

## RÉSUMÉS DE THÈSE

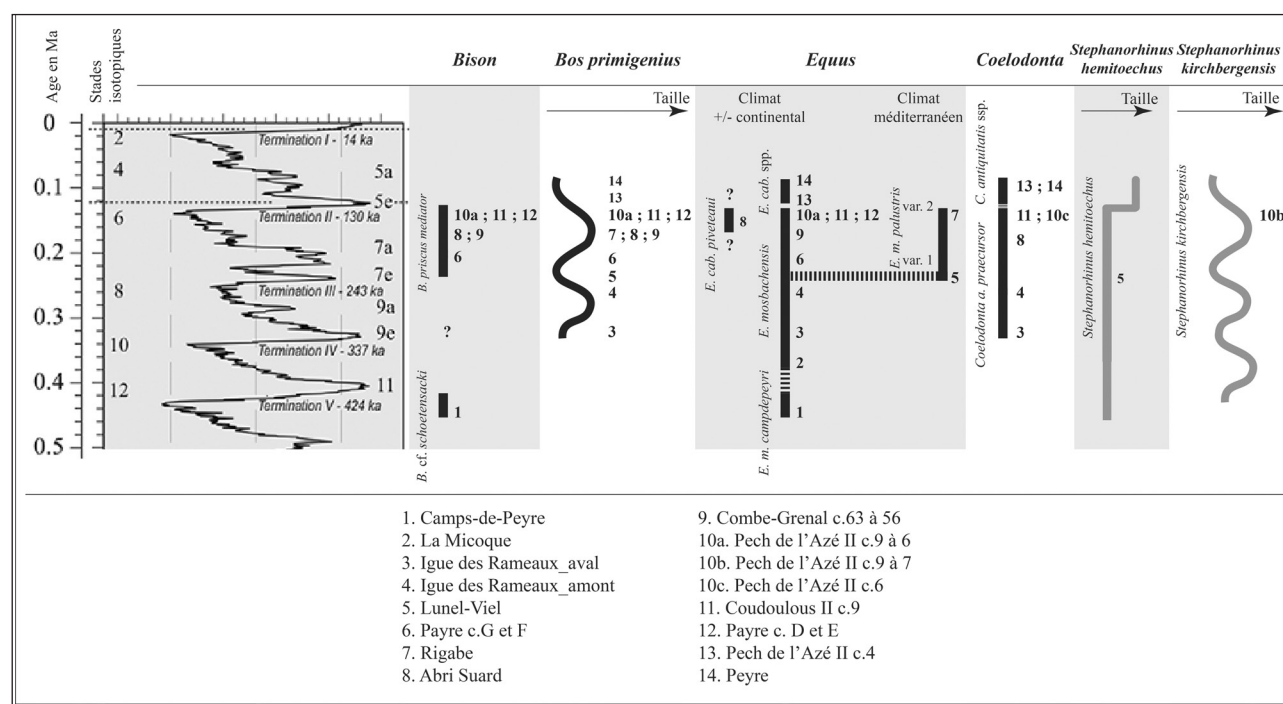
**Antigone UZUNIDIS-BOUTILLIER (2017)** – *Grands herbivores de la fin du Pléistocène moyen au début du Pléistocène supérieur dans le Sud de la France. Implications anthropologiques pour la lignée néandertalienne.* Thèse de doctorat sous la direction de J.-P. Brugal (DR1 CNRS), soutenue le 21 novembre 2017 à Aix-Marseille université devant le jury composé de P.-O. Antoine (président, professeur à l'université Montpellier 2), J.-P. Bracco (examinateur, professeur à Aix-Marseille Université), J.-P. Brugal (directeur, DR1 CNRS), S. Costamagno (examinatrice, DR2 CNRS), J.-L. Gueddelli (rapporteur, DR2 CNRS) et F. Rivals (rapporteur, professeur à l'IPHES, Tarragone).

**D'**importantes et régulières variations climatiques et environnementales marquent le Pléistocène et elles ont un impact certain sur les faunes quaternaires. Notre travail a porté sur les grands herbivores du Sud de la France (*Bos*, *Bison*, *Equus*, *Coelodonta* et *Stephanorhinus*) afin d'étudier leur évolution morphologique, morphométrique et écométrique (méso- et micro-usure dentaire) pendant une période particulière : la transition entre le Pléistocène moyen et le Pléistocène supérieur. L'évaluation et la description des adaptations anatomiques de ces taxons ont permis d'établir leurs potentiels biochronologiques, et de restituer la position relative des différentes séquences et sites du corpus. De plus, il a été possible de préciser certains comportements et régime alimentaire en relation avec les contextes environnementaux locaux. Par ailleurs, ces grands ongulés étant parmi les proies préférentielles des groupes humains paléolithiques, une meilleure connaissance de leurs gabarits,

écologie et éthologie, induisant une meilleure définition de l'environnement local (couvert végétal, climat...), a permis d'importantes déductions sur les aspects socio-économiques et culturels des hommes, notamment en termes de stratégies d'acquisition et d'occupation de territoire.

### Contextes chronologique et géographique

La fin du Pléistocène moyen et le début du Pléistocène supérieur (SIM – stades isotopiques marins – 12 à 5) est une période de variations climatiques d'une grande amplitude. Elle est notamment marquée par l'important refroidissement du SIM 6 suivi par la longue période de réchauffement climatique du SIM 5 marquant la transition entre les deux périodes et dont l'impact sur les lignées spécifiques est encore mal connu.



**Fig. 1** – Stades évolutifs des bovinés, équidés et rhinocerotidés à la fin du Pléistocène moyen et au début du Pléistocène supérieur dans le Sud de la France.

Les gisements et faunes étudiés proviennent de deux régions caractérisées par des géographie, climat et environnement contrastés : le Sud-Ouest (influence atlantique) et le Sud-Est (influence méditerranéenne) de la France. Ce sont des régions riches en sites fossilifères livrant des séries importantes de restes de grands herbivores permettant des observations robustes. Onze gisements ont été sélectionnés correspondant à la fois à des accumulations d'origine anthropique (La Micoque, Payre, Rigabe, Combe-Grenal, Suard), d'origine naturelle (Camp-de-Peyre, Igue des Rameaux, Lunel-Viel, Coudoulous II, Peyre) et non déterminée (Pech de l'Azé II). Au total, 7115 restes osseux et dentaires ont été étudiés avec un matériel d'étude largement dominé par *Equus* (53%) suivi par *Bos* (33%), *Bison* (10%), *Coelodonta* (2%), *S. kirchbergensis* (1%) et *S. hemitoechus* (1%).

### Approches paléontologique, écologique et statistiques

Une méthode combinant des analyses paléontologiques et paléoécologiques, soutenue par de nombreux tests statistiques, a été élaborée. Dans un premier temps, les différentes populations étudiées ont été décrites quantitativement et qualitativement grâce à des données morphométriques et des observations anatomiques. Ensuite, une reconstitution de l'alimentation des grands herbivores à l'aide de l'observation de l'usure de l'émail (mésos- et micro-usure dentaire) a été réalisée. Ce facteur nous informe sur le comportement des espèces et dépend directement de la composition du biome végétal. Il permet donc de restituer l'environnement local d'un site et de discuter de l'éthologie des herbivores. Le gabarit de chacune des populations d'ongulés a également été estimé pour être mis en relation avec les conditions climatiques et environnementales.

### Apport des grands herbivores pour la biochronologie

Plusieurs espèces et stades évolutifs ont été mis en évidence pour chacun des taxons étudiés : *Bos primigenius*, *Bison* cf. *schoetensacki* et *Bison priscus*, *Equus mosbachensis campdepeyri*, *Equus mosbachensis*, *Equus mosbachensis palustris*, *Equus caballus piveteaui* et *Equus caballus* spp., *Coelodonta antiquitatis praecursor* et *Coelodonta antiquitatis* spp., *Stephanorhinus kirchbergensis* et *Stephanorhinus hemitoechus*. Les tendances évolutives varient selon les espèces étudiées (fig. 1) :

- chez les bisons, le taxon *B. priscus* semble succéder à *B. schoetensacki* ;
- le gabarit des individus des séries de *B. primigenius* et *S. kirchbergensis* varient vraisemblablement en fonction du climat, avec des animaux plus lourds lors des stades glaciaires ;
- deux formes ont été observées chez *S. hemitoechus* : l'une légère durant le Pléistocène moyen et l'autre, plus lourde, au Pléistocène supérieur ;

– chez *Coelodonta* et *Equus* plusieurs stades évolutifs ont été décrits correspondant à des formes chronologiques ou géographiques.

Les taxons *Equus*, *Coelodonta* et *S. hemitoechus* constituent de bons marqueurs biochronologiques. Le remplacement de *C. a. praecursor* par *C. a. antiquitatis* et celui de la forme légère par la forme lourde de *S. hemitoechus* se situent à la transition entre Pléistocène moyen et supérieur. En revanche, chez les chevaux, la forme cabaline (*E. c. piveteaui*) apparaît avant, dès le SIM 6 et elle est contemporaine des derniers *mosbachensis*.

### Adaptations des grands herbivores aux environnements et climats locaux

Chaque taxon étudié présente des stratégies adaptatives propres.

L'alimentation des bovinés et leurs poids sont légèrement corrélés : les populations paiseuses (*grazer*) tendent à être plus lourdes que les brouteurs (*browser*) ou les mangeurs mixtes (*mixed feeder*). Chez les aurochs, la latitude (plus élevée) et la température (plus froide) influence leurs poids. Ainsi, les individus du Sud-Ouest de la France tendent à être plus lourds que ceux du Sud-Est et cette différence semble encore plus marquée durant les périodes glaciaires. Il est important de prendre en compte cette observation pour des comparaisons futures entre populations d'aurochs sur une large échelle géographique. Chez les bisons, le dimorphisme sexuel évolue au cours du temps : il tend à se réduire durant les stades interglaciaires alors qu'il augmente durant les stades glaciaires. Ce phénomène peut être rapporté à une diminution de la compétition sexuelle et probablement à une distribution plus éparse des troupeaux et groupes d'individus durant les stades interglaciaires.

Aucune corrélation n'existe entre les catégories alimentaires définies par l'étude de l'usure dentaire et le gabarit des chevaux. En revanche, ce dernier et les proportions du squelette (en particulier des membres) dépendent directement de l'environnement et du climat. Les chevaux présentent ainsi des adaptations spécifiques en fonction des ambiances climatiques (plus ou moins sèches), du couvert végétal (plus ou moins arboré) et/ou des ressources alimentaires présentes (plus ou moins nutritives).

Chez *Coelodonta*, la taille des carpiens/tarsiens augmente durant les stades interglaciaires et se réduit durant les stades glaciaires. Cette tendance rappelle la loi d'Allen qui stipule que chez certains mammifères soumis à un climat chaud, les membres tendent à être plus longs que chez leurs homologues soumis à un climat froid. Chez *S. kirchbergensis*, le gabarit des populations des stades glaciaires est plus important que celui des populations des stades interglaciaires. Cette tendance s'accorde avec la loi de Bergmann qui stipule que les proportions générales du corps des mammifères soumis à un climat froid sont plus importantes que chez leurs homologues de climat plus tempéré. L'évolution du poids de *S. hemitoechus* semble uniquement chronologique avec une forme légère

au Pléistocène moyen suivi d'une forme plus lourde au Pléistocène supérieur.

### Apport des études éco-éthologiques à la connaissance des groupes humains

L'étude de la micro-usure dentaire permet de déterminer la durée de l'accumulation d'une population fossile pour une espèce donnée (méthode *in* Rivals *et al.*, 2015) selon trois catégories : une saison, plusieurs saisons contigües, plusieurs saisons non contigües. Nous avons comparé les temps d'accumulation pour les taxons les mieux représentés du corpus, soit les chevaux et les aurochs, en considérant la nature de l'origine des gisements (naturelle ou anthropique).

Dans le cas des aurochs, les accumulations ont toujours duré une unique saison dans les sites archéologiques comme paléontologiques. C'est également le cas pour les chevaux issus des accumulations naturelles. En revanche, les assemblages de chevaux provenant des sites archéologiques correspondent le plus souvent à plusieurs saisons contigües.

L'observation des durées d'accumulation pour les sites paléontologiques permet de déduire que les aurochs et les chevaux n'occupent généralement les abords des sites que durant une seule saison (très probablement sur plusieurs années). Ceci peut être expliqué par leurs déplacements (migratoires ?) au sein de leur territoire.

La récurrence observée pour les chevaux dans les sites archéologiques implique donc que les êtres humains ont acquis les chevaux même lorsque ceux-ci n'étaient pas à proximité immédiate. Ces observations permettent de déduire que dès le Pléistocène moyen, les groupes pré-historiques développent des stratégies d'acquisition déjà très spécifiques, centrées sur les chevaux et beaucoup plus occasionnelle pour les aurochs.

Les sites paléontologiques étudiés regroupant à la fois des repaires d'hyènes et des avens-pièges, les temps d'accumulation observés pour ce groupe de sites impliquent donc que les stratégies d'acquisition et la gestion de leur territoire par les êtres humains sont distinctes de celles de leurs compétiteurs principaux. L'acquisition d'espèces particulières au détriment de celles qui se situent dans l'environnement plus immédiat du site correspond à des choix spécifiques des groupes humains pré-Néandertaliens et repose donc sur une organisation dans l'espace et le temps.

### Conclusions

Plusieurs problématiques paléontologiques, éco-éthologiques et archéologiques ont pu être abordées grâce aux résultats de ce travail. Dans un premier temps, nous avons pu préciser les étapes évolutives de cinq genres à la transition entre le Pléistocène moyen et le Pléistocène supérieur : *Bos*, *Bison*, *Equus*, *Coelodonta* et *Stephanorhinus* et ainsi déterminer leur potentiel biochronologique. Notre travail a également permis d'établir les modalités adaptatives de chacun de ces taxons aux contextes environnementaux et de mieux définir et inscrire ces données dans les paysages locaux. Enfin, cette approche plurielle a apporté de nouvelles pistes sur les comportements cynégétiques des groupes humains qui soulignent leurs complexités dès le Pléistocène moyen.

### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- 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, art. n° 17330 [en ligne].