complexe moyen, ensemble stratigraphique II ; CMIII : Caune de l'Arago Complexe moyen, ensemble stratigraphique III ; Csup : Caune de l'Arago, Complexe supérieur ; Csom : Caune de l'Arago, Complexe sommital.

Fig. 20. Taxa distribution in the various faunal complexes from the Caune de l'Arago. Frequency according to their diet (**A, C**), weight (**B**), biotop (**D**). Richness, and taxa and minimal number of individuals percentage (**F**). Abbreviations: B-G: mixed-feeders; Gr: grazers; Om-F: omnivores et frugivores; O: taxa living in open landscape; I: taxa living in both woodland and open environment or at their edges; F: taxa living in forest environment; CMI: Caune de l'Arago, Complexe moyen, ensemble stratigraphique I; CMII: Caune de l'Arago, Complexe moyen, ensemble stratigraphique II; CMIII: Caune de l'Arago Complexe moyen, ensemble stratigraphique III; Csup: Caune de l'Arago, Complexe supérieur; Csom: Caune de l'Arago, Complexe sommital.

ouverts comme *O. ammon antiqua, H. bonali, M. trogontherii, Stephanorhinus hundsheimensis* (stade évolutif 2 selon Lacombat, 2003). En ce qui concerne l'alimentation et les habitats privilégiés, les herbivores du début du Pléistocène moyen sont principalement des mangeurs mixtes et des animaux paisseurs, occupant des paysages où les prairies et les steppes dominent, même si les taxons ubiquistes et forestiers augmentent légèrement. En conséquence, la biomasse a très probablement nettement augmenté, surtout pendant l'unité faunique d'Isernia

(Palombo et Mussi, 2001). L'augmentation de la diversité est visible avec une augmentation progressive de l'humidité qui suit les conditions arides très marquées de la fin du Pléistocène inférieur.

En considérant les conditions environnementales différentes du complexe galérien comme les conditions ouvertes arides d'Isernia la Pineta ou les conditions plus humides et boisées de Valdemino, il n'est pas possible de trouver une association de faunes en Italie qui corresponde aux conditions froides et continentales de l'ensemble I du complexe moyen de la Caune de l'Arago.

5.3.1.2. Complexe moyen, ensemble II. Bien que la liste des taxons de l'ensemble II ne soit pas très différente de celle de l'ensemble I, le nombre d'individus de milieu forestier est beaucoup plus important (e.g. daim et cerf). *F. silvestris* apparaît alors que les taxons de milieu ouvert diminuent (argali, thar, renne).

La faune dans son ensemble a pourtant des caractères nouveaux, mais il est encore difficile d'envisager de la rapprocher de l'une des unités fauniques d'Italie. Les problèmes sont les mêmes que pour l'ensemble I, les restes de lion ne permettent aucune détermination subspécifique de même que les restes de cerf. Toutefois, on peut noter que la mention la plus ancienne de *F. silvestris* en Italie est signalée dans les niveaux de la grotte de Visogliano dont la faune (Abbazzi et al., 2000) appartient à l'unité faunique de Fontana Ranuccio.

Une corrélation entre la faune de l'ensemble II et cette unité semble être très probable. D'après l'analyse des diagrammes écologiques (Fig. 20), des conditions environnementales plus tempérées et plus humides que pendant la période précédente (de Lumley et al., 1984 ; Renault-Miskovsky, 1985) sont confirmées. Parmi les herbivores, les taxons de taille petite ou moyenne augmentent, les taxons de grande taille sont peu nombreux bien qu'un éléphant de steppe soit apparu. Il faut noter toutefois, que les restes d'éléphant sont presque inconnus dans toute la séquence sédimentaire de la Caune de l'Arago ce qui pourrait être expliqué, soit par la sélection effectuée par l'homme, soit par une absence réelle de ces pachydermes dans la vallée de Tautavel.

La présence d'un milieu plus diversifié est attestée aussi par l'augmentation des taxons ubiquistes, alors que les espèces de milieu ouvert diminuent, il n'y a pas d'animaux brouteurs et les animaux paisseurs sont toujours très abondants. En effet, l'augmentation de l'humidité favorise plus l'extension des zones de prairies que celle de véritables forêts.

En Italie, le complexe faunique de l'unité de Fontana Ranuccio indique également un climat plus tempéré et plus humide que celui de l'unité d'Isernia.

Le nombre de très grands herbivores s'est réduit, les taxons des animaux les plus susceptibles d'adaptation deviennent la catégorie dominante à partir du Galérien récent, lorsque les taxons forestiers augmentent aussi légèrement. Un changement est également évident dans la structure trophique des herbivores, ce changement est principalement dû à un plus faible pourcentage d'animaux paisseurs, accompagné d'une augmentation des animaux brouteurs, et des espèces présentant des adaptations alimentaires intermédiaires, notamment des taxons de milieu ouvert. Les assemblages sont généralement dominés par des herbivores de taille moyenne ou grande ; de plus, le pourcentage des pachydermes, ainsi que celui de la richesse globale des faunes, a légèrement diminué.

Il faut observer que dans la péninsule les conditions climatiques changent beaucoup du nord au sud et de l'est à l'ouest. Par exemple, bien que presque contemporaines, les faunes locales de Fontana Ranuccio (stade isotopique 13) et de Visogliano (stades isotopiques 13–12 ou 11–

10), (Abbazzi et al., 2000 ; Tozzi et al., 2000) ont une structure différente : la première est caractérisée par la dominance des taxons indicatifs de forêts ou de prairies et d'un climat doux (*M. sylvanus*, *E.(Palaeoloxodon) antiquus, E. ferus, Stephanorhinus* cf. *hundsheimensis*, *S. scrofa, Hippopotamus* ex gr. *amphibius*, *D. clactoniana, C. elaphus, B. primigenius),* la seconde par la présence d'espèces de forêt mais aussi de *O. ammon antiqua,* ce qui la rapproche beaucoup des faunes de la Caune de l'Arago.

Même si pendant la sédimentation de l'ensemble II les conditions climatiques sont devenues moins rigoureuses, le caractère plus continental des faunes de la Caune de l'Arago est encore une fois confirmé, par la présence des taxons boréaux, non seulement parmi les grands mammifères, mais aussi parmi les micromammifères où les espèces caractéristiques d'un climat froid sont toujours présentes (e.g. *Ochotona pusilla*, Desclaux, 1992).

5.3.1.3. Complexe moyen, ensemble III. Dans l'ensemble III, la faune est renouvelée puisque le lion est représenté par une sous-espèce plus évoluée, *P. leo spelaea*, et parmi les bovidés apparaissent *B. priscus* et *Rupicapra*. Ces derniers ne sont présents en Italie qu'à partir du Pléistocène moyen supérieur (unité faunique de Torre in Pietra). Toutefois, dans l'ensemble III, il y a encore les taxons « galériens » (*H. bonali, O. ammon antiqua, E. ferus mosbachensis*). Cela, ajouté aux datations proposées : –450 ka ou supérieures à –350 ka (de Lumley et al., 1984), porte à corréler ce complexe avec l'unité faunique de Fontana Ranuccio. *B. priscus* et *Rupicapra* ont migré en Italie après avoir déjà colonisé le sud de la France.

Dans l'ensemble III, la richesse de la faune augmente notablement surtout parce que les herbivores de milieu ouvert augmentent, alors que les taxons de forêt ne présentent pas de variations importantes et que ceux des ubiquistes déclinent. La structure du complexe faunique n'est pas très différente de celle de l'ensemble I, les animaux paisseurs représentent la classe trophique dominante et les consommateurs d'alimentation mixte diminuent ainsi que les omnivores toujours très peu représentés. Les taxons de grande taille sont peu abondants et parmi les pachydermes, les éléphants font ici leur seule apparition.

En Italie on ne connaît pas de faunes de structure semblable.

5.3.2. Complexe supérieur

La faune des niveaux du complexe supérieur (dont le dépôt correspondent aux stades isotopiques 11, 9, 7) est caractérisée par la disparition de *C. priscus, P. priscus* et de *O. ammon antiqua*, alors que *E. ferus mosbachensis* et *H. bonali* sont présents jusqu'au sol B. Dans ce niveau apparaît « *Canis lupus* bioevent » qui, en Italie, indique le début de l'Aurélien, corrélé aux stades isotopiques 10–9.

On peut pourtant proposer l'hypothèse d'une corrélation entre les ensembles fauniques des sols A et B avec le complexe italien de l'unité faunique de Torre in Pietra. En réalité cette attribution se fonde plus sur les données de chronologie que sur la composition des faunes puisque la majorité des taxons des niveaux A et B de la Caune de l'Arago (*V. vulpes, F. silvestris, L. spelaea, S. hemitoechus, D. clactoniana, B. priscus*) ne sont pas significatifs pour la biochronologie, alors que *H. bonali* est signalé en Italie seulement dans la faune d'Isernia, *U. deningeri* disparaît à la fin du Galérien et *U. spelaeus* à Torre in Pietra. *U. thibetanus* et *M. sylvanus* sont des espèces surtout observées dans les sites holsteiniens.

Il semble donc que dans la zone de Tautavel, l'arrivée tardive de *U. spelaeus*, qui va apparaître seulement dans le Complexe sommital, pourrait favoriser la survie de l'ours de Deninger.

La structure des faunes du Complexe supérieur est tout à fait différente de celle du complexe moyen (Fig. 20) : la richesse est notablement réduite, les carnivores et les herbivores sont moins nombreux tant en nombre de taxons qu'en nombre d'individus. Parmi les herbivores, les espèces de milieu ouvert régressent plus que celles de milieu de forêt ; les « animaux mangeurs mixtes » deviennent pour la première fois la classe trophique dominante, alors que les animaux paisseurs diminuent. Il y a aussi un changement dans les classes de poids : les taxons de taille moyenne (animaux pesant entre 60 et 120 kg) sont les plus nombreux, mais les espèces de petite et de grande taille augmentent ; la distribution des classes de poids reste homogène, exception faite pour les taxons de taille moyenne et les pachydermes.

Les résultats qui viennent de l'analyse des grands mammifères sont en accord avec l'indication de conditions climatiques plus tempérées et humides données par la sédimentologie (de Lumley et al., 1984). L'augmentation de la température pourrait être plus importante durant le dépôt de la couche B, où l'on n'a pas trouvé de renne, et surtout pendant celui de la couche A où le bison et le thar manquent aussi.

Cette indication d'un climat plus doux est en accord avec les données valables pour les faunes italiennes. Dans l'unité faunique de Torre in Pietra, les espèces les plus susceptibles de s'adapter deviennent le groupe dominant, le pourcentage des taxons des animaux brouteurs et des taxons forestiers a augmenté légèrement, certainement en raison de la présence d'environnements variés dans la péninsule italienne. Ce renouvellement correspond à d'importantes modifications du climat qui ont lieu dans la région méditerranéenne lors de la transition entre les stades isotopiques 11 et 10, puisque le climat interstadiaire est devenu progressivement tempéré et que l'humidité moyenne a augmenté (Vergnaud-Grazzini et al., 1990). De plus, après la diminution de la richesse des herbivores à cause de l'extinction des taxons galériens, la diversité a légèrement augmenté en raison de l'apparition de nouveaux carnivores et herbivores, dont certains sont de petite ou moyenne taille. En outre, quelques nouveaux taxons de taille moyenne apparaissent probablement au début du stade isotopique 6, lorsque des oscillations climatiques arides plus sévères ont facilité l'expansion de quelques bovidés de montagne (*Capra ibex* et *Rupicapra*) dans toute la péninsule, ainsi que la dispersion du « cheval des steppes » *E. hydruntinus*, et l'apparition parmi les pachydermes d'un représentant primitif de *Mammuthus primigenius*.

5.3.3. Complexe sommital

Le renouvellement de la faune des niveaux du complexe sommital (dont le dépôt devrait correspondre au stade isotopique 5), est documenté par l'apparition de *U. spelaeus, Crocuta crocuta,* une sous-espèce évoluée de *E. ferus, S. scrofa, C.* aff. *caucasica* et *Hemitragus cedrensis*. Ces deux dernières espèces, les plus intéressantes pour la biochronologie, n'ont pas été trouvées en Italie, alors que les autres sont toutes déjà apparues à différentes périodes du Pléistocène moyen. On peut seulement noter qu'en Italie, l'hyène devient plus fréquente pendant le Pléistocène supérieur.

La structure des faunes du complexe sommital est indicatrice d'un milieu plus forestier sous des conditions de climat tempéré et humide. La richesse taxonomique augmente (Fig. 20), bien que le NMI soit à son minimum, le rapport entre les classes trophiques change, les carnivores sont la classe la plus importante et les omnivores sont plus nombreux ; En revanche, parmi les herbivores les animaux paisseurs dominent et il n'y a aucun animal brouteur. En Italie, en revanche, les faunes du Pléistocène supérieur interglaciaire, bien que diversifiées par rapport

à leur position géographique, sont toujours caractérisées par la présence des brouteurs et les pachydermes sont encore fréquents.

6. Conclusion

La comparaison biochronologique et paléoécologique des faunes de grands mammifères du Pléistocène moyen, des successions sédimentaires de la Caune de l'Arago et de celles des complexes fauniques d'Italie confirme l'importance majeure des renouvellements de faune qui se sont produits pendant cette période et qui peuvent être corrélés avec les tendances climatiques du Pléistocène moyen.

Les résultats de l'analyse effectuée, permettent de corréler les faunes des « complexe moyen, ensemble stratigraphique I », « complexe moyen, ensembles stratigraphiques II et III », « complexe supérieur, sols A et B » de la Caune de l'Arago avec, respectivement, les unités fauniques italiennes d'Isernia (Galérien moyen), Fontana Ranuccio (Galérien récent) et Torre in Pietra (Aurélien ancien). Cela vaut la peine de noter que la composition taxonomique du « complexe moyen, ensemble I » semble effectivement être intermédiaire entre celle des complexes de faunes d'Italie appartenant aux unités fauniques d'Isernia et de Fontana Ranuccio, en raison de l'apparition plus précoce à la Caune de l'Arago de *U. arctos*. Il apparaît plus tard en Italie.

De plus, à la Caune de l'Arago la persistance de conditions continentales froides et plutôt sèches ont favorisé la survie jusqu'à la fin du Galérien d'espèces telles que *O. ammon antiqua* et *H. bonali*, qui en Italie semblent être limitées aux faunes du Galérien moyen. L'apparition de *F. silvestris* dans les deux régions pendant le Galérien récent souligne le changement des conditions climatiques et l'augmentation d'humidité qui caractérisent cette période. Les assemblages fauniques de l'Arago étaient caractérisés par l'absence d'animaux brouteurs et, inversement, par la présence des animaux paisseurs, ainsi que l'attestent les taxons boréaux, il s'agit principalement de *R. tarandus, P. priscus* qui n'ont jamais été présents en Italie ; en conséquence, il n'est pas possible de trouver d'indication sur la présence de conditions climatiques continentales froides dans aucun complexe faunique italien, alors que c'est le cas pour les complexes de la Caune de l'Arago. Dans les complexes fauniques de la succession sédimentaire du Pléistocène moyen à la Caune de l'Arago, les taxons caractéristiques de prairies humides et de conditions tempérées, comme *Hippopotamus*, n'ont jamais été rencontrés, soit à cause des conditions du milieu, soit en raison du biais taphonomique, soit à cause de la sélection faite par l'homme. Toutefois, les changements climatiques majeurs caractéristiques du Pléistocène moyen peuvent être détectés dans les deux régions. Pendant la durée de l'unité faunique d'Isernia, la température était à son minimum et des conditions arides dominaient. En revanche, pendant l'unité suivante, celle de Fontana Ranuccio, l'humidité et la température ont augmenté, comme le montrent les faunes d'Italie Centrale. De plus, après avoir testé leurs similarités, la faune de Visogliano (Nord-est de l'Italie) est plus proche des faunes de l'Arago que de celles de l'Italie. Au cours du Pléistocène moyen récent (unité faunique de Torre in Pietra) des faunes tempérées sont rencontrées dans les deux zones. Le renouvellement était alors lié aux changements climatiques qui se sont produits dans le pourtour du bassin méditerranéen approximativement vers la transition entre les stades isotopiques 11 à 10, lorsque les interstades sont devenus progressivement tempérés et que l'humidité a augmenté. Au cours du stade isotopique 5, la faune de la Caune de l'Arago était caractérisée par la présence simultanée de taxons de forêt et de taxons ubiquistes comme *S. scrofa*, ainsi que par des taxons de

caprinés, alors que ni le chevreuil ni le daim – ce qui est étonnant – n'ont encore été découverts.

Références

Abbazzi, L., Fanfani, F., Ferretti, M.P., Rook, L., Cattani, L., Masini, F., Mallegni, F., Negrino, F., Tozzi, C., 2000. New human remains of archaic *Homo sapiens* and lower palaeolithic industries from Visogliano (Duino Aurisina, Trieste, Italy). Journal of Archeological Science 27, 1173–1186.

Abbazzi, L., Masini, F., 1997. *Megaceroides solilhacus* and other deer from the middle Pleistocene site of Isernia La Pineta (Molise, Italy). Bolletino della Societa Geologica Italiana 35, 213–227.

Argant, A., 1988. Étude de l'exemplaire de *Panthera spelaea* (Goldfuss, 1810) (Mammalia, Carnivora, Felidae) du gisement Pléistocène moyen récent de la grotte d'Azé (Saône-et-Loire). Revue de Paléobiologie 7, 449–466.

Argant, A., 1991. Carnivores quaternaires de Bourgogne. Documents du Laboratoire de Géologie de Lyon 115, 1–301.

Auguste, P., 1995. Cadres biostratigraphiques et paléoécologiques du peuplement humain dans la France septentrionale durant le Pléistocène. Apport de l'étude paléontologique des grands mammifères du gisement de Biache-Saint-Vaast (Pas-de-Calais). Thèse de doctorat, Muséum national d'histoire naturelle, Paris.

Ballesio, R., 1980. Le gisement pléistocène supérieur de la grotte de Jaurens à Nespouls, Corrèze, France : les Carnivores (Mammalia, Carnivora). II. Felidae. Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon 18, 61–102.

Biddittu, I., Cassoli, P.F., Radicati Di Brozolo, F., Segre, A.G., Segre-Naldini, E., Villa, I., 1979. Anagni a K:Ar dated Lower Middle Pleistocene site, Central Italy: preliminary report. Quaternaria 21, 53–71.

Bonifay, M.-F., 1971. Carnivores quaternaires du Sud-Est de la France. Mémoires du Muséum national d'histoire naturelle 21, 43–377.

Bouchud, J., 1959. Essai sur le Renne et la climatologie du Paléolithique moyen et supérieur. Thèse de doctorat ès sciences naturelles, Faculté des Sciences de l'Université de Paris, Paris.

Boule, M., de Villeneuve, L., 1927. La grotte de l'Observatoire à Monaco. Archives de l'Institut de Paléontologie Humaine 1, 1–113.

Caloi, L., Palombo, M.R., 1990. Osservazioni sugli equidi italiani del Pleistocene medio inferiore. Geologica Romana 26, 187–221.

Caloi, L., Palombo, M.R., 1996. Latest Early Pleistocene mammal faunas of Italy, biochronological problems. Il Quaternario 8, 391–402.

Chagneau, J., Prat, F., 1983. Les Ursidés de l'aven de Vergranne (Doubs). Annales scientifiques de l'Université de Franche-Comté 5, 83–109.

Cita, M.B., Castradori, D., 1994. Workshop on marine sections from the Gulf of Taranto (Southern Italy) usable as potential stratotypes for the GSSP of the Lower, Middle and Upper Pleistocene. Il Quaternario 7, 677–692.

Clot, A., 1980. La grotte de La Carrière (Gerde, Hautes-Pyrénées). Stratigraphie et paléontologie des Carnivores. Thèse de 3e cycle. Travaux du Laboratoire de Géologie de l'Université Paul Sabatier, Toulouse.

Clot, A., Marsan, G., 1986. La grotte du Cap de la Bielle à Nestier (Hautes-Pyrénées), fouilles M. Debeaux, 1960. Gallia Préhistoire 29, 63–141.

Coltorti, M., Ton-That, T., Marzoli, A., Arzarello, M., Buoso, N., Corrado, S., Di Bucci, D., Minelli, A., Naso, G., Peretto, C., Thun Hohenstein, U., Villa, I., 2000. New Chronostratigraphic and Paleoclimatic Data from the "Isernia La Pineta" site, Molise, Italy. In: SubCommission on European Quaternary Stratigraphy (SEQS), 2000 Meeting The Plio-Pleistocene Boundary and the Lower/Middle Pleistocene transition: Type Areas and Sections: Abstracts.

Cordy, J.-M., 1983. Découverte de *Cuon alpinus europaeus* Bourguignat dans le Quaternaire de Belgique. Mémoire de la Société Préhistorique Française 16, 49–59.

Crégut, E., 1979. La faune de mammifères du Pléistocène moyen de la Caune de l'Arago à Tautavel (Pyrénées-Orientales). Travaux du laboratoire de Paléontologie humaine et de Préhistoire de Marseille 3, 1–381.

Crégut, E., 1980. La faune de mammifères du gisement pléistocène moyen antérissien de la Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées-Orientales, France). Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris 290D, 751–754.

Crégut, E., 1984. The Pleistocene Ovibovinae of Western Europe: Temporo-spatial Expansion and Paleoecological Implications. Biological Paper of the University of Alaska, Fairbanks. Special Report number 4, 136–141.

Crégut-Bonnoure, E., 1989. Un nouveau Caprinae, *Hemitragus cedrensis* nov. sp. (Mammalia, Bovidae) des niveaux pléistocènes moyen de la grotte des Cèdres (Le plan d'Aups, Var). Intérêt biogéographique. Geobios 22, 653–663.

Crégut-Bonnoure, E., 1992. Intérêt biostratigraphique de la morphologie dentaire de *Capra* (Mammalia, Bovidae). Annales Zoologici Fennici 28, 273–290.

Crégut-Bonnoure, E., 1995. Les grands Mammifères. In: Defleur, A., Crégut-Bonnoure, E. (Eds.), Le gisement paléolithique moyen de la Grotte des Cèdres (Var). Documents d'Archéologie Française 49, Paris, pp. 54–143.

Crégut-Bonnoure, E., 1999. Les petits Bovidae de Venta Micena (Andalousie) et de Cueva Victoria (Murcia). In: Gibert, J., Sánchez, F., Gibert, L., Ribot, F. (Eds.), The Hominids and their environment during the Lower and Middle Pleistocene of Eurasia. Proceedings of the International Conference of Human Palaeontology, Orce 1995. Ayuntamiento de Orce, pp. 191–228.

Defleur, A., Crégut-Bonnoure, E., Radulescu, C., 1989. Nouvelles données stratigraphiques et fauniques sur la Grotte des Cèdres (Le Plan d'Aups, Var, France). Un nouveau gisement d'âge rissien à *Hemitragus*. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris 308, 259–264.

Delpech, F., Prat, F., Rigaud, J.-P., 1983. Restes de thar (genre Hemitragus) à l'abri Vaufrey (Dordogne). Mémoire de la Société Préhistorique Française 16, 25–28.

Desclaux, E., 1992. Les petits vertébrés de la Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées-Orientales). Paléontologie, écologie, modalités d'apport du matériel. Thèse de doctorat, Muséum national d'histoire naturelle, Paris.

Di Stefano, G., Petronio, C., 1993. A new *Cervus elaphus* subspecies of Middle Pleistocene. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen 190, 1–18.

Eisenmann, V., 1991. Les chevaux quaternaires européens (Mammalia, Perissodactyla) : Taille, typologie, biostratigraphie et taxonomie. Geobios 24, 747–759.

Eisenmann, V., Crégut-Bonnoure, E., Moigne, A.-M., 1985. *Equus mosbachensis* et les grands chevaux de la Caune de l'Arago et de Lunel-Viel : Crâniologie comparée. Bulletin du Muséum national d'Histoire Naturelle 2, 157–173 (Paris, sér. 4, 7, 1985, section C).

Espinoza, E.O., Mann, M.J., 1992. Identification guide for ivory and ivory substitutes. World Wildlife Fund Publication, Baltimore.

Faure, M., Guérin, C., 1983. Le *Sus scrofa* (*Mammalia, Artiodactyle, Suidae*) du gisement Pléistocène supérieur de Jaurens, à Nespouls, Corrèze, France. Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon 21, 45–63.

Ficarelli, G., Torre, D., 1977. Phyletic relationships between *Lynx* group *issiodorensis* and *Lynx pardina*. Paleontologica Italica 16, 197–202.

Fortelius, M., Mazza, P., Sala, B., 1993. *Stephanorhinus* (Mammalia: Rhinocerotidae) of western European Pleistocene, with a revision of *S. etruscus* (Falconer, 1868). Paleontologica Italica 80, 63–155.

Gliozzi, E., Abbazi, L., Ambrosetti, P., Argenti, P., Azzaroli, A., Caloi, L., Capasso Barbato, L., Di Stefano, G., Esu, D., Ficcarelli, G., Girotti, O., Kotsakis, T., Masini, F., Mazza, P., Mezzabotta, C., Palombo, M.R., Petronio, C., Rook, L., Sala, B., Sardella, R., Zanalda, E., Torre, D., 1997. Biochronology of selected Mammals, Molluscs, Ostracods from the Middle Pliocene to the Late Pleistocene in Italy. The state of the art. Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafica 103, 369–388.

Hazel, J.E., 1970. Binary Coefficients and Clustering in Biostratigraphy. Geological Society of American Bulletin 81, 3237–3252.

Hemmer, H., 1971. Untersuchungen zur Stammesgeschichichte des Panterakatzen (Pantherinae). Veröffentlichungen der Zoologischen Staatssammlungen 17, 167–280.

Hünermann, K.A., 1977. *Sus scrofa* L. aus den Jungpleistozän von taubach bei Weimar in Thüringen. Quartärpaläontologie 2, 225–235.

Jourdan, L., Moigne, A.-M., 1981. Les faunes de la Caune de l'Arago; signification stratigraphique, paléoclimatique, paléoécologique et palethnographique. In: Lumley, H., de, Labeyrie, J. (Eds.), Datations absolues et analyses isotopiques en Préhistoire, Tautavel 1981. Éditions du CNRS, Paris, pp. 133–162.

Kacimi, S., 2003. Les grands bovidés au Pléistocène en Languedoc-Roussillon et en Catalogne. Étude paléontologique, biostratigraphique, archéozoologique et paléoécologique. Thèse de doctorat, Université de Perpignan, Perpignan.

Kahlke, H.-D., 1964. Early middle Pleistocene (Mindel-Elster), Praevibos et Ovibos. Commentationes Biologicae 16, 1–17.

Kahlke, H.-D., 1969. Die Cerviden-Reste aus den kiesen von Süssenborn bei Weimar. Paläontologie Abhandlungen A 3, 547–610.

Kormos, T., 1932. Die Fuchse des ungarischen Oberpliozans. Folia Zoologica et Hydrobiologica IV 2, 167–187 (Riga 31.XII.).

Kurtén, B., 1978. The lynx from Etouaires, *Lynx issiodorensis* (Croizet and Jobert), Late Pliocene. Annales Zoologici Fennici 15, 314–322.

Kurtén, B., Granqvist, E., 1987. Fossil pardel lynx (*Lynx pardina spelaea*, Boule) from a cave in southern France. Annales Zoologici Fennici 24, 39–43.

Lacombat, F., 2003. Étude des rhinocéros du Pléistocène de l'Europe méditerranéenne et du Massif Central. Paléontologie, Phylogénie et Biostratigraphie. Thèse de doctorat, Muséum national d'histoire naturelle, Paris.

Lefèvre, D., Raynal, J.P., 1999. Études géologique à Notarchirico et dans le bassin de Venosa : premier bilan et perspectives. In: Piperno, M. (Ed.), Notarchirico. Un sito del Pleistocene medio iniziale nel bacino di Venosa. Edizioni Osanna, Venosa, pp. 253–258.

Lefèvre, D., Raynal, J.P., Vernet, G., 1999. Enregistrements pléistocènes dans le bassin de Venosa. In: Piperno, M. (Ed.), Notarchirico. Un sito del Pleistocene medio iniziale nel bacino di Venosa. Edizioni Osanna, Venosa, pp. 139–174.

Leonardi, G., Petronio, C., 1974. I cervi pleistocenici del bacino diatomitico di Riano (Roma). Memoires de l'Académie Nationale Lincei 8 (12), 103–208.

Leonardi, G., Petronio, C., 1976. The fallow deer of European Pleistocene. Geologica Romana 15, 1–67.

Lister, A.M., 1984. Evolutionary and ecological origins of British deer. Proceeding of the Royal society of Edinburgh 82B, 205–229.

Lister, A.M., 1990a. Taxonomy and biostratigraphy of Middle Pleistocene deer remains from Arago (Pyrénées-Orientales, France). Quaternaire 1, 225–230.

Lister, A.M., 1990b. Critical reappraisal of the middle Pleistocene deer species "*Cervus elaphoïdes*", Kahlke. Quaternaire 1, 175–194.

Loreille, O., Orlando, L., Patou-Mathis, M., Philippe, M., Taberlet, P., Hänni, C., 2001. Ancient DNA analysis reveals ancient divergence of the cave bear, *Ursus spelaeus*, and brown bear, *Ursus arctos*, lineages. Current Biology 6, 200–203.

de Lumley, H., Fournier, A., Abdessadok, S., Perrenoud, C., Khatib, S., 2000. In: Cadre stratigraphique, géochronologique et paléoclimatologique du Pléistocène inférieur et moyen dans le Midi méditerranéen de la France d'après des formations quaternaires de sites préhistoriques : Le Vallonnet, la Caune de l'Arago, Terra-Amata, Orgnac 3, La Baume-Bonne, Le Lazaret. Colloque International : Les premiers habitants de l'Europe, Tautavel, pp. 15–17 (10–15 Avril 2000).

de Lumley, H., Fournier, A., Park, Y.C., Yokoyama, Y., Demouy, A., 1984. Stratigraphie du remplissage Pléistocène moyen de la Caune de l'Arago à Tautavel. Étude de huit carottages effectués de 1981 à 1983. L'Anthropologie 88, 5–18.

van der Made, J., 1999. Ungulates from Atapuerca TD6. Journal of Human Evolution 37, 389–413.

Moigne, A.-M., 1983. Taphonomie des faunes quaternaires de la Caune de l'Arago, Tautavel. Thèse de 3e cycle, Université Pierre et Marie-Curie Paris-VI, Paris.

Moigne, A.-M., 1984. The giant Muskox of the Arago Cave, Tautavel, France. Biol. Papers. University, Alaska (special Report 4, 1984, Fairbanks, 145–147).

Moigne, A.-M., Grégoire, S., de Lumley, H., 2005. In: Les territoires de chasse et d'exploitation des matières premières des hommes préhistoriques de la Caune de l'Arago entre 600 000 ans et 400 000 ans. Actes des congrès nationaux des sociétés historiques et scientifiques, 126e Toulouse, 9-14 avril 2001. Territoires, déplacements, mobilité, échanges durant la Préhistoire. Éditions du CTHS, Paris, pp. 17–31.

Monchot, H., 1996. Les petits Bovidés (genres *Ovis, Hemitragus, Capra* et *Rupicapra*) de la Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées-Orientales). Thèse de doctorat, Université Aix-Marseille II et Muséum national d'histoire naturelle, Paris.

Moullé, P.-E., 1992. Les grands mammifères du Pléistocène inférieur de la grotte du Vallonnet (Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-maritimes). Étude paléontologique de Carnivores, Equidé, Suidé, Bovidés. Thèse de doctorat, Muséum national d'histoire naturelle, Paris.

Palombo, M.R., Azanza, B., Alberdi, M.T., 2003. Italian mammal biochronology from Latest Miocene to Middle Pleistocene: a multivariate approach. Geologica Romana 36, 335–368.

Palombo, M.R., Mussi, M., 2001. Human presence and faunal evolution in the Middle Pleistocene of Italy. In: Rook, L., Torre, D. (Eds.), Neogene and Quaternary continental stratigraphy and mammal evolution. Papers in honor of Prof. Augusto Azzaroli's outstanding contribution in Geology and Paleontology. Bollettino della Società Paleontologica Italiana 40, Modena, pp. 257–267.

Palombo, M.R., Villa, P., 2001. Schreger Lines as Support in the Elephantinae identification. In: Cavaretta, G., Gioia, P., Mussi, M., Palombo, M.R. (Eds.), The World of Elephants. Proceedings of the 1st International Congress, Rome (Italy), 16-20 October 2001. Consiglio Nazionale delle Ricerche, Roma, pp. 656–660.

Paunescu, A.-C., 2001. Les rongeurs du Pléistocène inférieur et moyen de trois grottes du sud-est de la France (Vallonnet, Caune de l'Arago, Baume Bonne). Implications systématiques, biostratigraphiques et paléoenvironnementales. Thèse de doctorat, Muséum national d'histoire naturelle, Paris.

Pernaud-Orliac, J., 1993. Les Cervidés du site pléistocène moyen de la Caune de l'Arago, Tautavel (Pyrénées-Orientales). Paléontologie, étude des populations, approche paléthnographique. Thèse de doctorat, Muséum national d'histoire naturelle, Paris.

Peretto, C., 1996. I Reperti Paleontologici del Giacimiento Paleontologico di Isernia la Pineta: Natura e Distribuzione dei Riperti. Cosmo Iannone Editore, Isernia.

Pommerol, F., 1880. Le mouflon quaternaire. Association Française pour l'Avancement des Sciences. Compte rendu de la 8e session. Montpellier 1879, 600–609.

Poplin, F., 1976. Les grands Vertébrés de Gönnersdorf. Fouilles 1968. Verlag GMBH, Wiesbaden.

Prat, F., Thibault, C., 1976. Le gisement de la Nauterie à la Romieu (Gers), fouilles de 1967 à 1973. Mémoires du Muséum national Histoire Naturelle XXXV, 1–82 (sér. C).

Quilès, J., 2003. Les *Ursidae* du Pléistocène moyen et supérieur en Midi méditerranéen : Apports paléontologiques, biochronologiques et archéozoologiques. Thèse de doctorat, Muséum national d'histoire naturelle, Paris.

Quilès, J., Moigne, A.-M., Pois, V., 2004. Les couches à ossements d'Ursidae de la Caune de l'Arago. Revue de Paléobiologie 23, 821–843.

Renault-Miskovsky, J., 1985. Vegetación y Paleoclimatología del pleistoceno medio en la cuenca mediterránea francesa. Evolución humana y los yacimientos de la Sierra de Atapuerca. Burgos, Actas 1, 75–98.

Rivals, F., 2002. Les petits bovidés pléistocènes dans le bassin méditerranéen et le Caucase. Étude paléontologique, biostratigraphique, archéozoologique et paléoécologique. Thèse de doctorat, Université de Perpignan, Perpignan.

Rohlf, F.J., 1998. NTSYS-pc Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System. Version 2.0. Exeter Software, LTD, New York.

Sala, B., 1987. *Bison schoetensacki* Freud. from Isernia la Pineta (early Mid-Pleistocene, Italy) and revision of european species of Bison. Palaeontographica Italica 74, 113–170.

Sala, B., 1990. *Panthera leo fossilis* (Reich., 1906) (Felidae) de Isernia la Pineta (Pléistocène moyen inférieur d'Italie). Geobios 23, 189–194.

Schütt, G., 1968. Die cromerzeitlichen Bären aus der Einhornhöhle bei Scharzfeld. Mitteilungen aus dem Geologischen Institut der Technischen Hochschule Hannover 7, 1–121.

Schütt, G., 1969. *Panthera pardus sickenbergi* n. subsp. aus den Mauer Sanden. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte 5, 299–310.

Serre, F., 1993. Les grands herbivores de la grotte du Lazaret, Nice, Alpes-Maritimes. Fouilles Henry de Lumley 1962-1991. Thèse de doctorat, Muséum national d'histoire naturelle, Paris.

Shi, G.R., 1993. Multivariate data analysis in palaeoecology and palaeobiogeography – A review. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 105, 199–234.

Suc, J.P., Bertini, A., Combourieu-Nebout, N., Diniz, F., Leroy, S., Russo-Ermolli, E., Zheng, Z., Bessais, E., Ferrier, J., 1995. Structure of West Mediterranean vegetation and climate since 5.3 Ma. Acta Zoologica Cracoviensia 38, 3–16.

Tavoso, A., Crégut-Bonnoure, E., Guérin, C., Pernaud-Orliac, J., Cammas, R., 1990. La Grotte de La Niche à Montmaurin (Haute-Garonne, France). Nouvelles données biostratigraphiques et approche taphonomique. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris 310, 95–100.

Tozzi, C., Boschian, G., Falguères, C., Mallegni, F., Masini, F., Negrino, F., 2000. Les industries du Paléolithique de Visogliano, Trieste, Italie, dans leur contexte stratigraphique, biostratigraphique et géochronologique. Colloque International : Les Premiers habitants de l'Europe, Tautavel (10–15 avril 2000, Résumés des communications, 104).

Vergnaud-Grazzini, C., Saliège, J.F., Urrutiaguer, M.J., Iannace, A., 1990. Oxygen and carbon isotope stratigraphy of odp hole 653a and site 654: The Pliocene-Pleistocene glacial history recorded in the Tyrrhenian Basin (west Mediterranean). In: Kastens, K.A., Mascle, J., et al. (Eds.), Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results 107. College Station, TX, pp. 361–386.

Werdelin, L., 1981. The evolution of lynxes. Annales Zoologici Fennici 18, 37–71.

Zapfe, H., 1946. Die altplistozänen Bären von Hundsheim in Niederösterreich. Jahrbuch Geologie Bundessanst XCI (314), 95–164.