



PALEO

Revue d'archéologie préhistorique

29 | 2018

Varia

Les grands herbivores (Bovinés, Équidés, Rhinocérotidés, Proboscidiens) de la fin du Pléistocène Moyen : la couche 9 de Coudoulous II (Lot, Quercy, Sud-ouest France)

Large Herbivores (Bovines, Equids, Rhinocerotids, Proboscids) at the end of Middle Pleistocene: the level 9 of Coudoulous II (Lot, Quercy, South Western France)

Antigone Uzunidis et Jean-Philip Brugal



Édition électronique

URL : <http://journals.openedition.org/paleo/4194>

DOI : 10.4000/paleo.4194

ISSN : 2101-0420

Éditeur

SAMRA

Édition imprimée

Date de publication : 30 décembre 2018

Pagination : 223-249

ISSN : 1145-3370

Référence électronique

Antigone Uzunidis et Jean-Philip Brugal, « Les grands herbivores (Bovinés, Équidés, Rhinocérotidés, Proboscidiens) de la fin du Pléistocène Moyen : la couche 9 de Coudoulous II (Lot, Quercy, Sud-ouest France) », *PALEO* [En ligne], 29 | 2018, mis en ligne le 15 janvier 2020, consulté le 07 juillet 2020. URL : <http://journals.openedition.org/paleo/4194> ; DOI : <https://doi.org/10.4000/paleo.4194>



PALEO est mis à disposition selon les termes de la licence Creative Commons Attribution - Pas d'Utilisation Commerciale - Pas de Modification 4.0 International.

Les grands herbivores (Bovins, Équidés, Rhinocéros, Proboscidiens) de la fin du Pléistocène Moyen : la couche 9 de Coudoulous II (Lot, Quercy, Sud-ouest France)

Antigone UZUNIDIS^(a), Jean-Philip BRUGAL^(a)

Résumé : Les grands herbivores sont particulièrement bien représentés dans la couche 9 de la grotte de Coudoulous II (Quercy, Lot), en nombre d'espèces et nombre de restes. Les études morphologique et biométrique précisent les stades évolutifs de plusieurs taxons : *Bos*, *Bison*, *Equus*, *Coelodonta*, *Stephanorhinus* et *Mammuthus*. Les comparaisons effectuées, et l'analyse statistique, apportent des informations sur l'âge du dépôt, attribué à la toute fin du Pléistocène moyen. De plus, les données sur les tailles corporelles des taxons associées à celles sur la micro- et méso-usure dentaire précisent le paléoenvironnement climatique. L'ensemble permet de rendre compte d'une association faunique originale, marqueur d'une période de transition entre deux stades climatiques, entre le Pléistocène moyen (SIM 6) et supérieur (SIM 5), encore mal documentée dans le Quercy.

Mots-clés : Herbivores, paléontologie, paléoécologie, Pléistocène moyen, Quercy.

Abstract: *Large Herbivores (Bovines, Equids, Rhinocerotids, Proboscids) at the end of Middle Pleistocene: the level 9 of Coudoulous II (Lot, Quercy, South Western France).* The large Herbivores are particularly well represented in the level 9 of the Coudoulous II cave (Quercy, Lot) both in term of number of species and number of remains. The morphological and biometrical study precise the evolutionary degree of several taxa: *Bos*, *Bison*, *Equus*, *Coelodonta*, *Stephanorhinus* and *Mammuthus*. Comparative analyses, supported by statistical approach, allow to infer the chronology of the level, attributed to the extreme end of the Middle Pleistocene. Paleoenvironmental information's are given thanks to complementary data such body-size of the species and micro-and meso-dental wear. The large ungulates of level 9 constitute an original faunal association which marks a transitional period between two climatic phases, between Middle (MIS 6) and Late (MIS 5) Pleistocene, period still poorly known in the Quercy region and beyond.

Key-words: Herbivores, palaeontology, paleoecology, Middle Pleistocene, Quercy.

Les gisements de Coudoulous sont situés dans le Quercy (Lot, Sud-ouest de la France) et correspondent à trois cavités ayant livré des restes fauniques (en particulier les sites de Coudoulous I et II) et des artefacts lithiques (Brugal *et al.* 2000 ; Jaubert *et al.* 2005 ; Brugal 2006 ; Brugal et Jaubert 2006). Les fouilles de Coudoulous II ont été effectuées entre 1978 et 1980 par J. Clottes et E. Bonifay puis entre 1993 et 2003 par J.-Ph. Brugal. Elles ont permis de subdiviser le remplissage épais d'environ 2,5 m en trois ensembles majeurs. L'ensemble supérieur couvre les

stades isotopiques 3 et 4 (de la couche 4 au sommet de la séquence) (Costamagno 1999), l'ensemble moyen est limité par deux phases de concrétionnement (couches 5 à 7) et correspondrait au stade isotopique 5 *s.l.* (Théry-Parisot *et al.* 2008 ; Couchoud 2006). Enfin, l'ensemble inférieur est marqué par un plancher stalagmitique (couche 8) formé à la fin du stade isotopique 6 et/ou au tout début du stade isotopique 5 (avant-dernier interglaciaire, 5e) (datation U/Th, Couchoud, inédit) surmontant un dépôt très fossilifère (couche 9) (fig. 1).

(a) Aix-Marseille Université, CNRS, Min. de la Culture, UMR 7269 LAMPEA, Maison Méditerranéenne des Sciences de l'Homme, 5 rue du Château de l'Horloge - BP 647 - FR-13094, Aix-en-Provence cedex 2 - antigone.uzunidis@wanadoo.fr ; brugal@mmsh.univ-aix.fr

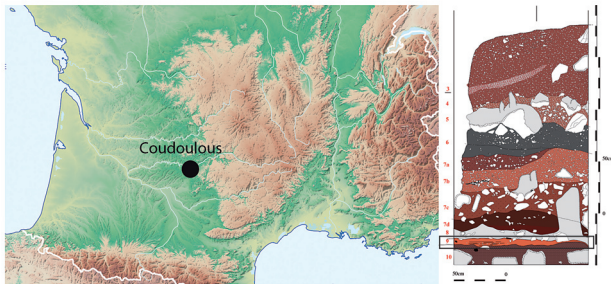


Figure 1 - Emplacement géographique des grottes de Coudoulous et stratigraphie de la grotte II. La couche 9 est encadrée.

Figure 1 - Location of Coudoulous caves and stratigraphical sequence of the cave II. The level 9 is framed.

La couche 9 a livré un très abondant matériel paléontologique, sous la forme d'un 'bone-bed', qui serait rapporté à la fin du Pléistocène moyen. Il s'agit d'une période encore mal connue, en particulier à l'échelle régionale, à la transition entre le Pléistocène moyen et le Pléistocène supérieur. De la même façon, les stades évolutifs et les modes adaptatifs des ongulés sont peu documentés pour cette période. Les grands herbivores (Équidés, Bovinés, Rhinocerotidés et Proboscidiens) sont particulièrement abondants et bien conservés dans cette couche, et font l'objet de cette contribution.

1 - Problématiques, matériel et méthodes

Plusieurs études morphométriques de grands mammifères (e.g., Foronova 2006 ; Van Asperen 2010 ; Saarinen *et al.* 2016) ont apporté récemment des informations sur différents contextes environnementaux en Europe au cours du Pléistocène. Cependant, certaines périodes et l'importance de facteurs régionaux ou plus locaux restent encore mal appréhendées. La couche 9 de Coudoulous II se serait accumulée entre le Pléistocène moyen et le Pléistocène supérieur qui correspond à une période importante ('turnover') pour les faunes quaternaires ; de nombreux taxons sont en effet remplacés par des formes « plus modernes » (Fernandez et Cregut 2007 : tabl. 46). Toutefois, les questions de la synchronie ou non dans l'apparition, le maintien ou la disparition de certaines espèces selon des facteurs biogéographiques ou climatiques restent largement débattues.

L'ensemble inférieur de Coudoulous II livre de très nombreux restes osseux et séries dentaires, très bien conservés dans une matrice sédimentaire limono-argileuse, parfois coincés entre de gros blocs d'effondrement (dalles calcaires du plafond de la cavité, à la base du dépôt). Plus de 3 000 restes de vertébrés fossiles proviennent d'une surface de moins de 10 m² et quinze espèces de grands mammifères ont été déterminés, essentiellement des herbivores (seulement 3,5 % de carnivores, malgré une bonne diversité pour ces derniers). L'assemblage fossile se caractérise par de nombreux os entiers, parfois en semi-connexion (ex. pattes de bison, squelette quasi complet de putois) et une relative

dominance des parties distales des membres (basipodes, métapodiens et phalanges) et du squelette axial (vertèbres, côtes). L'ensemble correspond à une accumulation naturelle, soit d'individus tombés accidentellement dans la cavité pour les herbivores, ou attirés par la présence de carcasses pour les carnivores (les marques de ceux-ci sur les ossements sont cependant très faibles). Par ordre d'abondance suivant les groupes, on peut signaler :

- Herbivores : Cerf, Bison, Renne, Cheval, Bouquetin, Mégacéros, Mammouth, Rhinocéros laineux ;
- Carnivores : Loup, Renard, Putois des steppes, Ours, Lion, Hyène (ces trois derniers avec très peu de vestiges) ;
- Lagomorphes : Lièvre variable, Lapin.

Les grands herbivores représentent 1 226 restes osseux et dentaires, dans lequel le squelette axial (4 %) n'a pas été attribué à un taxon. Les déterminations taxinomique et anatomique sont effectuées sur la base de comparaisons avec la collection de référence conservée au Laboratoire Méditerranéen de Préhistoire, Europe - Afrique (UMR 7269). De nombreux ouvrages de références ont également été utilisés, à la fois généraux (Lavocat 1966 ; Eisenmann 1979 ; Pales et Garcia 1981 ; Barone 1986 ; Hillson 1986 ; Guérin et Patou-Mathis 1996), mais aussi plus spécialisés pour certains taxons (e.g., Guérin 1980 ; Brugala 1983 ; Slott-Moller 1990 ; Auguste 1995 ; Lacombat 2003 ; Magniez 2010). Les mesures effectuées sur les os correspondent aux normes mises en place par plusieurs auteurs (Eisenmann www.eisenmann-vera.com pour les équidés, Brugala 1983 pour les bovidés, Lacombat 2003 et Guérin 1980 pour les rhinocéros, Aouadi 1997 pour les mammouths).

Outre la description morphologique, les mesures sur les ossements ont fait l'objet de comparaisons par des diagrammes de log-ratio (diagramme de Simpson, Log10) et d'analyses statistiques, principalement le VSI* développé par G. Escarguel (2008), héritée d'Uerpmann (1982). Cette méthode compare la série étudiée constituée de n variables biométriques à un échantillon de référence, en tenant compte de la moyenne de chacune de ces variables associée à leurs écart-types. Avec le VSI*, les différences de forme (conformation) moyenne peuvent être visualisées par une analyse en composante principale (ACP). Celle-ci représente graphiquement les individus décrits par les valeurs moyennes du VSI* obtenues pour chaque série. La contribution de chaque variable à une composante principale (ou axe) est estimée par son degré de corrélation. De plus, en complément et afin d'aider à la lecture de l'ACP, des réseaux traversant bootstrap ont été calculés. Les relations de ressemblances entre individus (ou groupe d'individus) sont ainsi représentées sous la forme d'un réseau non hiérarchique, statistiquement robuste (Brayard, Escarguel et Bucher 2007 ; Escarguel 2008). Ce type de méthode et test a déjà été appliqué par exemple sur les cervidés (*Rangifer tarandus*, Kuntz 2011) ou les loups (*Canis lupus*, Boudadi-Maligne 2010).

Pour certaines comparaisons, nous avons utilisé des indices reconnus dans la bibliographie pour leur pertinence. Dans le cas d'*Equus*, l'indice protoconique des dents supérieures (noté IP) correspond à la longueur du protocone / longueur de la surface occlusale de la dent (DMD) *100, permettant de séparer efficacement les chevaux du Pléistocène moyen de ceux du Pléistocène supérieur (Guadelli 1987). Pour ce même taxon, l'indice

caballin (noté IC) sur les métacarpiens correspond à la largeur sus-articulaire distale / largeur distale *100. Dans le cas des rhinocéros, l'indice d'hypsodontie est calculé sur les dents non usées, soit Hauteur/Longueur max*100. Pour plusieurs taxons, l'indice de robustesse de certains os longs a été calculé selon la formule : largeur de la diaphyse / longueur*100.

Le gabarit ('body-size') pour les équidés et bovinés est reconstitué à partir des dimensions des métapodiens en utilisant des équations établis à partir de formes domestiques : Massaud 1984 pour le genre *Bos* ; et Kiesewalter (1889 in Gromova 1949) ; Willhoughby 1974 ; <http://www.vera-eisenmann.com>: voir page estimations-des-hauteurs-au-garrot ; Eisenmann et Sondaar 1998) pour les équidés, à partir des indices des chevaux de traits, proportionnellement très proches de la lourde ossature du cheval de Coudoulous II (cf. *infra*).

Nous avons estimé les âges et construit des courbes de mortalité selon plusieurs méthodes: à partir des stades d'usure dentaire pour les bovinés et les rhinocéros ou sur les hauteurs de couronnes pour les chevaux. Six stades d'usure sont distingués pour les bovinés : stade 0 (juvénile), stades 1 et 2 (jeunes adultes), stades 3 et 4 (adultes) et stade 5 (séniles) (voir Brugal et David 1993). L'âge des rhinocéros a été estimé à partir des tables de Garutt (1992) établies sur le degré d'éruption et d'usure dentaire de 267 crânes et 160 mandibules de rhinocéros laineux, comparés à ceux des rhinocéros blancs et noirs africains. Pour les Équidés, la courbe des âges a été obtenue à partir d'équations prédictives (Fernandez et Legendre 2003). À chaque type de dents «correspond une équation polynomiale d'ordre 3 qui permet d'estimer l'âge individuel » (Fernandez 2009 p.9), à laquelle sont ajoutées des droites de régression et une erreur standard associée permettant d'évaluer le domaine de confiance de la valeur estimée.

Les régimes alimentaires de ces taxons sont déduits de l'analyse de l'usure de l'émail des dents. Elle fait appel à deux méthodes d'étude : la méso-usure (Fortelius et Solounias 2000) et la micro-usure (Walker, Hoeck et Perez 1978 ; Solounias et Hayek 1993 ; Semprebon *et al.* 2004). Elles font appel à deux échelles d'analyse, respectivement macroscopique et microscopique, correspondant à deux périodes de temps différentes dans la vie de l'animal (Sánchez-Hernández *et al.* 2015). La méso-usure dentaire repose sur l'observation des cuspides et informe sur la diète des derniers mois de la vie de l'animal. La micro-usure dentaire passe par l'observation de la surface occlusale des dents et le décompte des micro-traces présentes, et nous informe sur les derniers jours de vie des individus. Ces analyses permettent de classer les modes alimentaires des ongulés en quatre catégories : pisseurs (consommation de plantes abrasives comme les graminées), brouteurs (consommation de plantes dicotylédones ligneuses ou non ligneuses), mangeurs mixtes (qui s'alimentent indifféremment dans les deux stocks précédents ou alternent entre eux) et les frugivores.

L'analyse de la méso-usure dentaire, développée par Fortelius et Solounias (2000) repose sur l'observation de la morphologie des cuspides réparties en sept catégories (de 0 – cuspide haute et pointue – à 6 – cuspide basse et plate) qui permet de standardiser les observations sur une seule

échelle (Semprebon et Rivals 2007 ; Muhlbacher *et al.* 2011). L'indice d'usure des dents de chaque population est moyennée afin de minorer la variabilité individuelle et d'obtenir une tendance générale. Cette moyenne est appelée *Mesowear score* (MWS). Toutes les dents inférieures d'équidés et les individus trop jeunes ou trop vieux sont exclus de l'analyse.

Les micro-traces observées lors de l'étude de la micro-usure dentaire proviennent de la mastication de particules abrasives laissant des rayures ou des ponctuations (Walker, Hoeck et Perez 1978). C'est la variabilité de la densité des traces qui permet de distinguer les régimes alimentaires à partir d'une méthodologie et d'un référentiel établis sur plusieurs populations d'ongulés sauvages actuels par Solounias et Semprebon en 2002. Nous avons réalisé des moulages transparents (résine epoxy) des surfaces occlusales des dents pour mieux les observer à la loupe binoculaire à un grossissement de 35x. L'ensemble des observations microscopiques sont faites dans une surface standard de 0,16 millimètre-carré localisée de préférence sur le paracône des dents supérieures ou le protoconide des dents inférieures. Plusieurs types de traces ont été relevées (fig. 2 : et description in Solounias et Semprebon 2002 et Semprebons *et al.* 2004). Nous avons distingué les différentes catégories alimentaires (pisseur, brouteur, mangeur-mixtes) en calculant le pourcentage d'individus à l'intérieur d'une population qui présente un nombre de rayures inférieur à 17 dans l'aire de 0,16 mm². En effet, dans les populations modernes, ce pourcentage correspond (Semprebon et Rivals 2007) : entre 0 % et 22 % de la population chez les pisseurs ; entre 20,9 et 70 % de la population chez les mangeurs mixtes ; entre 72,7 et 100 % de la population chez les brouteurs.

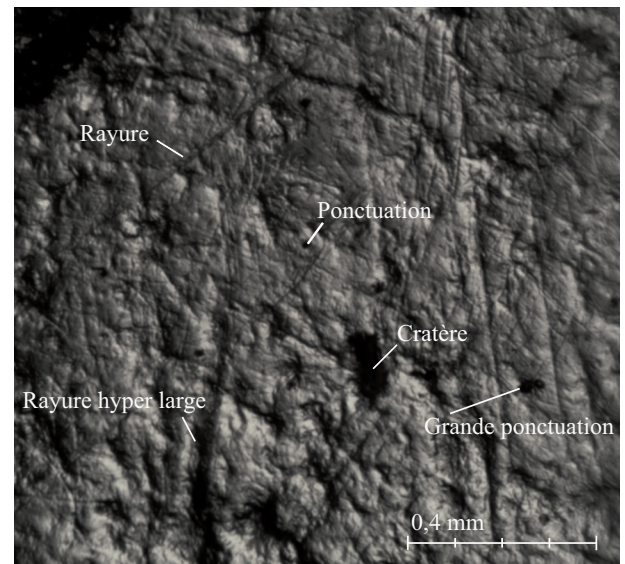


Figure 2 - Exemple de micro-traces. Microphotographie de dent de *Coelodonta* (M3 inférieure gauche n° 85 T19) de la couche 9 de Coudoulous II.

Figure 2 - Micro-traces example. *Coelodonta* teeth microphotography (left lower M3 n° 85 T19) from the level 9 of Coudoulous II.

2 - Études paléontologique et écométrique

- Les grands bovidés

Durant le Pléistocène, deux genres (ou sous-genres) de Bovinés sont régulièrement présents en Europe : *Bos* Linné, 1758 et *Bison* Hamilton Smith, 1827. L'histoire phylogénétique des Bovini Gray, 1821 est relativement brève puisque la mise en place des différents taxons et lignées commence à la fin du Pliocène. Un aspect essentiel de ce groupe concerne l'existence d'un fort dimorphisme sexuel s'exprimant par une différence morphométrique (les mâles étant plus grands que les femelles), à laquelle se rajoutent des variations d'ordre écologique ; il est donc capital de prendre en compte ces facteurs lors des études de cette sous-famille.

Les premiers vrais Bisons apparaissent en Europe avec *B. schoetensacki* (Freudenberg 1910), parfois considéré comme un animal forestier, que l'on retrouve dans des gisements de la fin du Pléistocène inférieur (ex. Dürfort, Vallonnet en France) (Brugal 1984-1985) et qui devient relativement plus fréquent au Pléistocène moyen ancien (ex. Isernia-la-Pineta en Italie, Mosbach, Süssenborn, et Mauern en Allemagne). Il est par la suite remplacé par le Bison des steppes *B. priscus* Bojanus, 1827, espèce de grande taille et de milieu ouvert, pouvant atteindre deux mètres au garrot pour les formes les plus anciennes. Cette espèce possédait des chevilles osseuses bien plus longues que les Bisons actuels pouvant atteindre une envergure d'1,20 m (Kurtén 2007). Une diminution de sa taille est observable dans la lignée ouest-européenne avec possiblement trois chrono-sous-espèces : *B. priscus priscus*, *B. p. mediator* et *B. p. minor* (Brugal 1999 : fig. 3, et voir Magniez, Boulbes et Brugal 2017 : fig. 7). De plus, ces sous-espèces présenteraient au moins deux écotypes de tailles différentes, en fonction du milieu (ouvert ou fermé), de l'altitude et du climat. Cette espèce disparaît d'Europe Occidentale vers la fin du Pléistocène, remplacée par le bison de type actuel européen *Bison bonasus* (Grange *et al.* 2018). De récents travaux en paléogénétique démontrent une présence précoce de l'espèce moderne dès le Pléistocène, et des hybridations potentielles entre ces différentes formes (e.g., Soubrier *et al.* 2016 ; Massilani *et al.* 2016). La dynamique évolutive des Bisons pléistocènes est encore loin d'être pleinement comprise, correspondant sans nul doute à la plasticité à la fois phénotypique et génotypique de ce groupe évoluant dans un large espace eurasiatique.

Le genre *Bos* désigne l'Aurochs, *B. primigenius*, présent du début du Pléistocène moyen (ssp. *trochoceros*) jusqu'à l'Holocène (ssp. *primigenius*, de plus petite taille corporelle que les formes pléistocènes) où il est décrit dans des textes historiques. Il est l'ancêtre des bœufs domestiques et disparaît d'Europe au début du XVII^e siècle (Brugal 1983). Plusieurs auteurs ont utilisé des coefficients multiplicateurs pour estimer leur taille (Boessneck 1957 ; Matolcsi 1970 ; Massaud 1984), avec pour les formes holocènes une hauteur au garrot entre 1,60-1,80 m pour les mâles et d'environ 1,50 m pour les femelles ; il était plus imposant au Pléistocène et les plus grands mâles pourraient approcher deux mètres (Auguste 1995 ; Vuure 2005). L'encornure forme un profil très particulier en forme de lyre, très marqué

chez la femelle, les mâles présentant une courbure vers l'avant plus accentuée. Contrairement au bison, l'Aurochs n'enregistre pas une diminution graduelle de taille, et celle-ci paraît varier au cours du temps et dans l'espace, suivant les conditions climatiques et environnementales (Brugal 1999 ; Wright et Viner-Daniels 2015 ; Uzunidis-Boutillier 2017), en relation probable avec la Loi de Bergmann.

À Coudoulous II, les deux genres ont pu être observés et isolés essentiellement sur la base de critères morphologiques (Slott-Moller 1990 pour les dents ; Brugal 1983, McCuaig Balkwill et Cumbaa 1992 pour le postcrânien). Nous ne reviendrons pas dans cette contribution sur l'étude morphologique et nos résultats seront plus spécialement développés sur la base des analyses biométrique et statistique. Près de 760 restes appartiennent à ce groupe avec 61,2 % (463 restes osseux) attribués à *Bison*, 5,7 % à *Bos* (43 restes osseux) et environ 33 % d'indéterminés (tabl. 1). Ce dernier stock correspond essentiellement à du matériel dentaire, sésamoïdes et restes de juvéniles (ex. *tuber calcanei*).

Parmi les éléments squelettiques des bovinés, les métapodiens et en particulier les métacarpiens III-IV sont des os particulièrement diagnostiques (e.g. Brugal 1999), autorisant une détermination efficace du genre et du sexe des individus. L'étude des dents complète l'étude de la composition (structure d'âge) de la population fossile de Bisons et d'Aurochs de la couche 9 de Coudoulous II.

A - Le bison de Coudoulous II

L'étude morphologique a mis en évidence l'existence de 13 métacarpiens de *Bison* avec une grande variabilité morphométrique entre sexes ; celle-ci paraît plus grande sur les sujets de grande taille correspondant à des mâles. Ces derniers se distinguent en particulier par un diamètre transverse (DT) de la diaphyse proportionnellement plus important par rapport aux diamètres antéropostérieurs (DAP). Trois métacarpiens (fig. 3, en gris foncé) partagent cette caractéristique, avec un spécimen (Q21#1015, en noir sur le graphique) qui se distingue notamment par de très fortes dimensions (Pl. I). Leurs diaphyses sont beaucoup plus robustes en termes de largeur et d'épaisseur avec des extrémités distales plus fortes : l'ensemble désigne des mâles. Le groupe des femelles (fig. 3 en gris clair) présente une morphologie différente avec une diaphyse plus grêle et une extrémité distale moins imposante. En revanche, les longueurs brutes entre mâles et femelles sont relativement similaires (y compris pour Q21#1015). La série de métacarpiens de bisons de Coudoulous II est donc composée de trois mâles et six femelles auxquels se rajoutent quatre juvéniles (os non épiphysés distalement).

Le degré évolutif (morphométrique) atteint par le bison de Coudoulous II a été évalué à partir de la comparaison avec des métacarpiens du Pléistocène moyen ancien (Mosbach : *B.p.priscus*) ou récent (Châtillon-Saint-Jean : *B.p.mediator*) et du Pléistocène supérieur (Jaurens, L'Arquet : *B.p.minor*) (tabl. 2). Les individus femelles de ces populations ont été comparés en raison de leur effectif, souvent plus abondant et de leur moindre variabilité intra-groupe.

Sur l'ACP du VSI* (fig. 4), la première composante est largement dominante avec 96 % de la variabilité totale, et de plus, constituée principalement d'une seule variable : le diamètre transverse sus-articulaire distal (DTsusart. dist.).

Bovidés	Femelle		Mâle		Juvénile			Indét ad		Total	Mâle			Juvénile		Indet ad		Total
	G	D	G	D	G	D	I	G	D		Bison	G	D	I	G	D	G	
Dents isolées					2	8		54	70	134						9	7	16
Rochers								2	4	6			1					1
Scapula	4	1								5								
Humérus	1	1								2								
Radius	1		1	1	2	2	1			8			1					1
Métacarpe	3	3	2	1	2	2				13	1		1					2
Scaphoïde	5	7	1							13								
Semi-lunaire	5	3	1	3	1	1				14		1						1
Pyramidal	3	6			1					10		1						1
Pisiforme					4	3				7		1						1
Capitato-trapézoïde	6	6		1						13	1	1						2
Os crochu	4	6	1	1		2				14								
Tibia					2	4		1		7		1						1
Métatarse	2	4			1					7	1	1						2
Calcanéum	1	3	2	1	8	4				19	2			1				3
Cubonaviculaire	3	3	3	4		2			1	16	1			1				2
Gd cunéiforme	11	4		1						16	1	1						2
Malléole	2	7		2						11								
Talus	7	5	3							15	1	1						2
Phalange I	22	18	1	8						49								
Phalange II	31	24	3							58	2							2
Phalange III	9	10	1	3	1	2				26		3		1				4
TOTAL	120	110	19	25	24	30	1	57	75	463	10	8	3	1	1	9	7	43

Tableau 1 - Inventaire des éléments dentaires et squelettiques déterminés des bisons et des Aurochs de la couche 9 de Coudoulous II.

Table 1 - Dental and skeletal inventory of identified Bos and Bison remains from Coudoulous II, level 9.

La seconde composante illustre seulement 2 %, essentiellement formée par la longueur opposée au diamètre antépostérieur distal. L'axe I oppose clairement les bisons femelles du Pléistocène moyen à ceux du Pléistocène supérieur. Coudoulous II et Mosbach présentent des DTSusart. dist. les plus forts et ceux de l'Arquet les plus graciles. Jaurens et Châtillon sont en position intermédiaire entre ces extrêmes. L'axe II distingue les os les plus allongés avec un groupe d'os plus courts et dont l'extrémité distale est épaissie. Autrement dit, les éléments les plus élancés s'opposent aux plus massifs. Les métacarpiens de Mosbach et de l'Arquet possèdent les os les plus longs alors que ceux de Coudoulous II et surtout Jaurens sont les plus trapus ; Châtillon-Saint-Jean se place de nouveau en position intermédiaire. Les os de Coudoulous II sont clairement plus proches de ceux du Pléistocène moyen tout en étant moins longs et plus massifs que ceux de Châtillon et surtout de Mosbach. Cette analyse permet de rapprocher les bisons de Coudoulous II de la forme *B. p. mediator* caractérisée par une moindre longueur par rapport aux grands bisons du Pléistocène moyen ancien comme à Mosbach.

Le NMI de la population de bisons de Coudoulous II est estimé sur la base des restes dentaires, soit 13 adultes (M1 droites) et deux juvéniles (déciduales). Toutes les classes d'âge sont représentées ; l'analyse des 134 dents isolées

distinguent : stade d'usure 0 (NMI = 1), stades 1 et 2 (NMI = 3), stades 3 et 4 (NMI = 7) et stade 5 (NMI = 3) (fig. 5).

B - L'Aurochs de Coudoulous II

L'Aurochs présente de grandes variations de taille corporelle au cours du temps, en relation avec les environnements climatiques, fluctuations obéissant à la Loi de Bergmann : les individus soumis aux climats les plus rigoureux tendent à être plus imposants (Brugal 1983 ; Uzunidis-Boutillier 2017). L'aurochs est représenté notamment par trois métatarsiens III-IV dont les dimensions signalent des mâles. La taille au garrot estimée sur ces os à partir des coefficients de Massaud (1984) est comparée à celle des populations du Pléistocène moyen et supérieur (tabl. 3 ; fig. 6). Le gabarit des Aurochs de Coudoulous II est important, très proche de celui de Romain-la-Roche, site daté du Pléistocène moyen final par ESR/U-Th (SIM 6, environ 160 ka, Bahain *et al.* 2010). Ces Aurochs s'inscrivent bien dans le groupe des *Bos primigenius trochoceros* du Pléistocène moyen récent. Il est intéressant de constater la plus petite taille corporelle des séries de Lunel-Viel et de Blache-Saint-Vaast, rapportées à des périodes tempérées.

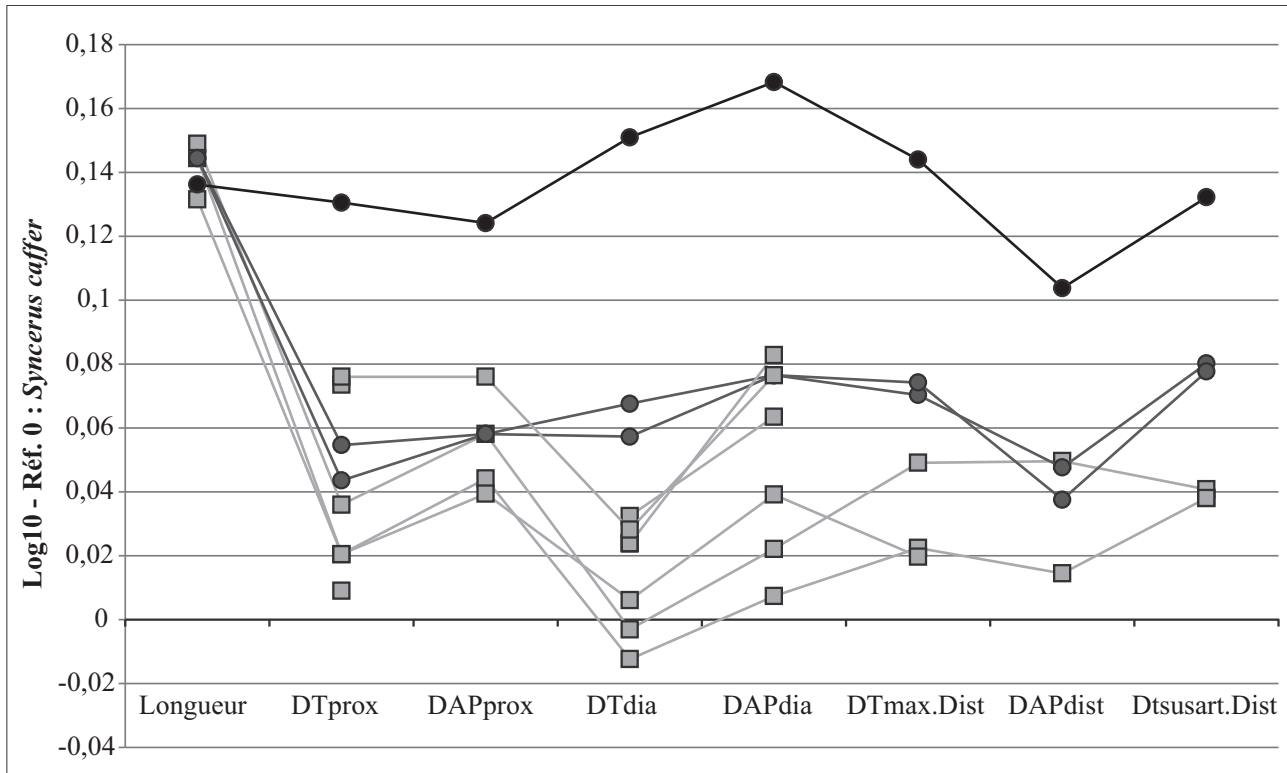


Figure 3 - Log10 de Simpson des dimensions des métacarpiens III-IV des bisons mâles (en noir et gris foncé) et femelles (en gris clair) de la couche 9 de Coudoulous II. Référence 0 : *Syncerus caffer*, données J.P. Brugal.

Figure 3 - Simpson Log10 of the metacarpal III-IV dimensions of the male bisons (in black and dark grey) and female bisons (in light grey) of Coudoulous II level 9. Reference 0: *Syncerus caffer*, data J.P. Brugal.

Le matériel postcrânien est plus abondant que les dents, et permet d'estimer un NMI et un âge en fonction de leur stade d'épiphyse. Ce sont les calcanéums qui fournissent le plus fort NMI, avec deux pièces gauches d'adultes (*tuber* épiphysé) et un calcanéum droit de juvénile (*tuber* non épiphysé), soit un NMI de trois individus. L'épiphyse des calcanéums s'effectue vers 3-3,5 ans chez les bovinés (Barone 1986), c'est-à-dire à un âge où les deuxièmes prémolaires sont déjà sorties (vers 28 mois, Chaix & Meniel 2001) soit un animal considéré comme sub-adulte. Ainsi, l'étude des éléments postcrâniens (dont un fragment proximal de tibia) atteste la présence d'un individu de moins de 3,5 ans et d'un autre de plus de 4 ans.

- Les équidés

Deux groupes d'équidés se succèdent durant le Quaternaire : les sténoniens et les caballins. Le remplacement des premiers par les deuxièmes est assez lent, en rapport avec d'importants changements climatiques du tout début du Pléistocène moyen (Forsten 1988). L'apparition des chevaux caballins est encore mal connue ; le plus ancien de leurs représentants (*Equus scotti* Gidley 1900) date de 0,9-0,7 Ma et provient d'Amérique du

Nord. Cependant une origine asiatique est aussi suspectée, dans une zone au Nord-Est de la Mongolie, au niveau du détroit de Béring actuel (Eisenmann 2010).

De nombreuses formes caballines sont distinguées, certaines synonymes entre elles et d'autres dont le rang taxinomique reste imprécis, de la sous-espèce à l'espèce (Guérin et Patou-Mathis 1996). Cet état reflète un problème général en paléontologie des vertébrés qui réside dans l'identification d'espèce fossile, principalement basée sur les ressemblances dentaires et osseuses, alors que les « *members of a single species are supposed to be recognized, not according to their likeness, but to their ability to produce fertile offspring.* »¹ (Eisenmann 1998, p. 29). De plus, les caractères morphologiques ont tendance à varier en fonction du milieu et des conditions climatiques (Eisenmann 1991) et il n'existe pas actuellement de consensus entre les auteurs pour considérer les modifications observées comme des variations intra-spécifiques ou le reflet d'une spéciation (Boulbes 2010). « *The names we use, even when they are written in Latin, have no real taxonomical value, because they do not traduce any understanding of the objects to which they apply ; they just point to a particular combination*

(1) «Les membres d'une même espèce sont censés être identifiés non pas en fonction de leur ressemblance mais à partir de leur capacité à produire une descendance fertile.» Traduction proposée par les auteurs.

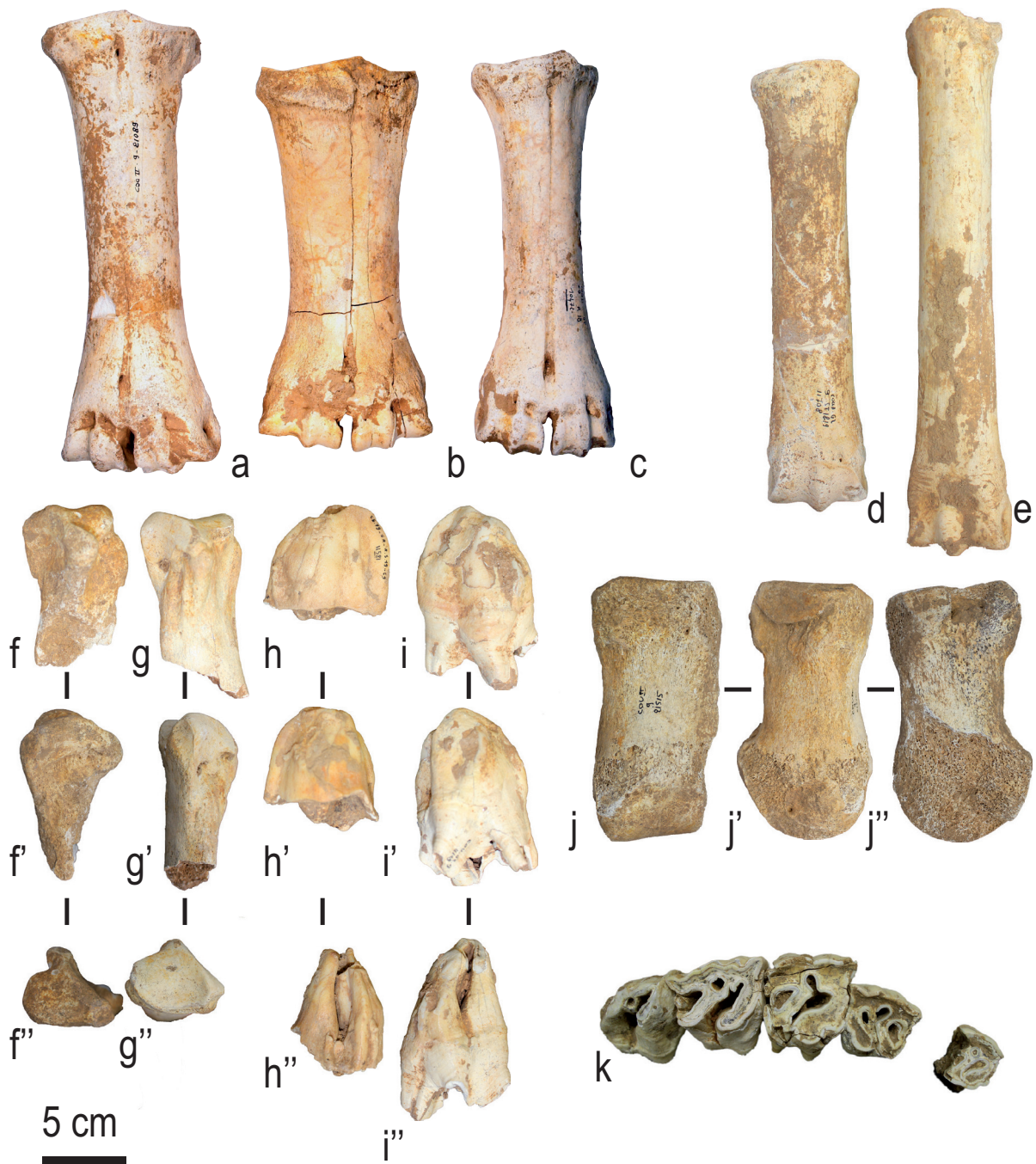


Planche I - Éléments osseux et dentaires issus de la couche 9 de Coudoulous II. a : Bos mâle, métacarpien III-IV gauche, vue dorsale ; b : Bison mâle, métacarpien III-IV gauche, vue dorsale ; c : Bison femelle, métacarpien III-IV gauche, vue dorsale ; d : Equus, métacarpien III gauche, vue dorsale ; e : Equus, métatarsien III droit, vue dorsale ; f, f' : S. kirchbergensis, métacarpien II gauche, vues ventrale, latérale, proximale ; g, g', g'' : Coelodonta, métacarpien II gauche, vues ventrale, latérale, proximale ; h, h', h'' : S. kirchbergensis, M3/ gauche, bords distal, mésial, lingual ; i, i', i'' : Coelodonta, M3/ droite, bords distal, mésial, lingual ; j, j', j'' : Mammuthus, métatarsien IV droit, vues dorsale, médiale, latérale ; k : Coelodonta, série dentaire supérieure droite (M3/, M2/, M1/, P4/ et P2/).

Planche I - Bone and teeth elements from level 9 of Coudoulous II. a : male Bos, left metacarpal III-IV, dorsal views; b : male Bison, left metacarpal III-IV, dorsal views; c : female Bison, left metacarpal III-IV, dorsal views; d : Equus, left metacarpal III, dorsal view; e : Equus, right metatarsal III, dorsal view; f, f' : S. kirchbergensis, left metacarpal II, ventral, lateral, proximal views; g, g', g'' : Coelodonta, left metacarpal II, ventral, lateral, proximal views; h, h', h'' : S. kirchbergensis, M3/ left, distal, mesial, lingual views; i, i', i'' : Coelodonta, right M3/, distal, mesial, lingual views; j, j', j'' : Mammuthus, right metatarsal IV, dorsal, medial, lateral views; k : Coelodonta, upper right dental series (M3/, M2/, M1/, P4/ and P2/).

Sites	♀	Longueur	DTprox	DAPprox	DTdia	DAPdia	DTmax.Dist	DAP dist	DTsusart.Dist
Coudoulous II	n	3	6	4	6	6	3	2	3
	x	238,00	80,55	47,13	48,75	31,95	80,50	42,00	78,67
	s	4,92	5,41	1,80	2,04	2,23	3,04	2,40	0,29
	min-max	232,5-239,5	75-87,5	46-49,5	46-51	29-34,5	78,5-84	40,3-43,7	78,5-79
Mosbach a	n	15	16	16	15	15	15	4	3
	x	254,99	84,93	48,96	52,73	34,13	83,30	43,88	81,00
	s	7,59	3,78	2,85	2,89	1,85	4,22	3,24	0,50
	min-max	244,6-271,4	78,6-93,2	43,4-54,4	48,2-59	30,5-36,9	76,8-91,7	40,7-48	80,5-81,5
Châtillon-saint-Jean b	n	10	10	10	10	10	1	10	10
	x	244,43	79,27	47,68	48,90	32,55	78,20	43,33	77,92
	s	6,30	2,10	1,11	1,78	1,21		2,53	2,63
	min-max	232-254	76-83	46,3-50	45-52	31-34	78,2	37-46	75-82,7
Jaurens c	n	12	12	12	12	12	11	12	11
	x	219,8	72,6	42,8	42,1	29,4	74,9	41	72,6
	s	7,4	4,2	3,6	2,9		3,6	1,9	3,5
	min-max	206-229,5	66-77,5	38-47,5	37-47	27-32,5	69,5-80	38,5-43	67,5-77
L'Arquet d	n	44	54	55	54	54	46	46	47
	x	229,84	73,40	43,43	45,22	30,20	75,50	40,83	72,70
	s	7,29	4,04	2,46	2,82	1,73	3,74	2,21	4,11
	min-max	215,5-248	64,5-85,5	37,5-42,8	38,3-51	26-33,5	69,5-83,7	37,3-45	63,5-80,7

Tableau 2 - Comparaison métrique des métacarpiens III-IV des bisons femelles du Pléistocène. a : Schertz 1936 ; b : Chauviré 1962 ; Mourer-Chauviré 1972 ; c : Guérin et Valli 2000 ; d : Chauvet 2010 ; Brugal comm. pers.

Table 2 - Metrical comparison of metacarpal III-IV of the female bisons from the Pleistocene. a : Schertz, 1936 ; b : Chauviré 1962 ; Mourer-Chauviré 1972 ; c : Guérin and Valli 2000 ; d : Chauvet 2010 ; Brugal comm. pers.

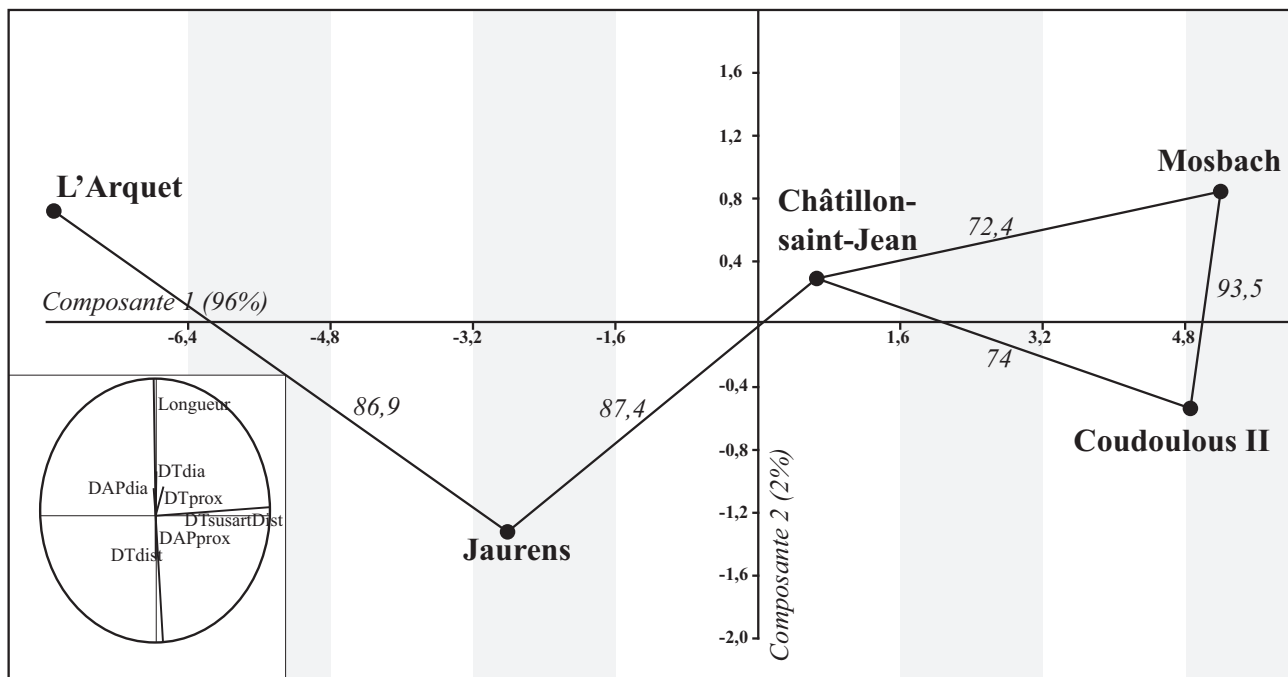


Figure 4 - Analyse en composante principale comparant les VSI* des dimensions des métacarpiens III-IV des individus femelles des populations de bison du Pléistocène moyen ancien (Mosbach), Pléistocène moyen récent (Châtillon-Saint-Jean) et Pléistocène supérieur (Jaurens, L'Arquet). Référence 0 : Syncerus caffer, data J.P. Brugal

Figure 4 - Principal component analysis comparing the VSI* metacarpal III-IV dimensions of the female individuals of the early middle Pleistocene (Mosbach), late Middle Pleistocene (Châtillon-Saint-Jean) and Upper Pleistocene (Jaurens, L'Arquet) bison populations. Reference 0 : Syncerus caffer, data J.P. Brugal.

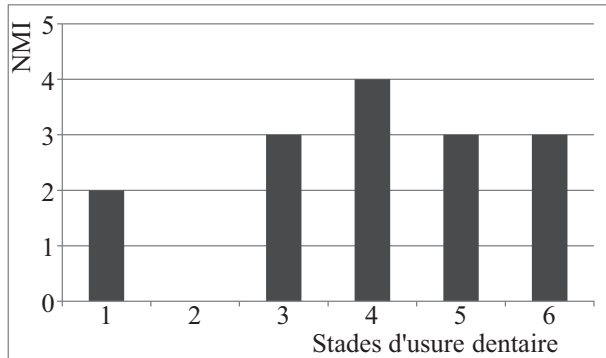


Figure 5 - Stades d'usure dentaire de la population de bisons de Coudoulous II c.9 à partir des M1 inférieures droites.

Figure 5 - Dental wear stages of the bison population of Coudoulous II level 9 according to the right lower M1.

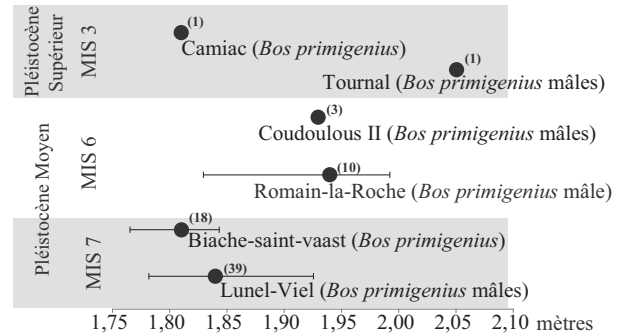


Figure 6 - Comparaison des tailles au garrot des Aurochs du Pléistocène moyen et supérieur. Taille estimée à partir des coefficients de Massaud (1984). Les effectifs sont indiqués entre parenthèses.

Figure 6 - Comparative wither-heights of Bos from the Middle and Upper Pleistocene. Height estimated according to Massaud (1984) coefficients. Number of samples in bracket.

Sites	♂	Longueur	DTprox	DAPprox	DTdia	DAPdia	DTdist	DAPdist	DTsusart.Dist
Coudoulous II	20583	272,8	95,5	56,5	57	38	94,3	48,5	86,3
(<i>Bos primigenius</i> mâles)	21089	272,5	93,7	56	56,3	38	95,5	49	86
Tournal a	n	1	1	1	1	1	1	1	1
(<i>Bos primigenius</i> mâles)	x	290,00	98,00		62,00		101,40		86,60
Lunel-Viel b	n	21	20	21	21	21	18	19	18
(<i>Bos primigenius</i> mâles)	x	259,43	89,98	54,92	58,71	39,08	92,11	47,10	85,20
	s	2,27	3,57	4,68	5,64	4,56	4,33		
	min-max	251,2-271,5	85-95,2	50,2-59,3	52-66	36,5-42,2	85,4-99,2	45,2-51,5	79,5-91,7
Biache-saint-vaast c	n	4	25	22	6	6	18	19	31
(<i>Bos primigenius</i>)	x	256,30	80,70	50,20	47,50	33,80	81,60	46,50	75,70
	s	4,00	8,50	4,40	5,10	3,90	8,50	2,90	7,70
	min-max	250-261	69,9-97,2	41,4-58,3	41,3-55	30,3-41,7	69,5-96,9	42,2-52	63,5-93,5
Camiac d	n	1	1	1	1	1	1	1	1
(<i>Bos primigenius</i>)	x	271	90,5	57	56	41,8	95	48	86
Romain-la-Roche e	n	4	4	4	4	4	3	4	4
(<i>Bos primigenius</i> mâle)	x	273,63	86,75	49,63	52,25	35,50	81,67	46,50	89,13
	s	10,53	2,87	2,14	2,66	3,44	1,53	2,04	1,93
	min-max	258;281	83;89	48;52,5	49;55,5	33;40,5	80;83	45;49,5	88;92

Tableau 3 - Comparaison métrique des métatarsiens III-IV de populations d'Aurochs du Pléistocène moyen (Lunel-Viel, Biache-Saint Vaast, Romain-la-Roche) et supérieur (Tournal, Camiac). a : Magniez 2010 ; b : Brugal 1983 ; c : Auguste 1995 ; d : Guadelli 1987 ; e : Vercoutère et Guérin 2010.

Table 3 - Metrical comparison of metatarsal III-IV of the Bos population from the Middle Pleistocene (name of the sites on white background) and Upper Pleistocene (name of the site on grey background). a : Magniez 2010; b : Brugal 1983; c : Auguste 1995; d : Guadelli 1987; e : Vercoutère and Guérin 2010.

of visible characters »² (Eisenmann 1998, p. 30). Les dents et les métapodiens des équidés sont les supports principaux des déterminations systématiques.

La collection d'équidés de Coudoulous II correspond à 281 restes dentaires et osseux (tabl. 4). Toutes les parties du squelette sont présentes, souvent entières, et les juvéniles représentent 11 % de l'ensemble. Il existe un bon équilibre entre éléments droits et gauches du matériel dentaire (environ 27 % du matériel). Seuls les dents supérieures et les métapodes ont fait l'objet d'une étude détaillée en raison de leur meilleur état de conservation et de leur potentiel informatif.

Les dimensions des dents supérieures du cheval de Coudoulous II sont importantes, le rapprochant des chevaux de grande taille du Pléistocène moyen et du début du Pléistocène supérieur (tabl. 5). L'indice protoconique (IP) augmente graduellement de la P2/ à la M3/ comme pour les chevaux du Pléistocène moyen en général (fig 7 a, b). En effet, les chevaux du groupe « Mosbach » ont plus souvent un IP qui augmente jusqu'à la M1-2/ puis stagne ou augmente pour la M3/ (Guadelli 1987). Ainsi, les rapports de cet indice sur les dents supérieures du cheval de Coudoulous II conservent une organisation assez 'archaïque' par rapport à la conformation caballine d'*E. piveteaui* de Suard (fin SIM 6) ou d'*E. taubachensis* de Taubach (SIM 5) pour lesquels l'IP de la M1-2/ est plus fort que les P3-4/ et les M3/.

Deux métacarpiens entiers de chevaux ont été retrouvés dans la couche 9 de Coudoulous II (Pl. I). La petite facette pour l'os trapézoïde est présente, la facette pour l'os crochu est concave et peu inclinée. L'articulation distale est basse et le tenon peu saillant. Ces caractéristiques morphologiques les rapprochent nettement des caballins *s.l.* (Gromova 1949 ; Prat 1980 ; Boulbes 2010). Leurs dimensions sont comparables à celles des chevaux du Pléistocène moyen et du début du Pléistocène supérieur (tabl. 6 ; fig. 8 a, b, c) : *E. mosbachensis*, *E. achenheimensis*, *E. steinheimensis*, *E. taubachensis*. Elles sont par contre très supérieures à celles des chevaux de la fin du Pléistocène supérieur de Pailnon-pair et Jaurens (*E. germanicus*, *E. gallicus*). Cependant, l'indice caballin (DTsusart. dist. / DT dist. *100) est inférieur à 100 et assez proche des valeurs des chevaux de Biache-Saint-Vaast daté du SIM 7 et de Taubach daté du SIM 5 (fig. 9). Cet indice tend à être plus important chez les chevaux « archaïques » et traduit un vestige de la tridactylie (Eisenmann 1979 ; Sondaar 1968), souvent décrite parmi les chevaux du groupe « Mosbach ».

Le nombre minimal de chevaux a été établi sur la base des naviculaires droits et s'élève à six individus. Avec les dents les plus représentées (P2/ et DP2/ gauches), on obtient seulement le nombre de quatre individus. La présence d'une canine de forte taille suggère la présence d'au moins un mâle. La répartition des âges a été obtenue à partir d'équations prédictives sur les hauteurs de couronne dentaire (cf. *supra*). La présence de dents déciduales atteste la présence d'au moins un poulain. Globalement

(fig. 10), la composition populationnelle de chevaux de la couche 9 de Coudoulous II est largement dominée par les adultes âgés entre 12 et 15 ans.

La hauteur au garrot est estimée entre 1,61 m (métacarpiens) et 1,67 m (métatarsiens). L'estimation du poids a été calculée à partir des équations basées sur les dimensions des extrémités distales des métapodiens (Eisenmann et Sondaar 1998). Il serait compris entre 540 kg (métacarpiens) et 548 kg (métatarsiens). Le gabarit du cheval de Coudoulous II c.9 est assez similaire à celui de Romain-la-Roche (Boulbes 2010). Les chevaux de grande taille corporelle, comme celui de Coudoulous II, correspondent souvent à des climats froids et à des environnements riches en ressources alimentaires diverses et de bonne qualité (Van Asperen 2010).

- Les rhinocerotidés

Au Pléistocène moyen et supérieur en Europe, les rhinocerotidés sont représentés par deux genres et quatre espèces :

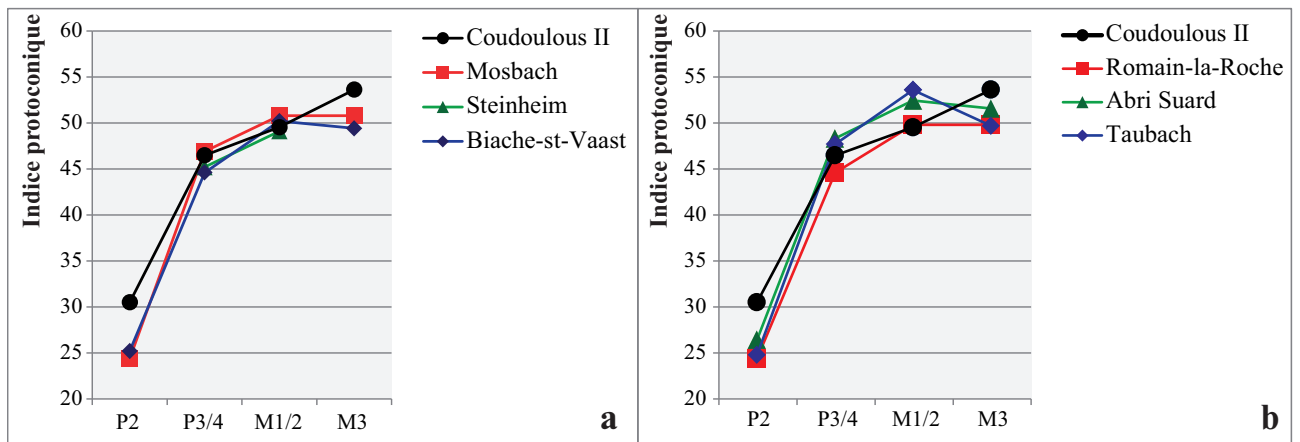
- *Stephanorhinus hundsheimensis* (= *Dicerorhinus etruscus brachycephalus*), Schroeder, 1903 : Pléistocène moyen ancien et moyen. Ce rhinocéros étant un peu trop ancien par rapport à l'âge supposé de la couche 9, a été exclu de l'étude.
- *Stephanorhinus kirchbergensis* (= *Dicerorhinus mercki*), Jäger, 1839 : présent au Pléistocène moyen et supérieur. Le Rhinocéros de Merck est un animal de très grande taille, pouvant, pour les grands mâles, atteindre une hauteur de 2,50 m au garrot (Guérin et Patou-Mathis 1996). Son apparition se situe au début du Pléistocène moyen en Allemagne à Mosbach I, bien que sa présence soit attestée dans des sites du Pléistocène inférieur, comme à Soleilhac en France (Guérin 1980 ; Fortelius, Mazza et Sala 1993), à Tiraspol en Moldavie (Beljaeva et David 1975 ; Lacombat 2009) ou à Zhoukoudian en Chine (Tong 2012). Sardella *et al.* (1998) situe les premiers représentants de cette espèce en Italie dans l'Unité faunique de Slivia (800 ka). Il disparaît à la fin du Pléistocène supérieur (Guérin 1980). C'est un taxon assez ubiquiste, plus fréquent cependant dans les zones continentales et arides. Sa présence est reconnue à plus de 2000 m d'altitude (Tong et Wu 2010, site de Rhino cave, Chine). La dynamique évolutive de ce taxon est marquée par une diminution de la taille corporelle et une plus forte hypsodontie dentaire (Guérin 1980). Une autre étude (Lacombat 2009) propose toutefois une tendance inverse, avec une augmentation de la taille au cours du temps.
- *Stephanorhinus hemitoechus* (*Dicerorhinus hemitoechus*), Falconer, 1868 : ou rhinocéros des prairies, est connu depuis le milieu du Pléistocène moyen jusqu'à la fin du Pléistocène supérieur. Il s'agit d'une espèce de taille moyenne à grande, descendant probablement de *S. etruscus* (Guérin 1989). Les plus anciens spécimens sont datés de 500 ka et ont été retrouvés en Italie dans la Campagna Romana (Pandolfi *et al.* 2013). Il serait aussi présent dans des sites encore plus anciens dès 750 ka à Ponte Galeria (Petronio et Sardella 2001), corrélé à l'Unité

(2) « Les noms que nous utilisons, même s'ils sont écrits en latin, n'ont pas de réelle valeur taxinomique, parce qu'ils ne traduisent pas une véritable compréhension des objets auxquels ils renvoient ; ils soulignent simplement une combinaison particulière de caractères observables » Traduction proposée par les auteurs.

Equidés	Ages et cotés						Total NRD
	Juvéniles			Adultes			
	G	D	Indet	G	D	Indet	
Dents	6	2		25	38	6	77
Scapula		1		1	3		5
Humérus	1			2	2		5
Radius	2	3		2	2		9
Ulna	2	2					4
Métacarpe				2	4		6
Carpéens				13	17	1	31
Pelvis				2	3		5
Fémur	4	2			4		10
Patella				3			3
Tibia Fibula				3		2	5
Métatarse		1		2	1	1	5
Stylet				12	8		20
Tarsiens		2	1	17	15		35
Sésamoïdes			2			42	44
Phalange I						8	8
Phalange II						6	6
Phalange III						3	3
Total	15	13	3	84	97	69	281
Total juvéniles=31			Total adultes=250				

Tableau 4 - Inventaire des éléments dentaires et squelettiques déterminés des équidés de la couche 9 de Coudoulous II.

Table 4 - Dental and skeletal inventory of identified Equus elements from Coudoulous II, level 9.



faunique de Slivia (Sardella *et al.* 1998) mais, selon Pandolfi *et al.* (2013), ces restes fossiles appartiennent plutôt à *S. hundsheimensis*. L'espèce est représentée par trois formes chronologiquement distinctes correspondant à des stades évolutifs (Lacombe 2009). Le premier stade est décrit comme une forme de petite taille du Pléistocène moyen (entre SIM 11 et 8). Le second stade correspond à une forme intermédiaire encore plus petite de la fin du

Pléistocène moyen et la dernière est une forme du Pléistocène supérieur de même taille ou légèrement plus grande que le premier. *S. hemitoechus* semble être l'espèce de rhinocéros la plus ubiquiste : on le retrouve souvent en association avec *C. antiquitatis*, marqueur d'un climat froid et sec. *S. hemitoechus* a probablement trouvé dans le Bassin méditerranéen, où l'on connaît les plus anciens fossiles, un climat favorable. Plus tard, à la faveur

Prémolaires supérieures		P2				P3/4			
		DMD	DVL	P	IP	DMD	DVL	P	IP
Coudoulous II	n	5	5	5	5	12	12	12	12
	x	39,66	27,82	12,10	30,51	31,70	29,70	14,74	46,48
	s	2,48	1,25	1,25	3,70	1,20	1,90	1,99	7,80
	min-max	37,92-40,88	26,29-28,88	9,9-13,45	26,11-32,9	30,07-33,33	26,71-32,77	9,57-16,54	28,71-51,79
Mosbach a	n	11	12	12	10	30	29	29	29
	x	41,6	27,9	10,4	24,4	32,3	30,5	15,1	46,9
	s	2,7	0,8	0,8	0,8	1,6	1,1	1,6	5,1
	min-max	38-47	27-29,5	9,5-12	23,26-26,14	29-36	28-32,5	12-18,5	37,68-56,06
Steinheim b	n	24	37			101	92	92	90
	x	40,2	26,8			31,6	29,1	15,7	45,2
	s	1,9	1,8			1,6	1,6	1,4	4,5
	min-max	35,6-43,5	22,5-30,3			28,2-35,9	24,2-33	10,3-19	34,8-55,78
Biache-st-Vaast c	n	6	6	6	6	11	10	9	9
	x	38,9	27,1	9,8	25,2	31,3	28,4	14,1	44,6
	s	2,4	1,4	0,6	1,5	1,9	1,3	1,5	2,8
	min-max	35,2-41,3	25,3-29,2	8,8-10,7	23,24-26,7	29,5-35,4	27,1-32,1	12,2-16,8	40,67-50,15
Romain-la-Roche b	n	20	19	18	17	40	36	38	38
	x	41,1	26,9	9,9	24,4	31,9	29,4	14,2	44,6
	s	2,1	1,4	0,9	2	2,1	1,4	1,1	3,2
	min-max	37,5-44	24,2-29	8,9-11,6	21,2-27,8	27,5-35,8	26,8-31,6	11,5-16,8	38,2-52,2
Abri Suard d	n	14	14	14	14	42	43	43	41
	x	39,3	26,78	10,37	26,44	30,68	29,49	14,72	48,32
	s	2,12	1,47	0,75	2,1	1,71	1,9	1,32	5,56
	min-max	35,9-42,99	24,39-30,56	9,08-11,77	22,58-30,89	27,5-34,64	25,23-34,68	12,18-17,51	37,51-60,93
Taubach e	n	11	12	12	11	26	25	26	26
	x	40,4	26,9	10	24,8	30,2	29,4	14,3	47,7
	s	1,9	1,9	0,9	1,7	1,5	1,1	1,1	4,3
	min-max	36-43,9	21,9-30,3	8,5-13	21,39-29,61	29-35,2	26,1-31,9	12,2-17	37,08-50,3

Molaires supérieures		M1/2				M3			
		DMD	DVL	P	IP	DMD	DVL	P	IP
Coudoulous II	n	4	4	4	4	3	3	3	3
	x	28,82	28,26	14,27	49,53	27,97	23,72	15,00	53,63
	s	3,60	3,45	0,98	5,40	4,92	2,35	0,82	9,90
	min-max	26,22-34,95	22,14-30,43	13,06-17,17	42,69-56,54	24,44-33,64	20,4-26,34	13,49-15,94	47,38-58,11
Mosbach a	n	27	26	27	27	7	6	7	7
	x	28,5	28,6	14,5	50,8	30,9	24,2	15,7	50,8
	s	1,4	1,1	1,6	4,8	1,4	1,1	1,3	2,7
	min-max	26,5-32,5	26,5-31	11,5-18,5	41,82-63,79	29-33	22,5-25,5	14-18	46,77-54,55
Steinheim b	n	109	105	108	104	35	34		
	x	28,8	27,5	14	49,1	29,5	23,3		
	s	1,9	1,5	1,3	4,4	1,9	1,8		
	min-max	24,5-34,4	22,2-31,4	10,1-17,2	38,6-58,37	24,9-33,4	19,7-27		
Biache-st-Vaast c	n	12	12	12	12	7	7	7	7
	x	28,2	27,7	14,2	50,2	29	23,6	14,3	49,4
	s	1,1	1,4	1,1	2,9	2,9	1,7	1,1	3,7
	min-max	27-30,8	25,5-31,2	13-16,6	45,42-55,52	26,9-36	21,8-27	12,3-15,5	43,06-52,98
Romain-la-Roche b	n	41	41	41	41	17	17	17	17
	x	28,2	27,6	14	49,8	29,8	24,6	14,9	49,8
	s	1,9	1,4	1,6	4,3	2	1,3	1,9	4,9
	min-max	24,5-31,7	25,1-29,9	10,7-17,5	42,2-58,5	27,5-33,6	22,5-27	10,6-17,4	37,2-58,2
Abri Suard d	n	53	53	52	51	22	22	22	22
	x	28,21	27,68	14,72	52,45	30,01	24,48	15,43	51,58
	s	2,83	1,55	1,62	5,48	2,43	1,74	1,38	4,44
	min-max	22,82-35,03	23,97-31,35	10,37-18,85	41,68-63,97	24,55-33,52	20,3-27,46	12,92-17,74	40,18-58,45
Taubach e	n	23	20	22	22	10	10	10	10
	x	27,4	27,6	14,7	53,6	30,4	24,4	15,1	49,7
	s	1,2	1,2	1	3,3	1,5	1	0,9	2
	min-max	26,8-32,8	23,4-29,7	13-16,7	45,95-55,67	26,5-32,6	20,7-23,7	12-16,4	45,28-54,04

Tableau 5 - Comparaison métrique des dents jugales supérieures de populations d'équidés du Pléistocène. a : www.vera-eisenmann.com ; b : Boulbes 2010 ; c : Auguste 1995 ; d : Uzunidis-Boutillier 2017 ; e : Musil 1977.

Table 5 - Metrical comparison of upper jugal teeth of Pleistocene Equids populations. a : www.vera-eisenmann.com ; b : Boulbes 2010 ; c : Auguste 1995 ; d : Uzunidis-Boutillier 2017 ; e : Musil 1977.

Sites		Longueur	DTdia	DAPdia	DTprox	DAPprox	DTsusartDist	DTdist	DAPdist	DAPtenonDist	Indice caballin
Coudoulous II	11708	250	43,37	31,4	60,3	40,2	56	57,6	34,4	38	97,22
	12036	248	39,26	30,8	56,3	37,2	53,8	53,6	34,11	40,4	100,37
Mosbach a	n	43	60	61	39	40	52	46	41	43	46
	x	261,04	42,20	31,37	57,45	38,49	56,10	56,43	35,63	42,82	100,34
	s	6,37	1,94	2,11	4,72	4,08	3,08	1,88	3,66	1,95	2,17
	min-max	243-271,5	37-47,5	28-41,5	30,5-62	35-62	40-62	51,5-60,5	15-39,5	38-46,5	94,83-105,5
Steinheim b	n				8	7	5	5	3	3	5
	x				52,98	36,07	55,42	55,36	33,73	41,8	100,16
	s				2,62	2,37	2,65	3,13	0,64	1,59	2,07
	min-max				47,7-56,4	32,6-39,3	52,8-59,4	51-59,5	33-34,1	40,6-43,6	97,82-103,53
Biache-st-Vaast c	n	5	5	5	4	5	6	4	5	4	4
	x	246,7	38,8	28,9	55,7	36,3	53,2	55,1	34,2	41,5	96,96
	s	6	3,67	2,19	3,11	2,08	1,43	1,31	1,33	1,61	1,38
	min-max	242-255	32-42	26,4-31,9	53,2-61	33,7-39,9	51,7-55,7	55,2-56,6	32,9-35,5	39,5-43,7	94,75-98,41
Romain-la-Roche b	n	10	7	7	4	6	8	8	6	9	
	x	247,9	40,1	29,7	57,8	36,6	53,7	55,6	41	33,6	
	s	2,5	4,9	1,9	3,8	3,3	3,4	3	2,3	3,1	
Abri Suard d	n		5	6	13	15	2	2	2	2	2
	x		42,87	31,02	56,3	36,81	56,28	55,42	34,26	41,23	101,56
	s		1,4	0,61	2,01	1,15	0,34	0,21	0,3	0,57	0,99
	min-max		41,39-45,15	30,2-32,2	53,67-60,05	33,88-38,61	55,27-55,56	55,27-55,56	34,05-34,47	55,27-55,56	100,86-102,26
Taubach e	n	2	3	3	2	2	2	2	2	2	2
	x	256	41,33	31,03	55,2	33,47	53,05	53,8	34,2	40,45	98,57
	s	6,65	1,42	1,86	2,36	7,9	3,46	2,69	1,41	4,45	1,52
	min-max	251,3-260,7	39,8-42,6	29,5-33,1	52,5-56,9	24,5-39,4	50,6-55,5	51,9-55,7	33,2-35,2	37,3-43,6	97,5-99,64
Pair-non-Pair g	n	24	24		24	24	24	24	24	24	24
	x	229,33	39,4		54,5	37,5	51,95	53,2	39,6		97,65
	s	6,11									
	min-max	219-242	36-43		48-57	31-38	49-54	50-56	37,5-43		
Jaurens a	n	25	26	27	26	25	25	25	23	22	25
	x	222,80	36,70	27,31	52,30	33,13	50,31	51,62	31,13	37,84	97,44
	s	7,76	2,05	1,50	2,84	1,60	2,82	2,40	1,51	1,58	2,53
	min-max	207-240	32-42	25-31	46,5-58	30-36	44-57	47-55,7	29-35,1	35,5-42	92,45-103,64

Tableau 6 - Comparaison métrique des métacarpiens de populations d'équidés du Pléistocène. a : www.vera-eisenmann.com ; b : Cramer 2002 ; c : Auguste 1995 ; d : Griggo 1995 ; e : Musil 1977 ; f : Eisenmann et David 1994 ; g : Prat 1968.

Table 6 - Metrical comparison of Pleistocene Equus population metacarpals. a : www.vera-eisenmann.com; b : Cramer 2002; c : Auguste 1995; d : Griggo 1995; e : Musil 1977; f : Eisenmann and David 1994; g : Prat 1968.

de stades plus tempérés, l'espèce devient plus commune dans le reste de l'Europe et atteint son extension maximale durant le SIM 5 (Pandolfi, Gaeta et Petronio 2013).

• *Coelodonta antiquitatis*, Blumenbach, 1799 : le Rhinocéros laineux existe depuis le Pléistocène moyen terminal jusqu'à la fin du Pléistocène supérieur. *C. antiquitatis* est un rhinocéros de grande ou très grande taille originaire d'Asie. Le premier représentant du genre, *Coelodonta thibetana* (Deng et al. 2011) est apparu au milieu du Pliocène récent (environ 3,7 Ma) dans le bassin de Zanda, au pied de l'Himalaya au Sud-ouest du Tibet. *Coelodonta* n'arrive en Europe probablement que vers 600 ka (SIM 13/12) sous la forme de *Coelodonta tologojensis* à Bad Frankenhausen en Allemagne (Kahlke et Lacombat 2008). Ces auteurs ne trouvent pas suffisamment de différence entre ce rhinocéros et celui de la Fage (SIM 10/8), initialement identifié comme *Coelodonta antiquitatis praecursor* par Guérin (1980) pour confirmer l'existence de deux taxons. Sous réserve de nouvelles découvertes de rhinocéros datant des stades isotopiques 10 à 8, ils proposent de remplacer *C. a. praecursor* par *C. tologojensis* suivant la loi d'antériorité. En 2010, Guérin conteste les observations de Kahlke et Lacombat. Pour lui, le rhinocéros de Bad Frankenhausen serait un *C. antiquitatis*, et se distingue du suivant par des membres plus élancés et des dimensions plus importantes. *C. a. antiquitatis* lui succède vers la fin du Pléistocène

moyen. Finalement, l'évolution des Rhinocéros du genre *Coelodonta* en Europe semble linéaire, influencée par des événements climatiques de plus en plus froids qui leur a permis d'acquiescer de nombreux avantages et les a spécialisés aux milieux froids, secs et ouverts. Ces adaptations se manifestent par une locomotion de plus en plus graviportale (la tête et le cou en position de plus en plus basse), des changements dans les formes et les proportions du crâne, et une hypsodontie de plus en plus forte (Guérin 1980). En Europe, les derniers Rhinocéros laineux ont été retrouvés à Gönnersdorf (vallée du Rhin, Kuzmin 2010) et à Vaumarcus (Suisse, Stuart et Lister 2007), respectivement datés de 13 600 ±80 ans BP et 13 980 ±140 ans BP. En Asie, ils ont été retrouvés dans la région de l'Oural et sont datés approximativement de 14 400-12 280 ans BP, et en Sibérie occidentale datés entre 13 170 et 10 770 ans BP ; dans le reste de l'Asie, ce taxon est rarement plus vieux que 14 000 BP (Orlova, Kuzmin et Dementiev 2004 avec détail des dates de chacune des localités). Le début de l'extinction des rhinocéros laineux en Europe correspond à l'épisode froid du Dryas ancien.

S. kirchbergensis, *S. hemitoechus* et *Coelodonta antiquitatis* sont donc contemporains, et il n'est pas rare de les trouver en association dans un même site (Guérin 1980).

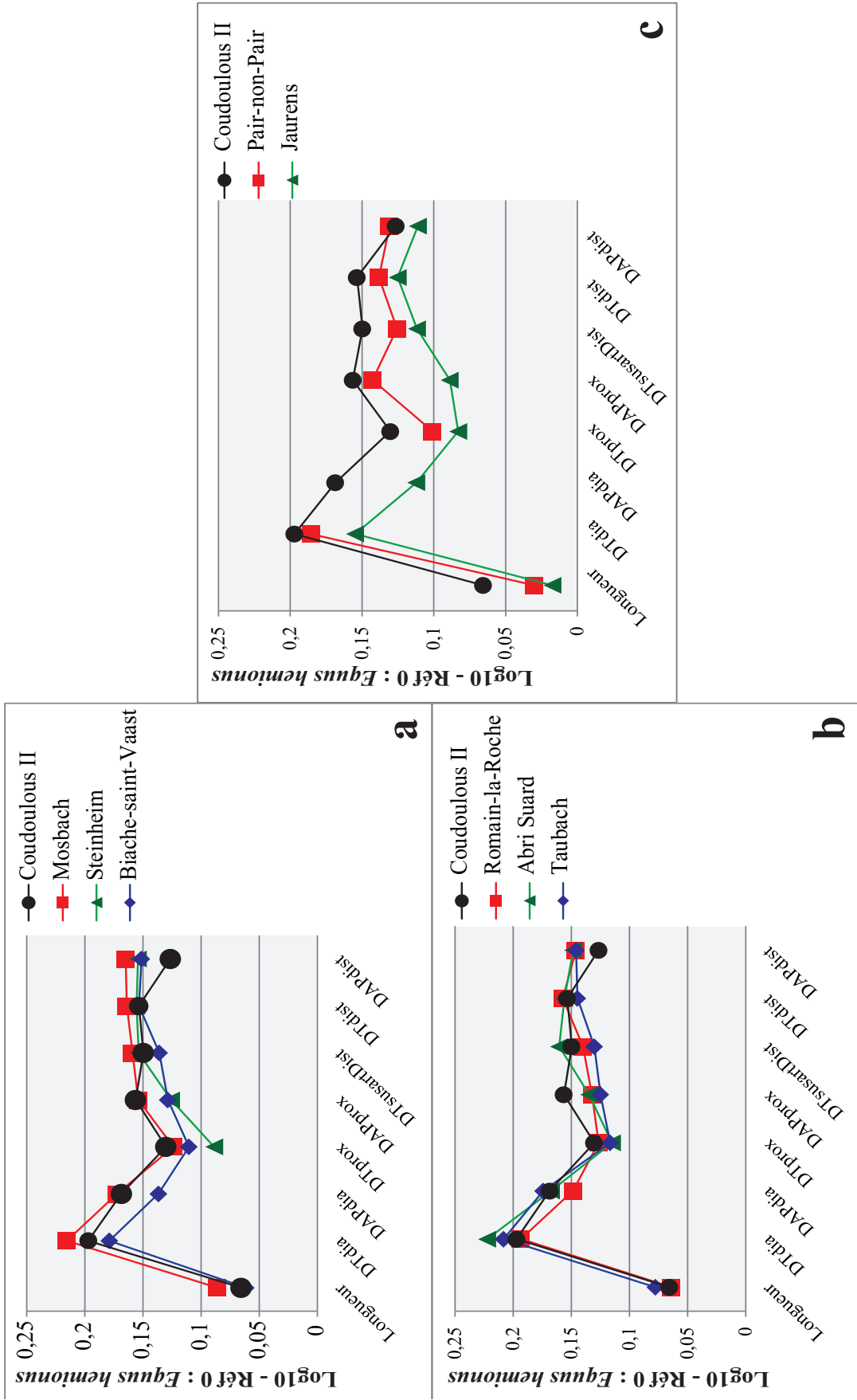


Figure 8 a, b, c - Diagramme de Simpson des métacarpiens de chevaux du (a) Pléistocène moyen ancien, (b) Pléistocène moyen récent (b) et (c) Pléistocène supérieur. Référence 0 : *Equus hemionus*.

Figure 8 a, b, c - Simpson diagram of *Equus metacarpal* from (a) early Middle Pleistocene, (b) late Middle Pleistocene, (b) and (c) Upper Pleistocene. Reference 0: *Equus hemionus*.

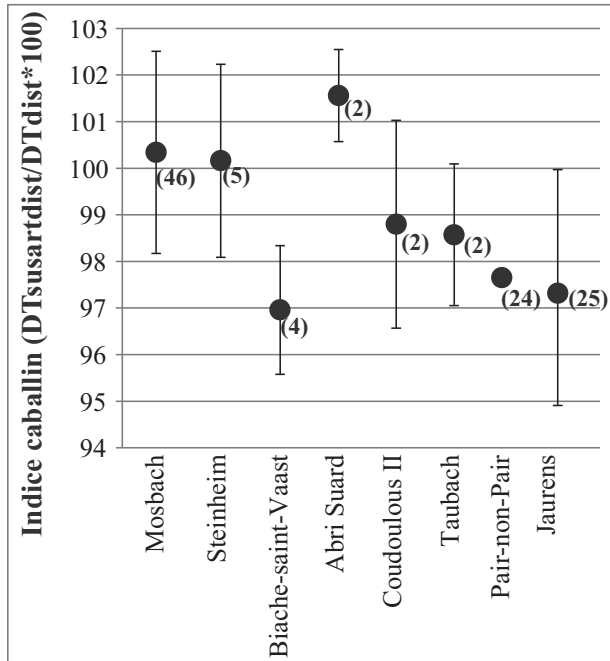


Figure 9 - Comparaison de l'indice caballin ($DT_{susart} \cdot dist./DT_{dist} \cdot 100$; moyenne et écart-type) de plusieurs populations de chevaux pléistocènes. Les effectifs sont indiqués entre parenthèse.

Figure 9 - Comparative caballin index ($DT_{susart} \cdot dist./DT_{dist} \cdot 100$; mean and standard deviation) of several Pleistocene horse populations. Number of sample in bracket.

La collection de Coudoulous II compte 132 restes osseux et dentaires attribuables aux rhinocéros (tabl. 7) et deux espèces ont été distinguées : *C. antiquitatis* et *S. kirchbergensis*. La majorité du matériel appartient à la première espèce (97,7 %, 3 individus). Il a été possible de remonter une série dentaire supérieure droite (seule P3/ manquante ; Pl. I) permettant une estimation de l'âge à 15-20 ans (d'après Garrut 1992). Le rhinocéros de Merck n'est représenté que par trois os : une M3/ et deux métacarpiens II (un droit et un gauche) suggérant la présence d'un unique individu. Seuls ces éléments squelettiques, présents chez ces deux taxons, feront l'objet de comparaisons.

Les troisièmes molaires supérieures (Pl. I), toutes deux peu ou pas usées, présentent des différences morphologiques entre les deux espèces : le fût de la M3/ de *Coelodonta* est triangulaire et l'émail est chagriné³. En vue occlusale, le paracône est très développé. L'indice d'hypsodontie (Hauteur/Longueur max*100) est égal à 122 ; ses dimensions (en mm) sont : Longueur au collet = 54,58 ; Largeur au collet = 50,56 ; Longueur absolue = 62,36 ; Largeur absolue = 52,29 ; Hauteur = 65,19. L'émail de la M3/ de *S. kirchbergensis* est plus lisse et l'ectoloppe est faiblement convexe. Le fût est triangulaire et des styles sont présents dans la vallée médiale de la face linguale de la dent. L'indice d'hypsodontie (Hauteur/Longueur max*100)

(3) Bosselé, ridulé, non lisse.

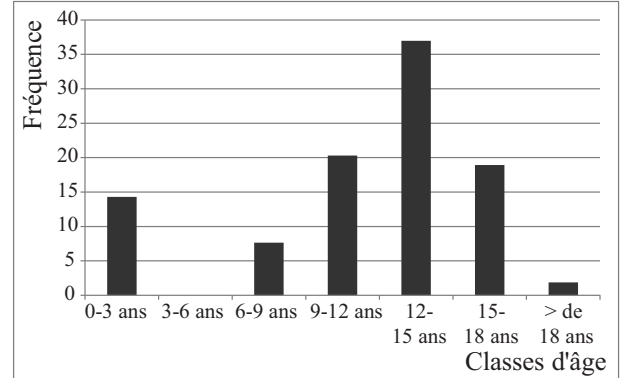


Figure 10 - Répartition des équidés de la couche 9 de Coudoulous II en fonction des classes d'âge.

Figure 10 - Coudoulous II level 9, equids distribution according to the age group.

est égal à 95 ; ses dimensions (en mm) sont : Longueur au collet = 58,6 ; Largeur au collet = 46,45 ; Longueur absolue = 63,89 ; Largeur absolue = 49,73 ; Hauteur = 55,76.

La morphologie des métacarpiens II est distincte : la tubérosité postérieure proximale est hyper développée chez le Rhinocéros de Merck alors qu'elle est faiblement exprimée chez le rhinocéros laineux (Pl. I). Les facettes articulaires latérales de l'extrémité proximale forment un angle fermé sur les os attribués à *Coelodonta* et plus ouvert sur ceux de *S. kirchbergensis*. Sur la face médiale, la facette pour le trapézoïde est très souvent exprimée (trois cas sur quatre) chez *Coelodonta* tandis qu'elle est toujours absente chez *S. kirchbergensis*.

La comparaison des dimensions (tabl. 8 ; fig. 11) des métacarpiens II de *Coelodonta*, en particulier la longueur de l'os et l'indice de robustesse ($DT_{dia}/Longueur \cdot 100$) place les spécimens de Coudoulous II proches de ceux de Romain-la-Roche et surtout de Suard (SIM 6) alors qu'ils sont éloignés de ceux de Jaurens (SIM 3). Ces os sont plus élancés et graciles que les individus typiques du Pléistocène supérieur, et partagent les caractéristiques de la sous-espèce *C. a. praecursor*. Enfin, les dimensions du *S. kirchbergensis* (tabl. 8) sont très importantes et dépassent la taille des populations de comparaison.

- Les Proboscidiens

Le matériel de Coudoulous comprend sept restes postcrâniens : un métatarsien IV (abimé distalement), un naviculaire, un cunéiforme, un cuboïde, et trois fragments indéterminés. Une première étude sur le naviculaire (Aouadi 1997) l'avait attribué à *Mammuthus*.

Il existe peu de mensurations sur les os postcrâniens des proboscidiens fossiles. Les dimensions du métatarsien (Pl. I) sont très proches des mesures obtenues sur les deux os de La Fage, alors que l'os de Steinheim attribué à *M. trogontherii* est beaucoup plus fort, et que celui de

Partie	Coelodonta			Total	S. kirchbergensis		Total	Total rhino
	G	D	Indet		G	D		
Fragments craniens			2	2				2
dents	8	9	2	19	1		1	20
Humérus		1		1				1
Métacarpiens	5	4	2	11	1	1	2	13
Phalanges antérieures		8	9	17				17
Carpiciens		6	11	17				17
Fémur		1		1				1
Tibia Fibula		1	2	3				3
Métatarsiens	8	3	1	12				12
Patella	2	1		3				3
Tarsiens	3	7	2	12				12
Sésamoïdes			6	6				6
Phalanges postérieures	8	10		18				18
Phalanges	1		2	3				3
Métapodes			2	2				2
Carpiciens ou tarsiens			2	2				2
Total				129			3	132

Tableau 7 - Inventaire des éléments dentaires et squelettiques déterminés des Coelodonta et des S. kirchbergensis de la couche 9 de Coudoulous II.

Table 7 - Dental and skeletal inventory of identified Coelodonta and S. kirchbergensis elements from Coudoulous II, level 9.

Site	1. Longueur	2. DT art. prox	2bis. DT max. prox.	3. DAP prox	4. DT diaphyse	5. DAP diaphyse	6. DT max. dist.	7. DT art. dist.	8. DAP max. dist.	Indice : 2/1*100	Indice : 4/1*100	Indice : 6/1*100
Coudoulous II c.9		2	2	2								
S. kirchbergensis	n											
	m	47,22	55,55	50,78								
	s	1,53	0,35	3,44								
	min-max	46,14-48,3	55,3-55,8	48,35-53,21								
Coudoulous II c.9		2	2	1	2	2	2	2	2	2	2	2
Coelodonta	n	164,95	49,15	55,73	44,00	40,45	26,34	49,23	42,28	44,83	29,80	24,53
	m	1,34	1,20	0,41		0,78	0,93	0,18	1,95	3,15	0,97	0,67
	s	164-165,9	48,3-50	55,44-56,02		39,9-41	25,68-27	49,1-49,35	40,9-43,66	42,6-47,05	29,11-30,49	24,05-25
	min-max											24,65-26,62
Vergranne a		4	4	4	3	4	4	3	4	4	4	4
S. kirchbergensis	n	184,50	44,75	47,63	44,83	39,50	26,25	48,75	41,83	41,88	21,41	
	m	5,80	1,94	2,59	0,76	1,08	0,50	3,23	3,18	1,03	0,38	
	s	179-190	42,5-47	44,5-50	44-45,5	38,5-41	26-27	45,5-52	40-45,5	40,5-43	20,9-21,79	
	min-max											
La Fage b		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
S. kirchbergensis	n	202,00	44,00	52,00	37,00	29,50				18,32		
	m											
	s											
	min-max											
Ehringsdorf c		3	3	3	1				3			
S. kirchbergensis	n	44,00	50,97		38,30				45,80			
	m	4,30	0,76						2,27			
	s	40,5-48,8	50,1-51,5						43,2-47,4			
	min-max											
Taubach d		1	3	3	2		2	2	2	1		
S. kirchbergensis	n	191,50	40,80	49,87	44,70	34,40	43,10	43,80	48,00	18,90		
	m	4,50	4,37	0,46		2,55	0,99	7,92	0,28			
	s	36,2-45,2	44,9-53,1	44,2-45,1	32,6-36,2		42,4-43,8	38,2-49,4	47,8-48,2			
	min-max											
Romain-la-Roche e		4	4	4	4	4	3	3	3	4	4	3
C. a. praecursor	n	174,38	44,63	54,13	50,50	40,13	27,75	49,50	43,00	45,67	25,61	23,01
	m	4,75	5,15	2,59	2,65	2,46	3,30	3,50	2,65	1,53	3,17	1,28
	s	169-179,5	39,5-50	51-56,5	47-53	36,5-42	24-32	45,5-52	41-46	44-47	22,96-29,59	21,22-24,26
	min-max											23,73-25,63
Suard f		4	5	5	4	4	5	5	5	5	3	4
C. a. praecursor	n	160,79	45,59	52,96	43,93	38,68	23,78	45,68	39,42	41,33	27,98	24,23
	m	1,97	2,58	4,06	3,16	1,05	1,38	1,43	0,97	1,17	1,42	0,58
	s	159,6-163,74	41,37-47,98	48,65-57,52	40,19-46,61	37,56-39,78	22,37-26,03	44,31-47,89	38,43-40,85	40,04-42,27	25,86-28,92	23,78-24,88
	min-max											24,02-25,01
Jaurens g		4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
C. a. antiquitatis	n	156,50	50,38	53,50	47,63	40,75	25,38	48,75	43,38	43,38	32,16	26,04
	m	3,51	4,03	3,00	7,23	1,44	1,03	3,52	2,84	2,84	1,92	0,58
	s	153-160	47-55	51-57	41-55,5	39-42,5	24,5-26,5	45-52	40,5-46,5	40,5-46,5	30,52-34,59	25,49-26,73
	min-max											26,3-29,25

Tableau 8 - Comparaison métrique des métacarpiens II de populations de rhinocéros du Pléistocène. a : Guérin 1983a ; b : Guérin 1973 ; c : Kahlke 1975 ; d : Kahlke 1977 ; e : Guérin 2010 ; f : Uzunidis-Boutillier 2017 ; g : Guérin 1983b.

Table 8 - Metrical comparison of metacarpal II of the Pleistocene rhino populations. a : Guérin 1983a ; b : Guérin 1973 ; c : Kahlke 1975 ; d : Kahlke 1977 ; e : Guérin 2010 ; f : Uzunidis-Boutillier 2017 ; g : Guérin 1983b.

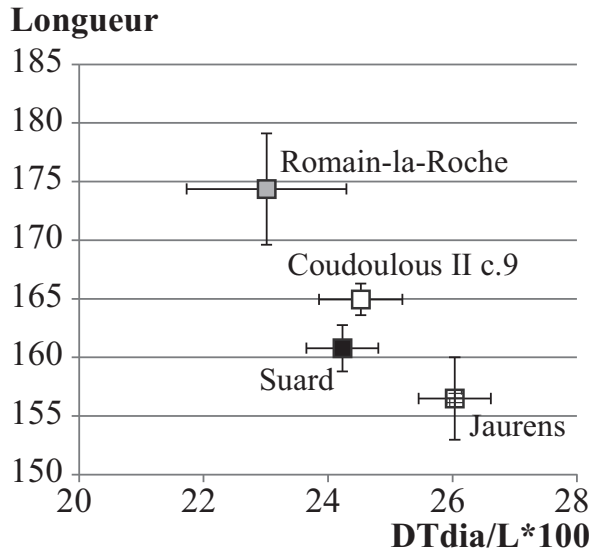


Figure 11 - Rapport de la longueur en fonction de l'indice de robustesse ($DTdia/L*100$) de quatre populations de *Coelodonta* (Romain-la-Roche, SIM 6, Guérin 2010 ; Suard, SIM 6, Uzunidis-Boutillier 2017 ; Jaurens SIM 3, Guérin 1983b). Les effectifs sont indiqués entre parenthèses.

Figure 11 - Length/slenderness index ratio ($DTdia/L*100$) of four *Coelodonta* populations (Romain-la-Roche, MIS 6, Guérin 2010 ; Suard MIS 6, Uzunidis-Boutillier 2017 ; Jaurens MIS 3, Guérin 1983b). Number of sample in bracket.

Borna, *M. primigenius*, est de taille relativement proche mais plus robuste avec une extrémité proximale beaucoup plus épaisse (tabl. 9). Les dimensions du naviculaire de Coudoulous II (tabl. 10) sont également similaires à celles du mammoth de la Fage. Ce dernier site a notamment permis la réhabilitation d'une espèce morphologiquement et biométriquement située entre *M. trogontherii* et *M. primigenius*, appelée *M. intermedius* (Labe et Guérin 2005). Elle serait caractéristique de la fin du Pléistocène moyen selon ces auteurs.

- Comportement alimentaire des grands ongulés

Durant l'année précédant leur mort (méso-usure dentaire) (tabl. 11 ; fig. 12), les chevaux (MWS = 5,36) et les rhinocéros laineux (MWS = 5,64) de la couche 9 de Coudoulous II sont très pisseurs à la différence des bovinés. L'alimentation des bisons (MWS = 3,43) suggère une consommation préférentielle de graminées moins affirmée que pour les deux espèces précédentes. Les Aurochs (MWS = 2,5) se placent dans la catégorie des mangeurs mixtes. Au moment de la mort de ces grands ongulés, les données sur la micro-usure (tabl. 11 ; fig. 13 et 14) indiquent que les chevaux (% 0-17 = 0) et les bisons (% 0-17 = 0) consomment quasiment exclusivement des graminées avec un nombre de rayures et de ponctuations comparables (ronds noirs et carrés gris sur la figure 14). Les données sur l'Aurochs (% 0-17 = 100) sont très proches de l'aire des brouteurs actuels (carrés blancs sur la figure 14) et s'alimentent presque toujours de plantes tendres. Les rhinocéros laineux (% 0-17 = 37,5) occupent une position intermédiaire entre ces extrêmes avec une

diète plus opportuniste qui englobe pratiquement les deux extrêmes sur la figure 14 (étoiles violettes). Ainsi, les habitudes alimentaires des ongulés de Coudoulous II varient en fonction de l'échelle de temps considérée, distincte selon l'analyse en méso- ou micro-usure dentaire.

Les bovinés, équidés et rhinocérotidés ont consommé au cours du temps une grande variété de végétaux attestant la richesse et la diversité des milieux locaux. La présence de plantes tendres (arbres, arbustes, broussailles) associées à des graminées est confirmée. L'analyse des usures dentaires fait référence à deux échelles de temps : de l'ordre de quelques mois pour la méso-usure dentaire et de l'ordre des derniers jours de vie des individus pour la micro-usure dentaire. La combinaison de ces deux échelles d'analyse permet d'aborder la question des alternances saisonnières en fonction de la variation de l'alimentation des ongulés. Celle-ci s'adapte aux stocks végétaux présents localement qui varient au cours de l'année en fonction des saisons, (Sanchez-Hernandez *et al.* 2015) et aux relations de compétition entre herbivores (Rivals *et al.* 2017). À Coudoulous II c.9, l'alimentation des chevaux ne varie pas entre les résultats de la méso- et de la micro-usure dentaires. Ils consommaient préférentiellement tout au long de l'année, des graminées comme cela a été observé dans diverses régions (Angleterre, Rivals et Lister 2016 ; Sibérie, Willerslev *et al.* 2014 ; Espagne, Rivals *et al.* 2017) bien qu'ils soient capables de s'adapter à la consommation de plantes plus tendres dans certains cas (Kuitens *et al.* 2015 ; Rivals *et al.* 2015 ; Uzunidis *et al.* 2017). *Bos* et *Bison* tendent en général à être peu sélectifs (méso-usure dentaire) dans leur alimentation tandis qu'au moment de leur mort (micro-usure dentaire), celle-ci était très spécialisée (*Bison* pisseur et *Bos* brouteur). Ces préférences alimentaires concordent avec les observations menées en Angleterre (Rivals et Lister 2016) et en France (Merceron et Madelaine 2006). Néanmoins, les populations pléistocènes pisseuses d'Aurochs du Danemark suggèrent une grande flexibilité alimentaire (Schulz et Kaiser 2007).

Comme chez les bovinés, l'alimentation de *Coelodonta* varie au cours de l'année : habituellement pisseur, il est dans le cas de Coudoulous un mangeur-mixte au moment de sa mort. La plupart des études antérieures concernent le nord de l'Europe (Guthrie 1990 ; Rivals *et al.* 2010 ; Rivals et Lister 2016 ; Rivals et Álvarez-Lao 2018) et souligne un comportement de pisseur. D'autres travaux ont néanmoins mis en évidence une alimentation saisonnière flexible (Tiunov et Kirillova 2010). Le changement de diète du *Coelodonta* de Coudoulous II pourrait correspondre à une présence autour du site à une autre saison qu'*Equus* et *Bison* ou bien alors, il impliquerait une certaine compétition entre ces espèces pour les mêmes ressources alimentaires. Quoi qu'il en soit, les disparités alimentaires entre ces grands herbivores indiquent un biotope riche et varié en essences végétales (monocotylédones et dicotylédones). Les variations de la diète des bovinés sous-tendent un accès ciblé à certains stocks végétaux (graminées pour *Bison* et plantes tendres pour *Bos*) au cours de l'année. Le renouvellement des communautés végétales correspond aux alternances saisonnières et contraignent l'alimentation des herbivores. L'importance des variations de la diète dans le cas des mangeurs-mixtes suggère donc un renouvellement du stock végétal important en fonction de facteurs saisonniers prononcés.

Taxon	Métatarsien IV		Longueur	DT prox	Dap prox	DT dia	DAP dia	DT dist	DAP dist
	Coudoulous II	n	1	1	1	1	1	1	1
		x	127,81	61,23	67,81	57,33	54,76	72,31	
<i>M. intermedius</i>	La Fage a	n	2	2	2	2	2	2	2
		x	63,5	69,5	55,5	46			
<i>M. trogontherii</i>	Steinheim b	n	1			1			
		x	166			69			
<i>M. primigenius</i>	Borna c	n	1	1	1	1	1	1	1
		x	136	65	74	58	54	69	72

Tableau 9 - Comparaison métrique des métatarsiens IV de populations de mammoths du Pléistocène. a : Beden et Guérin 1975 ; b : Dietrich 1912 ; c : Felix 1912.

Table 9 - Metrical comparison of metatarsal IV of Pleistocene mammoth populations. a : Beden and Guérin 1975 ; b : Dietrich 1912 ; c : Felix 1912.

Taxon	Naviculaire		Longueur	Largeur	Hauteur
	Coudoulous II	n	1	1	1
		x	85	120	39
<i>M. intermedius</i>	La Fage a	n	1	2	2
		x	78	124,50	37,50
	Romain-la-Roche b	n	2	2	2
		x	107	141,50	51,00
<i>M. trogontherii</i>	Steinheim c	n	2	2	2
		x	99	160	48,5
<i>M. primigenius</i>	Borna d	n	1	1	1
		x	70	145	45

Tableau 10 - Comparaison métrique des naviculaires de populations de mammoths du Pléistocène. a : Beden et Guérin 1975 ; b : Paupe et al. 2010 ; c : Dietrich 1912 ; d : Felix 1912.

Table 10 - Metrical comparison of navicular bone of Pleistocene mammoth populations. a : Beden and Guérin 1975 ; b : Paupe et al. 2010 ; c : Dietrich 1912 ; d : Felix 1912.

Taxon		Meso-usure		Micro-usure			%GP	%C	SLR	%HL	%0-17
		N	NWS	N	NP	NR					
<i>Equus</i>	M	25	5,36	11	24,04	21,86	72,72	9,09	1	9,09	0
	SD		0,75		5,02	3,17					
<i>Bison</i>	M	79	3,43	20	24,5	22,52	50	25	1	10	0
	SD		1,08		5,33	1,64					
<i>Bos</i>	M	6	2,5	5	21,6	13,5	40	0	1,4	0	100
	SD		0,83		7,67	1,54					
<i>Coelodonta</i>	M	14	5,64	8	22,31	18,87	75	75	1,5	50	37,5
	SD		0,63		2,08	3,57					

Tableau 11 - Résumé des données de méso- et micro-usure dentaire des chevaux, bovinés et rhinocerotidés de la couche 9 de Coudoulous II. N = nombre de spécimens ; MWS = mesowear score ; NP = nombre moyen de ponctuations ; NR = nombre moyen de rayures ; %GP : pourcentage de dents avec des grandes ponctuations ; %C : pourcentage de dents avec des cratères ; SLR : score de largeur des rayures ; %HL = pourcentage de dents avec des rayures hyper large ; %0-17 : pourcentage de dents avec 17 rayures ou moins par aires de comptage. M = moyenne ; SD = écart-types.

Table 11 - Summary of dental meso- and micro-wear data of horses, bovines and rhino from level 9 of Coudoulous II. N = number of specimens; MWS = mesowear score; NP = average number of pits; NR = average number of scratches; % GP: percentage of teeth with large pits; % C: percentage of teeth with gouges; SLR: score of width of the scratches; % HL = percentage of teeth with hyper-coarse scratches; % 0-17: Percentage of teeth with 17 or fewer scratches per counting area. M = mean; SD = standard deviation.

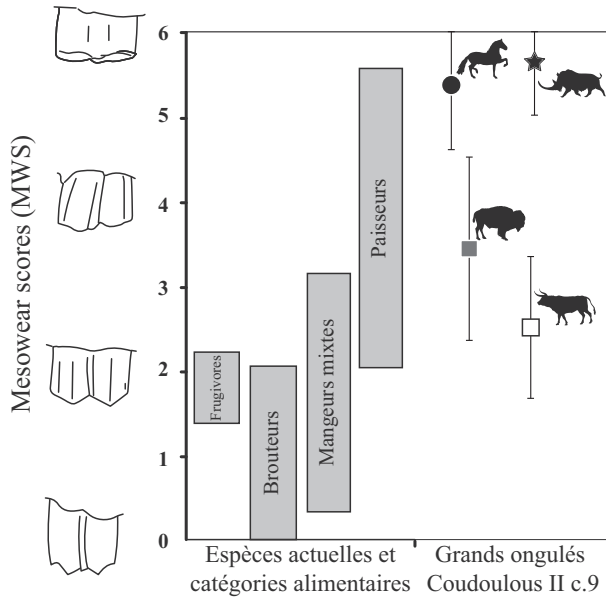


Figure 12 - Mesowear score des grands ongulés de la couche 9 de Coudoulous II. En gris, les plages des valeurs des herbivores actuels (données de Fortelius et Solounias 2000) séparés en quatre catégories alimentaires.

Figure 12 - Mesowear score of large ungulates of level 9 of Coudoulous II. Ranges (in grey) of modern herbivores values (data from Fortelius and Solounias 2000), according to four food categories.

3 - Discussion

Les analyses morphologiques et biométriques des grands herbivores de Coudoulous II (c.9) ont été combinées avec l'étude de la méso- et micro- usure dentaire, apportant des précisions taxinomiques, évolutives et écométriques. Ces espèces partagent des masses et besoins similaires au sein de deux classes de poids corporels (bovinés et équidés d'un côté, rhinocéros et éléphants de l'autre). L'étude morphométrique des bovinés met en évidence l'existence de deux taxons : *Bos primigenius trochoceros* et *Bison priscus mediator*. L'Aurochs est caractérisé par sa grande taille qui le rapproche des populations du Pléistocène moyen vivant sous un climat frais. Le bison de Coudoulous II correspond à une chrono-sous-espèce qui marque la fin du Pléistocène moyen et le tout début du Pléistocène supérieur.

L'étude morphométrique des chevaux de Coudoulous II les rapprochent du « groupe Mosbach ». L'expression de caractères anciens reste cependant peu affirmée ce qui justifie notre réserve et l'attribution à *E. cf. mosbachensis* ; ils demeurent également distincts d'autres formes sub-contemporaines telles que *E. piveteaui* et *E. taubachensis*. Il s'agirait des derniers représentants de ces formes un peu lourdes, contemporaines de la fin du Pléistocène moyen. En effet, les chevaux de Coudoulous II sont de grande taille, (1,6-1,7 m au garrot) et assez massifs (540-550 kg), interprétés comme marqueur d'adaptation à un climat froid (Eisenmann 1991). Ces caractéristiques peuvent être la réponse aux conditions climatiques rigoureuses du stade isotopique 6 (Ehlers et Gibbards 2007).

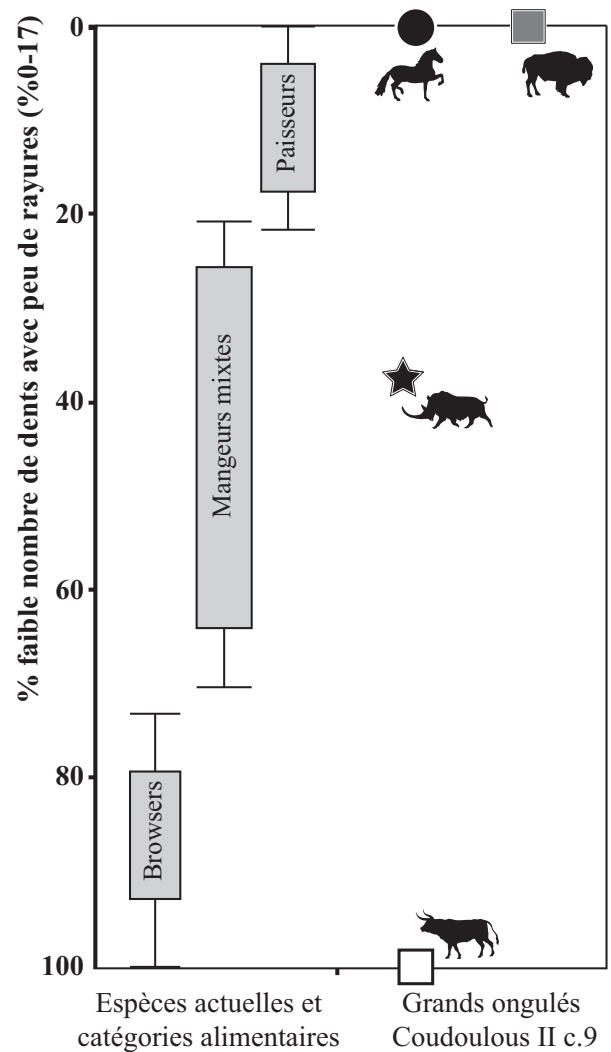


Figure 13 - Pourcentage de dents présentant 17 ou moins de rayures pour chaque espèce étudiée de la couche 9 de Coudoulous II. En gris, les plages des valeurs des herbivores actuels (données de Solounias et Semprebon 2002) séparés en trois catégories alimentaires.

Figure 13 - Percentage of teeth with 17 or fewer scratches for each studied species of level 9 of Coudoulous II. Ranges (in grey) of modern herbivore values (data from Solounias and Semprebon 2002) according to three food categories.

L'étude des restes de rhinocéros de Coudoulous II révèle la présence de deux espèces : *S. kirchbergensis* et *C. a. praecursor*. La première correspond à une forme de très grande taille. La gracilité des métapodiens de la deuxième la situe à la transition entre les formes du Pléistocène moyen (ex. La Fage) et celles plus massives du Pléistocène supérieur (ssp. *antiquitatis*). Les proboscidiens sont peu représentés ; les dimensions des quelques éléments les rapprochent de l'espèce *M. intermedius* du Pléistocène moyen final.

Le dépôt de la couche 9 de Coudoulous II a été rapporté à la fin du stade isotopique 6 d'après les études stratigraphiques et radiométriques. Il s'agit d'une couche de

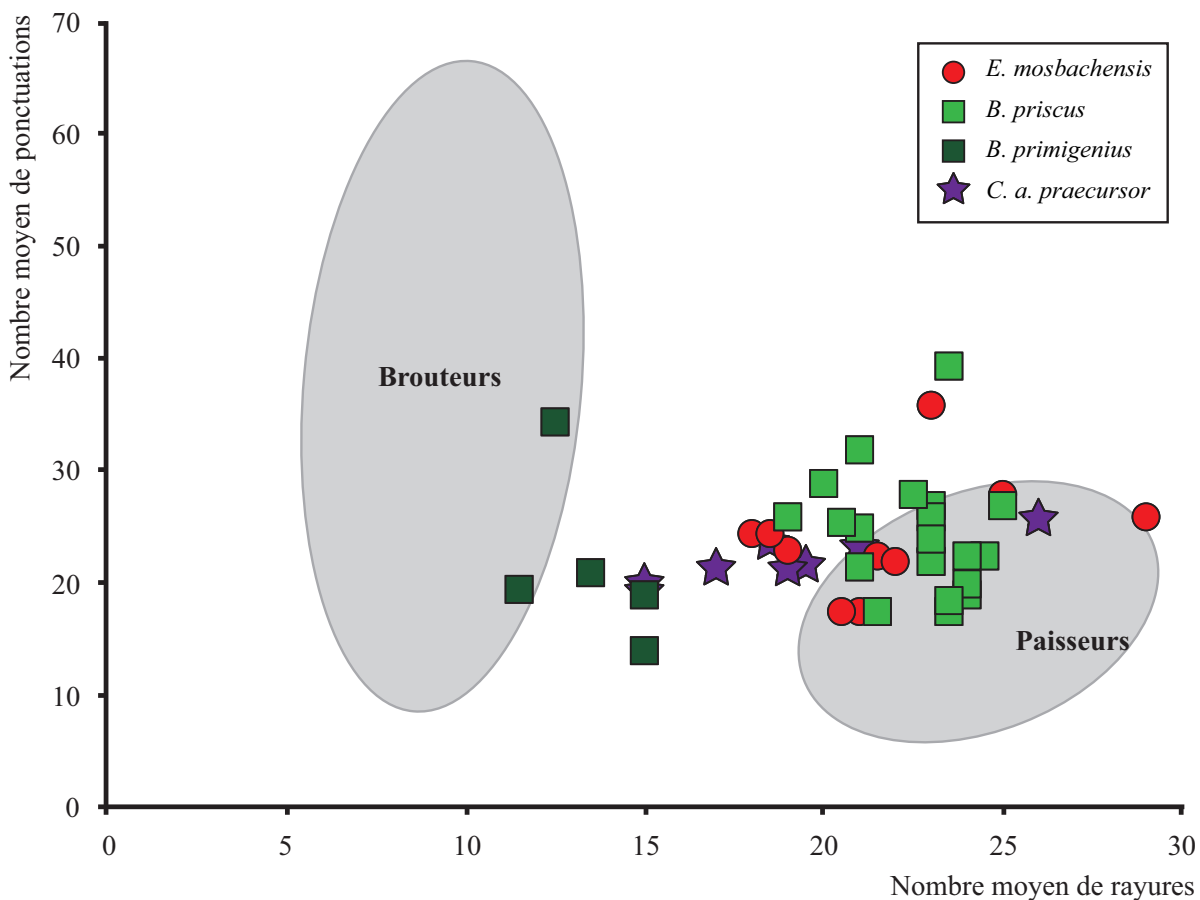


Figure 14 - Diagramme bivarié des moyennes de ponctuations et de rayures des grands ongulés de la couche 9 de Coudoulous II. Les ellipses correspondent aux ellipses gaussiennes de confiance ($p = 0,95$) sur les barycentres des brouteurs et paisseurs actuels (données de Solounias et Semprebon 2002).

Figure 14 - Bivariate diagram of average pits and scratches of large ungulates in level 9 of Coudoulous II. The ellipses correspond to the Gaussian confidence ellipses ($p = 0.95$) on the barycentre of modern grazers and browsers (data from Solounias and Semprebon, 2002).

sable argileux de faible épaisseur (moyenne de 8-9 cm et 15 cm maximum) qui dénote l'importance du ruissellement et d'un début de concrétionnement, le tout pouvant évoquer des écoulements boueux (Kervazo, rapport inédit 2006). L'ensemble du matériel fossile paraît homogène, considérant la présence de connexion (fig. 15) et l'état général des restes qui montre la même fossilisation et conservation. La densité des vestiges est importante et intimement mêlée, indiquant une mise en place synchrone. L'enfouissement a dû être rapide et implique une association (*sensu* biologique) assez étroite entre les taxons représentés. L'analyse spatiale des vestiges, leurs représentations squelettiques et leurs conditions taphonomiques, étudiées sur la totalité des taxons, sont encore à venir pour détailler la dynamique de telle accumulation. Ce 'bone-bed' est surmonté de la couche 8, plancher stalagmitique assez épais par endroit, formé durant le dernier interglaciaire ; sa base recouvre et cimentent certains ossements de la couche 9. Les études morphologiques et biométriques des grands herbivores précisent les degrés évolutifs et confirment l'appartenance de cette faune à la fin du Pléistocène moyen, que nous

attribuons à une période transitionnelle entre la fin du SIM 6 et le tout début du SIM 5 en raison de son caractère mixte (cf. *infra*). Elle correspond à un moment de changement climatique accentué induisant une association originale évoluant dans la région quercynoise. La durée, ou temps de passage, entre le pic de froid du stade 6 au stade 5 est relativement courte, estimée - à partir de l'analogie avec une autre transition entre les stades 2 à 1 (Texier et Delpech 2011) - de l'ordre de 1 000 ans, peut-être moins (Delpech et Prat 1995).

La communauté des grands herbivores de Coudoulous II est riche de cinq espèces. Le recoupement des niches écologiques des différents ongulés nous renseigne sur les conditions climatiques et les environnements végétaux. L'originalité de cette association réside dans son caractère mixte avec des taxons froids associés à des taxons tempérés. Rappelons en préambule que de nombreuses faunes préhistoriques, en particulier dans le Sud de la France, présentent cette particularité (ex. coexistence de cerf avec du renne, présence sporadique de sanglier ou de lynx dans des épisodes froids, etc.), ce qui soulève ainsi la

durée et la fréquence dans la constitution des accumulations fauniques. Une telle question est loin d'être réglée tant on constate la diversité contextuelle des gisements (géotopographique, sédimentaire,...) et les limites de datage à haute résolution. Dans notre cas, la durée du dépôt est certainement restreint, synchrone d'une ambiance climatique fraîche et tendant vers de meilleures conditions environnementales.

À Coudoulous II, l'association faunique regroupe i) *Equus* cf. *mosbachensis* considéré comme ubiquiste, ii) *Coelodonta a. praecursor*, *Mammuthus intermedius* et *Bison priscus*, taxons les plus souvent associés à des climats froids et à des environnements ouverts, et iii) *Bos primigenius trochoceros* et *Stephanorhinus kirchbergensis*, plutôt marqueurs de climats tempérés et d'environnements relativement fermés ou d'écotones. Cependant, les individus d'*E. cf. mosbachensis*, *B. primigenius* et *S. kirchbergensis* sont toujours de grande taille avec des éléments assez robustes. Or ces trois taxons suivent la loi de Bergmann (Brugal 1999 ; Van Asperen 2010 ; Uzunidis-Boutillier 2017), ce qui suggère ici leur adaptation à un climat plutôt frais. Il est largement reconnu que certaines espèces sont capables de s'adapter à différents climats et environnements (Poplin 1979 ; Delpech 1983 ; Van Kolfshoten 1995) et d'occuper ainsi des milieux voisins de leurs biotopes préférentiels. L'association de Coudoulous reflète probablement un temps assez court, climatiquement instable car passant du froid (SIM 6) au plus tempéré (SIM 5e). Les données sur la microfaune indiquent également des conditions fraîches à froides (Jeannet, Brugal et Jarry 2013), et on note également la coexistence du cerf et du renne, ou du lièvre et du lapin dans cette association. Ces conditions géo-chronoclimatiques expliquent la présence combinée de taxons tels que *B. primigenius* et *S. kirchbergensis* durant une période fraîche, et leurs cooccurrences avec des taxons réputés de milieux plus froids. Cette observation impliquerait une plus grande tolérance de la part de *S. kirchbergensis* aux températures basses que supposée précédemment (Made 2010), ce qu'indique également sa présence dans les couches du SIM 6 de Pech de l'Azé II (Guérin 1980 ;

Uzunidis-Boutillier 2017). Enfin, la région du Quercy a joué un rôle de zone-refuge durant les épisodes froids de la fin du Pléistocène moyen (Brugal et Guadelli 1999 ; Brugal et al. 2013) et favorisé ainsi la persistance ou l'arrivée précoce de taxons tels que l'Aurochs et le Rhinocéros de Merck. Le paysage, conditionné par la topographie générale (causses calcaires, rivières et vallées encaissées encadré par des falaises) induit un environnement en patchwork, dominé par une steppe parsemée de bosquets d'arbustes et d'arbres, et de plaines et couverts plus forestiers dans les zones basses, le long des cours d'eau.

Les bovinés, équidés et rhinocerotidés ont consommé au cours du temps une grande variété de végétaux attestant la richesse et la diversité des milieux locaux. La présence de plantes tendres (arbres, arbustes, broussailles) associées à des graminées est confirmée. Au cours de l'année, trois des taxons étudiés ont des préférences de type paisseur. Les chevaux consommaient préférentiellement des graminées comme cela a été observé dans diverses régions (Angleterre, Rivals et Lister 2016 ; Sibérie, Willerslev et al. 2014 ; Espagne, Rivals et al. 2017) bien qu'ils soient capables de s'adapter à la consommation de plantes plus tendres dans certains cas (Kuitens et al. 2015 ; Rivals et al. 2015 ; Uzunidis, Rivals et Brugal 2017). Les préférences alimentaires des bovinés (bisons plutôt pisseurs et Aurochs brouteurs) concordent avec les observations obtenues en Angleterre (Rivals et Lister 2016) et en France (Merceron et Madelaine 2008). Néanmoins, les populations pléistocènes pisseuses d'Aurochs du Danemark suggèrent une grande flexibilité alimentaire (Schulz et Kaiser 2007). L'alimentation de *Coelodonta* varie au cours de l'année : habituellement paisseur, il est dans le cas de Coudoulous un mangeur-mixte au moment de sa mort. La plupart des études antérieures concernent le nord de l'Europe (Guthrie 1990 ; Rivals et al. 2010 ; Rivals et Lister 2016 ; Rivals et Álvarez-Lao 2018) et souligne ce comportement de paisseur. D'autres travaux ont néanmoins mis en évidence une alimentation saisonnière flexible (Tiunov et Kirillova 2010). Le changement de diète du *Coelodonta* de Coudoulous II pourrait ainsi correspondre à une présence autour du site à une autre saison qu'*Equus* et *Bison*.

4 - Conclusions

L'étude morphométrique et paléoécologique des grands herbivores de la couche 9 de Coudoulous II apporte des informations originales. Les bovinés montrent la coexistence de *Bos* et de *Bison*, espèces *a priori* pouvant s'exclure car ne correspondant pas aux mêmes milieux et climats. Leur association n'est d'ailleurs pas si courante dans les gisements pléistocènes, et peut révéler alors des conditions climatiques particulières, telles celles que nous mettons en avant dans cette contribution (i.e., période de transition). Le premier correspond à la sous-espèce *trochoceros* qui est à Coudoulous II de grande taille, en rapport probable avec des conditions climatiques plutôt fraîches. Les vestiges de *Bison* sont plus abondants et l'analyse comparative permet de l'attribuer à *B. p. mediator*, forme bien développée dans les sites de la fin du Pléistocène moyen, et du tout début du Pléistocène supérieur vraisemblablement. Le cheval désigne une forme assez lourde et des caractères permettant de le rapprocher des derniers *mosbachensis* avec un mélange de traits annonçant les caballins s.s. Leurs dimensions, comme



Figure 15 - Éléments osseux de patte avant en connexion lâche (métacarpiens, phalange, sésamoïdes) de *Bison* de la couche 9 de Coudoulous II.

Figure 15 - Connected Bone element of fore leg (metacarpals, phalanxes, sesamoids) of *Bison* from the level 9 of Coudoulous II.

pour l'Aurochs, représentent des adaptations écotypiques à des climats plutôt froids avec une consommation d'aliments de bonne qualité. Enfin, il faut également relever la présence de deux espèces de rhinocéros : *C. a. praecursor* et *S. kirchbergensis*, même si cette dernière n'est attestée que par très peu de restes ce qui a limité l'étude. Nous pouvons néanmoins souligner sa forte taille traduisant, de pair avec les autres taxons considérés, un climat encore relativement rigoureux. Le mammoth est présent de façon anecdotique, attribuable à la forme *M. intermedius* typique de la fin du Pléistocène moyen. L'accumulation, qui s'est formée naturellement par piégeage d'ongulés dans une cavité de type aven (Brugal 2006), est remarquable à la fois par sa diversité taxinomique, reflétant un certain mélange de formes de biotopes et climats variés mais aussi par des traits évolutifs originaux en relation avec la position chronologique du dépôt. Nos données convergent pour placer cette association à la toute fin du SIM 6, avec des espèces évoluant dans un paysage composé de steppes et de bosquets d'arbres sous un climat encore frais, mais moins froid que le maximum de ce stade.

L'étude des grands herbivores (Équidés, Bovinés, Rhinocerotidés, Proboscidiens) de la couche 9 de Coudoulous II nous renseigne sur les associations fauniques qui se sont développées dans le contexte environnemental régional du Sud-ouest de la France, au sein d'une région de faible altitude (Quercy), lors de cette transition bioclimatique majeure. Elle désigne en effet la limite de deux étages du Pléistocène, correspondant à un important renouvellement faunique et le déploiement de nouvelles formes. L'exemple de Coudoulous II est intéressant car il suggère la mise en place précoce de certains taxons, et questionne sur la synchronicité ou le décalage en termes biologique ou écologique pouvant exister lors de tels événements chrono-climatiques. Cette étude a permis de bien caractériser les formes présentes et leurs degrés évolutifs et adaptatifs en comparaison avec d'autres séries fossiles et de confronter ces résultats avec les données environnementales et climatiques. L'ensemble fossile étudié constitue un rare point, bien daté et décrit, concernant les associations fauniques de cette période.

Remerciements

Les auteurs remercient les deux rapporteurs, dont F. Delpech, pour leurs commentaires et suggestions, ainsi que C. Boussat, secrétaire de rédaction de *Paleo*.

Références bibliographiques

- AOUADI N. 1997 - *Méthodes d'étude des Proboscidiens : applications à Ceyssegues et Soleihac (Haute-Loire)*. Aix-en-Provence : Aix-Marseille I, 1997. Mémoire de master II.
- 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)*. Paris : Institut de Paléontologie Humaine, 1995, 5t, Thèse de doctorat, 404 p.
- BAHAIN J.J., QINGFENG S., FALGUERES C., GARCIA T. 2010 - Datations par résonance de spin électronique et uranium-thorium (ESR/U-Th) de restes paléontologiques

provenant du site de Roman-la-Roche (Doubs, France). *Revue de Paleobiologie*, 29, p. 465-472.

BARONE R. 1986 - *Anatomie comparée des mammifères domestiques*. Paris : Vigot, 761 p.

BEDEN M., GUERIN C. 1975 - Les proboscidiens (*Mammalia*) du gisement Pléistocène Moyen des Abîmes de la Fage à Noailles (Corrèze). *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon*, 13, p. 69-87.

BELJAEVA E., DAVID A. 1975 - Die Nashörner (*Rhinocerotidae*) aus dem Faunenkomplex von Tiraspol. *Quartärpaläontologie*, p. 157-175.

BOESSNECK J. 1957 - Funde des Ures, *Bos primigenius* Bojanus, 1827, aus alluvialen Schichten Bayerns. *Säugetierkundliche Mitteilungen*, 5, p. 55-69.

BOULBES N. 2010 - Le cheval de Romain-la-Roche, *Equus achenheimensis* (*Mammalia*, *Perissodactyla*): contribution à la biochronologie des équidés caballins au Pleistocene moyen. *Revue de Paléobiologie*, 29, p. 747-770.

BOUDADI-MALIGNE M. 2010 - *Les canis pléistocènes du sud de la France approche biosystématique, évolutive et biochronologique*. Bordeaux : Université de Bordeaux 1, 2010. Thèse de doctorat, 446 p.

BRAYARD A., ESCARGUEL G., BUCHER H. 2007 - The biogeography of Early Triassic ammonoid faunas: clusters, gradients, and networks. *Geobios*, 40, p. 749-765.

BRUGAL J.-P. 1983 - *Applications des analyses multidimensionnelles à l'étude du squelette des membres des grands bovidés pléistocènes (grottes de Lune-Viel, Hérault) : perspectives évolutives*. Marseille : Université d'Aix-Marseille II, 1983. Thèse de doctorat, 450 p.

BRUGAL J.-P. 1984-1985 - Contribution à l'étude des Grands Bovidés Plio-Pléistocènes d'Europe occidentale. *Comptes rendus des séances de l'Académie des sciences de Paris*, 298, p. 671-674.

BRUGAL J.-P. 1999 - Étude de populations de grands Bovidés européens : intérêt pour la connaissance des comportements humains au Paléolithique. In : J.-P. BRUGAL, F. DAVID, J.-G. ENLOE, J. JAUBERT (Eds.), *Le Bison: gibier et moyen de subsistance des hommes du paléolithique aux Paléoindiens des Grandes Plaines*. Actes du Colloque international à Toulouse (6-10 juin 1995). Antibes, APDCA, p. 85-103.

BRUGAL J.-P. 2006 - Les gisements paléontologiques de Coudoulous (Tour-de-Faure, Lot), *Annales des Rencontres archéologiques de Saint-Céré*, 13, p. 3-17.

BRUGAL J.-P., DAVID F. 1993 - Usure dentaire, courbe de mortalité et saisonnalité : les gisements du Paléolithique moyen à grands bovidés. In : J. Desse, F. Audouin-Rouzeau (Eds.), *L'exploitation des animaux sauvages à travers le temps*, Actes des XIII^e rencontres internationales d'archéologie et d'histoire d'Antibes (15-17 octobre 1992). Antibes, p. 64-77.

- BRUGAL J.-P., GUADELLI J.-L. 1999 - La faune à 18 000±/2000 ans BP. Cartes à 1/1 000 000 et notice explicative. Cartes à 1/1 000 000 et notice explicative, ANDRA/CNF-INQUA.
- BRUGAL J.-P., AOUADI N., BUI THI M., COCHARD D., COSTAMAGNO S., ELLWOOD B., GIRARD M., JAUBERT J., JEANNET M., KERVAZO B., LE GUILLOU Y., LOUCHARTE A., QUINIF Y., RENAULT-MISKOVSKY J., THERY I. 2000 - Grotte de Coudoulous II (Tour-de-Faure, Lot). Rapport de fouilles programmées, 138 p.
- BRUGAL J.-P., JAUBERT J. 2006 - A Long Palaeolithic Sequence in Southwest France: The Karstic Sites of Coudoulous (Lot, Quercy, France). In Society for American Archaeology / Paleoanthropology Society Annual Meeting, San Juan, Puerto Rico (April 24-26, 2006). Abstracts.
- BRUGAL J.-P., BEAUVAL C., CASTEL J.-C., COSTAMAGNO S., COUMONT M.P., FOURNIER J., GERBE M., GRIGGO C., JUILLARD F., KUNTZ D. 2013 - Les peuplements mammaliens au Pléistocène moyen et supérieur en Quercy. In : M. Jarry, J.P. Brugal, C. Ferrier (Eds.), *Modalité d'occupation et exploitation des milieux au Paléolithique dans le Sud-Ouest de la France : l'exemple du Quercy*. Actes de la session C67, XVème Congrès mondial de l'UISPP à Lisbonne (septembre 2006). Paleo, suppl. n° 4, p. 145-158.
- CHAIX L., MÉNIEL P. 2001 - *Archéozoologie: les animaux et l'archéologie*. Paris : Errance, 239 p.
- CHAUVET S. 2010 - *Les dents de bovidés de l'aven de l'Arquet (Barjac, 30): Etudes paléontologiques, taphonomiques et paléobiologiques*. Aix-en-Provence : Université d'Aix-Marseille I, 2010. Mémoire de master II, 169 p.
- CHAUVIRÉ C. 1962 - *Les gisements fossilifères quaternaires de Châtillon-Saint-Jean (Drôme)*. Lyon : Université de Lyon, 1962. Thèse de doctorat. 216 p.
- COSTAMAGNO S. 1999 - Coudoulous II : taphonomie d'un aven-piège. Contribution des accumulations d'origine naturelle à l'interprétation des archéo-faunes du Paléolithique moyen. *Anthropozoologica*, 29, p. 13-32.
- COUCHOU D. I. 2006 - *Etude pétrographique et isotopique des spéléothèmes du sud-ouest de la France formés en contexte archéologique : Contribution à la connaissance des paléoclimats régionaux du stade isotopique 5*. Bordeaux : Université de Bordeaux I, 2006. Thèse de doctorat, 346 p.
- DELPECH F. 1983 - Les faunes du Paléolithique Supérieur dans le sud-ouest de la France. Paris : éditions du CNRS, 453 p.
- DELPECH F., PRAT F. 1995 - Nouvelles observations sur les faunes acheuléennes de Combe-Grenal (Domme, Dordogne), *paléol*, 7, p. 123-137.
- DIETRICH W.O. 1912 - *Elephas primigenius Fraasi, eine schwäbische Mammutrasse*. Stuttgart : Kgl. Naturalienkabinett, 106 p.
- DENG T., WANG X., FORTELIUS M., LI Q., WANG Y., TSENG Z. J., TAKEUCHI G. T., SAYLOR J. E., SÄILÄ L. K., XIE G. 2011 - Out of Tibet: Pliocene woolly rhino suggests high-plateau origin of Ice Age megaherbivores. *Science*, 333, p. 1285-1288.
- EHLERS J., GIBBARD P. L. 2007 - The extent and chronology of cenozoic global glaciation. *Quaternary international*, 164-165, p. 6-20.
- EISENMANN V. 1979 - Les métapodes d'*Equus sensu lato* (*Mammalia, Périssodactyla*). *Géobios*, 12, p. 863-886.
- EISENMANN V. 1991 - Les chevaux quaternaires européens (*Mammalia, Périssodactyla*). Taille, typologie, biostratigraphie et taxonomie. *Géobios*, 24, p. 747-759.
- EISENMANN V. 1998 - Quaternary horses: possible candidates to domestication. In : *The Horse: its domestication, diffusion and role in past communities*, XIII International Congress of Prehistoric and Protohistoric Sciences à Forlì, Italia (8-14 September 1996). ABACO, p. 27-36.
- EISENMANN V. 2010. *L'évolution des Equidés, Études mongoles et sibériennes, centrasiatiques et tibétaines* [En ligne]. <http://emscat.revues.org/index1542.html>, 41 | 2010.
- EISENMANN V., DAVID F. 1994 - Le Cheval de Mauran (Haute-Garonne) : stade de transition évolutive entre *Equus taubachensis* et *E. germanicus*? In : C. Farizy, F. David, J. Jaubert J. (Eds.), *Hommes et bisons du paléolithique moyen à Mauran, Haute-Garonne*, Gallia préhistoire, XXX^e, Paris : CNRS éditions. p. 41-46.
- EISENMANN V., SONDAAR P. Y. 1998 - Pliocene vertebrate locality of Çalta, Ankara, Turkey. *Hipparion, Geodiversitas*, 20, p. 409-439.
- ESCARGUEL G. 2008 - *Macroécologie en temps profond : motifs, rythmes et modalités des changements de biodiversité à l'échelle des temps géologiques*. Lyon : Université de Lyon I, 2008. Mémoire d'HDR, 430 p.
- FELIX J. 1912 - *Das Mammuth von Borna*. Leipzig : R. Voigtländer, 53 p.
- FERNANDEZ P. 2009 - De l'estimation de l'âge individuel dentaire au modèle descriptif des structures d'âge des cohortes fossiles: l'exemple des *Equidae* et du time-specific model en contextes paléobiologiques pléistocènes. *Bulletin de la Société préhistorique française*, 106, p. 5-14.
- FERNANDEZ P., LEGENDRE S. 2003 - Mortality curves for horses from the Middle Palaeolithic site of Bau de l'Aubesier (Vaucluse, France) : methodological, palaeo-ethnological, and palaeo-ecological approaches. *Journal of Archaeological Science*, 30, p. 1577-1598.
- FERNANDEZ P., CREGUT-BONNOURE E. 2007 - Les *Caprinae* (*Rupicaprinae, Ovibovinae, Ovinae* et *Caprinae*) de la séquence Pléistocène de Kozamika (Bulgarie du Nord) : morphométrie, biochronologie et implications phylogéniques. *Revue de Paléobiologie*, 26, p. 425-503

- FORONOVA I. 2006 - Late quaternary equids (genus *Equus*) of South-western and Southcentral Siberia. In : M. Mashkour (Ed.), *Equids in time and space*, 9th conference of the International Council of Archaeozoology à (Durham, Août 2002). Oxford : Oxbow Books, p. 20-30.
- FORSTEN A. 1988 - Middle Pleistocene replacement of stenoroid horses by caballoid horses – ecological implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 65, p. 23–33.
- FORTELIUS M., MAZZA P. P. A., SALA B. 1993 - *Stephanorhinus* (mammalia: rhinocerotidae) of the western European Pleistocene, with a revision of *S. etruscus* (Falconer, 1868). *Palaeontographia italica*, p. 63-115.
- FORTELIUS M., SOLOUNIAS N. 2000 - Functional characterization of ungulate molars using the abrasion-attrition wear gradient: a new method for reconstructing paleodiets. *American Museum Novitates*, p. 1-36.
- GARUTT N. V. 1992 - Ontogenez zubnoy sistemy sherstistogo nosoroga *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799). *Trudy Zoologicheskogo, Russian Academy of Science*, 246, p. 81–102.
- GRANGE T., BRUGAL J.-P., FLORI L., GAUTIER M., UZUNIDIS A., GEIGL E.-M. 2018 - The evolution and population diversity of bison in Pleistocene and Holocene eurasia: sex matters, *Diversity*, 10, p. 65.
- GRIGGO C. 1995 - *Significations environnementales des communautés animales pléistocènes reconnues à l'Abri Suard (Charente) et à la grotte du Bois-Ragot (Vienne)*. Bordeaux : Université de Bordeaux I. Thèse de doctorat, 207 p.
- GROMOVA V. 1949 - Le Genre *Equus*, Première partie : revue et description des formes. *Annales du Centre d'Études et de Documentation Paléontologiques*, 1955, 13, 373 p.
- GUADELLI J.-L. 1987 - *Contribution à l'étude des zoocenoses préhistoriques en Aquitaine (Wurm ancien et interstade wurmien)*. Bordeaux : Université de Bordeaux I. Thèse de doctorat, 558 p.
- GUÉRIN C. 1973 - Les trois espèces de rhinocéros (*Mammalia, Perissodactyla*) du gisement pléistocène moyen des Abîmes de La Fage à Nouailles (Corrèze). *Nouvelles archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon*, 11, p. 55-84.
- GUÉRIN C. 1980 - *Les Rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale. Comparaison avec les espèces actuelles*. Lyon : Université de Lyon I, 1980. Thèse de doctorat, 1184 p.
- GUÉRIN C. 1983a - Le gisement pléistocène supérieur de la grotte de Jaurens à Nespouls, Corrèze, France : Les rhinocerotidae (*Mammalia, Perissodactyla*). *Nouvelles archives du Muséum d'histoire naturelle de Lyon*, 21, p. 65-85.
- GUÉRIN C. 1983b - Les rhinocéros du Pléistocène moyen du dépôt de Vergranne, Doubs. *Annales scientifiques de l'université de Besançon, géologie*, 4, 5, p. 47-68.
- GUÉRIN C. 1989 - La famille des *Rhinocerotidae* (*Mammalia, Perissodactyla*) : systématique, histoire, évolution, paléoécologie. *Cranium*, 2, p. 3-14.
- GUÉRIN C. 2010 - *Coelodonta antiquitatis praecursor* (*Rhinocerotidae*) du Pléistocène moyen final de l'aven de Romain-la-Roche (Doubs, France). *Revue de Paleobiologie*, 29, p. 697-746.
- GUÉRIN C., PATOU-MATHIS M. 1996 - *Les grands mammifères plio-pleistocènes d'Europe*. Paris : Masson, 291 p.
- GUÉRIN C., VALLI A.M.F. 2000 - Le gisement Pléistocène supérieur de la grotte de Jaurens à Nespouls, Corrèze, France : les bovidae (*mammalia, artiodactyla*). *Cahiers scientifiques du Muséum de Lyon*, 1, p. 7-39.
- GUTHRIE R.D. 1990 - Late pleistocene faunal revolution. A new perspective on the extinction debate. In: L.D. Agenbroad, J.I. Mead, L.W. Nelson (Eds.), *Megafauna & Man: Discovery of America's Heartland*. Hot Springs : Mammoth Site of Hot Springs, South Dakota, Inc., p. 42-60.
- HILLSON S. 1986 - *Teeth*. Cambridge : Cambridge University Press, 376 p.
- JAUBERT J., KERVAZO B., BRUGAL J.-P., FALGUERES C., JEANNET M., LOUCHART A., MARTIN H., MAKSUD F., MOURRE V., QUINIF Y. 2005 - La séquence Pléistocène moyen de Coudoulous I (Lot). Bilan pluridisciplinaire. In : N. Molines, M.-H. Moncel, and J.-L. Monnier (Eds.), *Les premiers peuplements en Europe: Données récentes sur les modalités de peuplement et sur le cadre chronostratigraphique, géologique et paléogéographique des industries du Paléolithique ancien et moyen en Europe*. Actes du colloque international à Rennes (22-25 septembre 2003). Oxford : B. A. R., p. 237-251.
- JEANNET M., BRUGAL J.-P., JARRY M. 2013 - Microfaune et paléoclimatologie dans le Pléistocène moyen et supérieur du Quercy. Essai d'écologie quantifiée. In : M. Jarry, J.P. Brugal, C. Ferrier (Eds.), *Modalités d'occupation et exploitation des milieux au Paléolithique dans le Sud-Ouest de la France : l'exemple du Quercy*. Actes de la session C67, XVème Congrès mondial de l'UISPP à Lisbonne (septembre 2006). *Paleo*, suppl. n° 4, p. 107-144.
- KAHLKE H.D. 1977 - Die Rhinocerotidenreste aus den Travertinen von Taubach. *Quartärpaläontologie*, 2, p. 305-359.
- KAHLKE H.D. 1975 - Die Rhinocerotiden-Reste aus den Travertinen von Weimar-Ehringsdorf. *Paläontologische Abhandlungen*, p. 337-398.
- KAHLKE R.-D., LACOMBAT F. 2008 - The earliest immigration of woolly rhinoceros (*Coelodonta tologojensis, Rhinocerotidae, Mammalia*) into Europe and its adaptive evolution in Palaeartic cold stage mammal faunas. *Quaternary science reviews*, 27, p. 1951-1961.
- KIESEWALTER L. 1889 - *Skelettmessungen am Pferde als Beitrag zur theoretischen Grundlage der Beurteilungslehre des Pferdes*. Leipzig : Université de Leipzig, 1889. Thèse de doctorat, 38 p.

- KUITEMS M., VAN DER PLICHT J., DRUCKER D.G., VAN KOLFSCHOTEN T., PALSTRA S.W.L., BOCHERENS H. 2015 - Carbon and nitrogen stable isotopes of well-preserved Middle Pleistocene bone collagen from Schöningen (Germany) and their paleoecological implications. *Journal of Human Evolution*, Special Issue: Excavations at Schöningen: New Insights into Middle Pleistocene Lifeways in Northern Europe, 89, p. 105-113.
- KUNTZ D. 2011 - *Ostéométrie et migration(s) du renne (Rangifer tarandus) dans le Sud-Ouest de la France au cours du dernier Pléniglaciaire et du Tardiglaciaire (21500 - 13000 ca. BP)*. Toulouse : Université de Toulouse II, 2011. Thèse de doctorat, 467 p.
- KURTÉN B. 2007 - *Pleistocene mammals of Europe*. New Brunswick et Londres : AldineTransaction, 326 p.
- KUZMIN Y. 2010 - Extinction of the woolly mammoth (*Mammuthus primigenius*) and woolly rhinoceros (*Coelodonta antiquitatis*) in Eurasia: Review of chronological and environmental issues. *Boreas*, 39, p. 247-261.
- LABE B., GUERIN C. 2005 - Réhabilitation de *Mammuthus intermedius* (Jourdan, 1861), un mammoth (*Mammalia, Elephantidae*) du Pléistocène moyen récent d'Europe. *Palevol*, 4, p. 235-242.
- LACOMBAT F. 2003 - *Étude des rhinocéros du Pléistocène de l'Europe méditerranéenne et du Massif Central Paléontologie, phylogénie et biostratigraphie*. Paris : Museum national d'histoire naturelle, 2003. Thèse de doctorat, 511 p.
- LACOMBAT F. 2009 - Biochronologie et grands mammifères au Pléistocène moyen et supérieur en Europe occidentale: l'apport des *Rhinocerotidae* (genre *Stephanorhinus*). *Quaternaire*, 52, p. 429-435.
- LAVOCAT R. 1966 - *Atlas de la préhistoire*. Tome III : faunes et flores préhistoriques de l'Europe occidentale. Paris : Boubée, 489 p.
- MADE (van der) J. 2010 - The rhinos from the Middle Pleistocene of Neumark-Nord (Saxony-Anhalt). *Veröffentlichungen des Landesamtes für Archeologie*, 62, p. 432-527.
- MAGNIEZ P. 2010 - *Étude paléontologique des artiodactyles de la grotte Tournal (Bize-Minervois, Aude, France) étude taphonomique, archéozoologique et paléocécologique des grands Mammifères dans leur cadre biostratigraphique et paléoenvironnemental*. Perpignan : Université de Perpignan, 2010. Thèse de doctorat, 792 p.
- MAGNIEZ P., BOULBES N., BRUGAL J.P. 2017 - Variations de la taille corporelle chez les ongulés pléistocènes : implications paléocécologiques et taphonomiques. In : J.P. Brugal (Ed.) *TaphonomieS*. Paris : Edition des Archives Contemporaines, p. 454-471
- MASSAUD J. 1984 - Le *Bos primigenius* de la vallée des Eaux-Clares (Torsac-Charente). *Société speleologique et préhistorique de Bordeaux*, 25, p. 1-72.
- MASSILANI D., GUIMARAES S., BRUGAL J.P., BENNETT E.A., TOKARSKA M., ARBOGAST R.A., BARYSHNIKOV G., BOESKOROV G., CASTEL J.C., DAVYDOV S., MADELAINE S., PUTELET O., SPASSKAYA N., UERPMANN H.P., GRANGE T., GEIGL E.M. 2016 - Past climate changes, population dynamics and the origin of *Bison* in Europe. *BMC Biology*, 14, 93.
- MATOLCSI J. 1970 - Historische Erforschung der Körpergrösse des Rindes auf Grund von ungarischem Knochenmaterial. *Zeitschrift für Tierzucht und Zuchtungsbiologie*, 87, p. 89-137.
- McCUAIG BALKWILL D., CUMBAA S.L. 1992 - *A guide to the identification of postcranial bones of Bos taurus and Bison bison*. Ottawa : Syllogeus, 274 p.
- MERCERON G., MADELAINE S. 2008 - Molar microwear pattern and palaeoecology of ungulates from La Berbie (Dordogne, France): environment of Neanderthals and modern human populations of the Middle/Upper Palaeolithic. *Boreas*, 35, p. 272-278.
- MHILBACHLER M.C., RIVALS F., SOLOUNIAS N., SEMPREBON G.M. 2011 - Dietary change and evolution of horses in North America. *Science*, 331, p. 1178-1181.
- MOURER-CHAUVIRE C. 1972 - Étude de nouveaux restes de vertébrés provenant de la carrière Fournier à Châtillon-Saint-Jean. III. Artiodactyles, chevaux, oiseaux. *Bulletin de l'Association française pour l'étude du quaternaire*, 9, p. 271-305.
- MUSIL R. (von) 1977 - Die Equidenreste aus den Travertisen von Taubach. *Quartärpaläontologie*, 2, p. 237-264.
- ORLOVA L. A., KUZMIN Y. V., DEMENTIEV V. N. 2004 - A Review of the Evidence for Extinction Chronologies for Five Species of Upper Pleistocene Megafauna in Siberia. *Radiocarbon*, 46, p. 301-314.
- PALES L., GARCIA M. A. 1981 - *Atlas ostéologique pour servir à l'identification des mammifères du Quaternaire. Herbivores*. Paris : éditions du CNRS, 177 p.
- PANDOLFI L., GAETA M., PETRONIO C. 2013 - The skull of *Stephanorhinus hemitoechus* (*Mammalia, Rhinocerotidae*) from the middle Pleistocene of campagna romana (Rome, central Italy): Biochronological and paleobiogeographic implications. *Bulletin of Geosciences*, 88, p. 51-62.
- PAUPE P., GUERIN C., LABE B., ROUSSELIERES F. 2010 - Les mammoths (*Proboscidea, Elephantidae*) du Pléistocène moyen final de l'aven de Romain-la-Roche (Doubs, France). *Revue de Paleobiologie*, 29, p.803-825.
- PETRONIO C., SARDELLA R. 2001 - Mammal faunas from Ponte Galeria Formation. In : R. Sardella (Ed.) *Galerian and Aurelian Fossiliferous Localities in the Rome Area*, EuroMam, p. 22-24.
- POPLIN F. 1979 - Le destin de la grande faune européenne à la fin des Temps glaciaires : le changement de nature et l'appel de la domestication. In : D. SONNEVILLE-BORDES (Ed.) *La fin des Temps glaciaires en Europe : chronostratigraphie et écologie des cultures du Paléolithique final*. Colloques internationaux du CNRS à Talence (24-28 mai 1977), p. 77-84.

- PRAT F. 1980 - *Les Équidés villafranchiens en France: genre Equus*. Paris : éditions du CNRS, 290 p.
- RIVALS F., MIHLBACHLER M.C., SOLOUNIAS N., MOL D., SEMPREBON G.M., DE VOS J., KALTHOFF D.C. 2010 - Palaeoecology of the Mammoth Steppe fauna from the late Pleistocene of the North Sea and Alaska: Separating species preferences from geographic influence in paleoecological dental wear analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 286, p. 42-54.
- RIVALS F., PRIGNANO L., SEMPREBON G.M., LOZANO S. 2015 - A tool for determining duration of mortality events in archaeological assemblages using extant ungulate microwear. *Scientific Reports*, 5, 17330.
- RIVALS F., LISTER A.M., 2016 - Dietary flexibility and niche partitioning of large herbivores through the Pleistocene of Britain. *Quaternary Science Reviews*, 146, p. 116-133.
- RIVALS F., UZUNIDIS A., SANZ M., DAURA J. 2017 - Faunal dietary response to the Heinrich Event 4 in southwestern Europe. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 473, p. 123-130.
- RIVALS F., ÁLVAREZ-LAO D.J. 2018 - Ungulate dietary traits and plasticity in zones of ecological transition inferred from late Pleistocene assemblages at Jou Puerta and Rexidora in the Cantabrian Region of northern Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 499, p. 123-130.
- SAARINEN J., ERONEN J., FORTELIUS M., SEPPÄ H., LISTER A.M. 2016 - Patterns of diet and body mass of large ungulates from the Pleistocene of Western Europe, and their relation to vegetation. *Palaeontologia Electronica* 19.3.32A, p. 1–58.
- SÁNCHEZ-HERNÁNDEZ C., RIVALS F., BLASCO R., ROSELL J. 2015 - Tale of two timescales: Combining tooth wear methods with different temporal resolutions to detect seasonality of Palaeolithic hominin occupational patterns. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 6, p. 790-797.
- SARDELLA R., CALOI L., DI STEFANO G., PALOMBO M. R., PETRONIO C., ABBAZZI L., AZZAROLI A., FICCARELLI G., MAZZA P., MEZZABOTTA C., ROOK L., TORRE D., ARGENTI P., CAPASSO BARBATO L., KOTSAKIS T., GLIOZZI E., MASINI F., SALA B. 1998 - Mammal fauna turnover in Italy from Middle Pliocene to the Holocene. *Mededelingen*, p. 499-512.
- SCHERTZ E. 1936 - Der Geschlechts-Unterschied an Metapodien von Bison. *Senckenbergiana*, 1-2, p. 357-381.
- SCHULZ E., KAISER T.M. 2007 - Feeding strategy of the Urus *Bos primigenius* Bojanus, 1827 from the Holocene of Denmark. *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*, 259, p. 155-164.
- SEMPREBON, G., GODFREY, L.R., SOLOUNIAS, N., SUTHERLAND, M.R., JUNGERS, W.L., 2004 - Can low-magnification stereomicroscopy reveal diet? *Journal of Human Evolution*, p. 115-144.
- SEMPREBON G.M., RIVALS F. 2007 - Was grass more prevalent in the pronghorn past? An assessment of the dietary adaptations of Miocene to Recent *Antilocapridae* (*Mammalia: Artiodactyla*). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 253, p. 332-347.
- SLOTT-MOLLER R. 1990 - La faune. In J. Jaubert, M. Lorblanchet, H. Laville, R. Slott-Moller, A. Turq, J.-P. Brugal (Eds.), *Chasseurs d'Aurochs de La Borde: un site du Paléolithique moyen (Livernon, Lot)*. Paris : Éditions de la Maison des sciences de l'Homme, p. 33-68.
- SOLOUNIAS N., HAYEK L.-A.C. 1993 - New methods of tooth microwear analysis and application to dietary determination of two extinct antelopes. *Journal of Zoology*, 229, p. 421-445.
- SOLOUNIAS N., SEMPREBON G. 2002 - Advances in the reconstruction of ungulate ecomorphology with application to early fossil equids. *American museum novitates*, 3366, 49.
- SONDAAR P. Y. 1968 - The osteology of the *manus* of fossil and recent *Equidae* with special reference to phylogeny and function. Amsterdam : N.V. Noord-Hollandsche Uitgevers Maatschappij, p. 1-74.
- SOUBRIER J., GOWER G., CHEN K., RICHARDS S.M., LLAMAS B., MITCHELL K.J., HO S.Y.W., KOSINTSEV P., LEE M.Y., BARYSHNIKOV G., BOLLONGINO R., BOVER P., BURGER J., CHIVALL D., CREGUTBONNOURE E., DECKER J.E., DORONICHEV V.B., DOUKA K., FORDHAM D.A., FONTANA F., FRITZ C., GLIMMERVEEN J., GOLOVANOVA L.V., GROVES C., GUERRESCHI A., HAAK W., HIGHAM T., HOFMAN, KAMINSKA E., IMMEL A., JULIEN M.A., KRAUSE J., KROTOVA O., LANGBEIN F., LARSON G., ROHRLACH A., SCHEU A., SCHNABEL R.D., TAYLOR J.F., TOKARSKA M., TOSELLO G., PLICHT J.VAN DER, LOENEN A. VAN, VIGNE J.D., WOOLEY O., ORLANDO L., KOWALCZYK R., SHAPIRO B., COOPER A. 2016 - Early cave art and ancient DNA record the origin of European bison. *Nature Communications*, 7, 13158.
- STUART A., LISTER A. 2007 - Patterns of Late Quaternary megafaunal extinctions in Europe and northern Asia. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 259, p. 287-297.
- TEXIER P.J., DELPECH F. 2011 - Les paléoenvironnements de la Grande Plaine Européenne au Tardiglaciaire. In *Mille et une femmes de la fin des temps glaciaires*. Paris : Éditions de la Réunion des musées nationaux, p. 17-29
- THÉRY-PARISOT I., RENAULT-MISKOVSKY J., GIRARD M., BRUGAL J.-P., KERVASO B. 2008 - Étude paléobotanique des dépôts du pléistocène supérieur de la grotte de Coudoulous II (Tour-de-Faure, Lot, France). *Quaternaire*, 19, p. 205-216.
- TIUNOV A.V., KIRILLOVA I.V. 2010 - Stable isotope ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ and $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) composition of the woolly rhinoceros *Coelodonta antiquitatis* horn suggests seasonal changes in the diet. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 24, p. 3146-3150.

- TONG H.-W. 2012 - Evolution of the non-*Coelodonta* dicerosine lineage in China. *Comptes rendus Palevol*, 11, p. 555-562.
- TONG H.-W., WU X. 2010 - *Stephanorhinus kirchbergensis* (Rhinocerotidae, Mammalia) from the Rhino Cave in Shennongjia, Hubei. *Chinese Science Bulletin*, 55, p. 1157-1168.
- UERPMMANN H. P. 1982 - Faunal Remains from Shams Ed-Din Tannira, a Halafian Site in Northern Syria. *Berytus Archaeological Studies Beyrouth*, 30, p. 3-52.
- UZUNIDIS-BOUTILLIER, A. 2017 - *Grands herbivores de la fin du Pléistocène moyen au début du Pléistocène supérieur dans le sud de la France. Implications anthropologiques pour la lignée néandertalienne*. Aix-en-Provence : Aix-Marseille université. Thèse de doctorat, 788 p.
- UZUNIDIS A., RIVALS F., BRUGAL J.-P. 2017 - Relation between morphology and dietary traits in horse jugal upper teeth during the middle Pleistocene in Southern France. *Quaternaire*, 28, p. 303-312.
- VAN ASPEREN E.N. 2010 - Ecomorphological adaptations to climate and substrate in late Middle Pleistocene caballoid horses. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 297, p. 584-596.
- VAN VUURE T. 2005 - *Retracing the Aurochs history, morphology and ecology of an extinct wild ox*. Sofia : Pensoft, 432 p.
- VERCOUTÈRE C., GUÉRIN C. 2010 - Les *Bovidae* (Mammalia, Artiodactyla) du Pléistocène moyen final de l'aven de Romain-la-Roche (Doubs, France). *Revue de Paleobiologie*, 29, p. 655-696.
- VAN KOLFSCHOTEN T. 1995 - On the application of fossil mammals to the reconstruction of the palaeoenvironment of northwestern Europe. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 38, 1, p. 73-84.
- WALKER A., HOECK H.N., PEREZ L. 1978 - Mammalian teeth as an indicator of diet. *Science*, 201, p. 908-910.
- WILLERSLEV E., DAVISON J., MOORA M., ZOBEL M., COISSAC E., EDWARDS M.E., LORENZEN E.D., VESTERGÅRD M., GUSSAROVA G., HAILE J., CRAINE J., GIELLY L., BOESSENKOOL S., EPP L.S., PEARMAN P.B., CHEDDADI R., MURRAY D., BRÅTHEN K.A., YOCOZ N., BINNEY H., CRUAUD C., WINCKER P., GOSLAR T., ALSOS I.G., BELLEMAIN E., BRYSTING A.K., ELVEN R., SØNSTEBØ J.H., MURTON J., SHER A., RASMUSSEN M., RØNN R., MOURIER T., COOPER A., AUSTIN J., MÖLLER P., FROESE D., ZAZULA G., POMPANON F., RIOUX D., NIDERKORN V., TIKHONOV A., SAVVINOV G., ROBERTS R.G., MACPHEE R.D.E., GILBERT M.T.P., KJÆR K.H., ORLANDO L., BROCHMANN C., TABERLET P. 2014 - Fifty thousand years of Arctic vegetation and megafaunal diet. *Nature*, 506, p. 47-51.
- WRIGHT E., VINER-DANIELS S. 2015 - Geographical variation in the size and shape of the European Aurochs (*Bos primigenius*). *Journal of Archaeological Science*, 54, p. 8-22
- WILLOUGHBY D. P. 1974 - *The empire of Equus*. New-York : A.S. Barnes and company, 475 p.
-

