

ARTIODACTYLES (*Mammalia*) DU PLÉISTOCÈNE MOYEN DE VERGRANNE (Doubs)

par

Denis GERAADS *

Résumé

Les Artiodactyles de Vergranne sont le sanglier, l'élan, le cerf, le chevreuil, et le bison. Cette association rappelle les sites d'Europe Centrale, et suggère que, écologiquement et chronologiquement, Vergranne est plus proche de Mauer que des autres sites à Hominidés de France.

Abstract

The Artiodactyla from Vergranne are the wild boar, elk, deer, roe deer and bison. This faunal complex recalls of the sites of Central Europe, and suggests that, in age and environment, Vergranne is closer to Mauer than to the other French Hominid-bearing sites.

Comme la plupart des groupes, les Artiodactyles ne sont représentés à Vergranne que par un faible nombre d'individus et d'espèces, malgré l'abondance des pièces (M. Campy, 1982, fig.19). La plupart des fossiles sont localisées dans le siphon sud et surtout dans la partie nord, à la base du remplissage fossilifère. L'étude systématique fait apparaître l'existence des 5 espèces seulement.

SUIDAE

Sus cf. *scrofa* L.

Les zones 1, 2 (et 3 ?) ont livré quelques os des membres d'un individu très jeune. Leurs numéros laissent penser qu'ils proviennent du niveau Cl₃.

346-352, extrémité distale d'humérus

371, radius sans épiphyses

397, extrémité distale de tibia sans épiphyse

478, McIII, sans épiphyse distale

379, phalange I, sans épiphyse proximale

Ce n'est cependant qu'avec réserves que j'inscris cette espèce dans la liste faunique du niveau inférieur de Vergranne.

CERVIDAE

Alces cf. *carnutorum* (Laugel, 1862)
= ? *A. latifrons* (Johnson, 1874)

L'élan constitue le principal intérêt des Ruminants de Vergranne, ce cervidé étant par ailleurs très rare en France.

Liste des principales pièces (nombre minimum d'individus) :

Premier individu (entièrement en C4)

1252 : mandibule gauche avec DP₂ - DP₄, P₂ - M₂ ; DP² - M² gauches ; 2 incisives de lait. Au même individu appartiennent presque certainement : 855, 856, 857 : dents jugales de lait ; 846 : M¹ ; 831, 833, 843, 844, 891 : C, I et DI.

Deuxième individu

A2 : 1337, 1339, 1376, 1377, 1378-1 et 2 : dents jugales définitives.
Appartiennent peut-être au même individu : B3-591 et B4-830 : I₁ et I₂ ; tarsiens et phalanges en AI, BI, A2

* Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et Paléontologie Humaine - Université PARIS VI - 4 pl. Jussieu - 75230 PARIS CEDEX 05, et L.A. 49 du CNRS, Musée de l'Homme, place du Trocadéro, 75116 PARIS.

Troisième individu

C2 : 1208 : mandibule droite en mauvais état ; 1253 : 2 rangées dentaires supérieures ; Appartiennent probablement au même individu (BO) : 1107, 1108, 1109, 1155 : dents jugales inférieures ; divers os d'un même membre antérieur droit (v. tableau de mensurations).

Quatrième individu (A7, 8, 9)

1883, 1884, 1922, 2011 : dents jugales définitives ; 1965, 1966, 1967 : carpiens ; 1800, 1801, 1813 : phalanges et tarsiens incomplets. Il faut donc remarquer l'absence de tout fragment de bois.

I. DESCRIPTION**A. Dentition**

Les dents jugales présentent toutes les caractéristiques des élans : prémolaires grandes, les inférieures molarisées ; paracône, métacone, métaconide et entocône concaves ; pli protoconal ; repli métastylaire sur M³. La confusion avec d'autres grands Cervidés est impossible. Dimensions, proportions des dents et morphologie générale sont très voisines de celles de l'élan actuel, *Alces alces* (L.), et les dents seules ne permettraient pas de séparer l'élan de Vergranne de cette espèce. Je me limiterai donc à quelques remarques sur la dentition.

Les prémolaires supérieures portent de fortes formations accessoires dans la vallée. P³ diffère très peu de P⁴

L'importance de la colonnette sur les molaires décroît dans le sens M¹-M³-M². Les molaires sont à peu près carrées (L#I) ; M¹ est plus étroite que P⁴. Tous ces caractères se retrouvent chez l'élan actuel.

Le développement du repli métastylaire de M³ est variable. Sur A8-2011 (pl.I, fig.2) il rejoint le mésostyle par l'intermédiaire d'un tubercule cingulaire mais sur C2-1253 il est plutôt faible pour un élan. Cette expansion du métastyle tend à se former aussi sur P⁴, comme chez *A. alces*.

La plus intéressante particularité de la dentition des élans réside dans la conformation de la partie postérieure du protocône des molaires supérieures. Celle-ci comporte une bifurcation donnant naissance, du côté lingual à un pli protoconal (Heintz, 1970) et du côté vestibulaire à la branche postérieure du protocône proprement dite, elle-même souvent bifurquée. Sur les dents entamées par l'usure, la branche postéro-linguale de cette deuxième fourche rejoint parfois (par l'intermédiaire d'un tubercule isolé sur les dents peu usées) le pli protoconal. Il se forme ainsi un îlot, caractéristique des Alcinés parmi les Cervidés de l'Ancien Monde (cet îlot est également fréquent chez les Cervidés américains). La présence de cet îlot sur les molaires est bien connue, mais sa présence habituelle dans la partie postérieure du croissant interne des prémolaires supérieures peu usées ne semble guère avoir retenu l'attention (pl.I, fig.1) : On ne peut cependant manquer d'être frappé de l'existence de cette disposition particulière sur les 2 types de dents jugales définitives, et de la similitude de structure (même si les

DIMENSIONS - ALCES**Dents supérieures**

N°	P ²		P ³		P ⁴			M ¹			M ²				M ³	
	1253	1378-2	1253	1378-1	1253	1377	2011	1253	1339	846	1253	1376	1252	2011	1253	2011
L occl.	21	22	23	22	24	22	22+	27,5	27,5	28,5	29,5	—	32	30,5	30,5	33
L bas								23	25	27	24,5	—	27,5	28,5	28,5	30
largeur	22,5	23,5	26,5	26	28	28	—	26	27	28,5	28	29,5	31,5	31,5	29,5	31,5

Maxillaire 1253 : P²-M³ # 147 ; P²-P⁴ # 64 ; indice Pm/M # 80

Dents inférieures

N°	P ₂		P ₃		P ₄	M ₁		M ₂		M ₃		I ₁		I ₂	C
	1109	1107	1922	1108	1252	1252	1884	1337	1883			830	1989	591	831
L max.	19	24	25,5	28,5	28	28	29,5	39,5	41	Hext		19,5	22	21	16,5
largeur	14	18	18	—	21,5	22,5	22,5	21,5	21,5	DT		12,5	13,5	12,5	8

Dents de lait (L max × largeur du n° 1252)

DP² : 20 × 14,5 ; DP³ : 25,5 × 18,5 ; DP⁴ : 24 × 21,5 ; DP₂ : 14 × 9 ; DP₃ : 20,5 × 12,5 ; DP₄ : 32 × 17,5

Regroupement des dents par individus : (11252, 846, 831 ?), (1337, 1339, 1376, 1377, 1378-1 et 2, 591 ?, 830 ?), (1208, 1253 ?, 1107 ?, 1108 ?, 1109 ?), (1883, 1884, 1922, 2011).

proportions différent) entre les prémolaires supérieures (et spécialement P⁴) et le premier lobe d'une molaire. On tend aujourd'hui à admettre que les prémolaires supérieures sont globalement homologues des molaires, à tel point que certains auteurs n'hésitent pas à reconnaître, dans le croissant interne des premières, un protocône et un "hypocône", séparés par le sillon vertical fréquemment visible sur la face linguale. La comparaison des prémolaires d'Élans avec le premier lobe des molaires, et surtout avec celui des prémolaires de lait de divers Ruminants, suggère une autre explication. La branche postéro-linguale du croissant interne des prémolaires ("hypocône" des auteurs) serait en fait homologue du pli protoconal, l'éperon interne (muraille vestibulaire de l'îlot) étant homologue de la branche postérieure du protocône. Le sillon interne, enfin, serait homologue, non de celui qui sépare les 2 lobes des molaires, mais de celui qu'on observe souvent (à des degrés divers du développement) sur la face interne du croissant lingual du premier lobe de DP³, où il sépare le pli protoconal du protocône proprement dit. Il est probable, comme l'a suggéré Heintz (1970) que la formation du pli protoconal a précédé dans le temps celle de l'aile postérieure du protocône sur les molaires. Les molaires supérieures des élans seraient donc primitives, alors que les prémolaires supérieures (comme les inférieures) seraient plus évoluées (en rapport peut-être avec leur grande taille relative).

Les dents inférieures de Vergranne ne présentent aucun caractère permettant de les distinguer de celles des élans modernes. Le degré de molarisation de P₃ (pl. I, fig. 3a,b,c) est remarquablement homogène, et semble

acquis dès Senèze (type de *A. gallicus*). Aucune molaire ne porte trace d'un pli palaeomeryx. Le colonnette interlobaire est vestigiale sur 1883 et 1884 (M₃ et M₁).

B. Squelette post-crânien

Il n'est que très incomplètement représenté, par un membre antérieur fragmentaire, de taille médiocre (BO), quelques tarsiens et phalanges de grande taille (A1), et quelques autres os (siphon sud). Les critères mentionnés par Heintz (1970) permettent de distinguer sans difficulté ces os de ceux du bison; le contour distal de l'astragale, par exemple, permet une distinction aisée (pl. I, fig. 4-5).

La rareté en France des ossements d'élans, tant actuels que fossiles, ne facilite pas les comparaisons. Les os de Vergranne sont en moyenne un peu plus gros que les actuels, et *a fortiori* que ceux de *A. gallicus*, mais moins que ceux de Süssenborn. Comme à Senèze (Heintz, 1970) le métacarpe est un peu plus long, relativement, que chez *A. alces*.

II. COMPARAISON ET DÉTERMINATION SPÉCIFIQUE

En se fondant sur la forme de l'occipital et sur la longueur des nasaux, Azzaroli (1981) vient de retirer du genre *Alces* la quasi-totalité des élans fossiles de l'Ancien Monde pour les rapporter à *Cervalces* du Pléisto-

DIMENSIONS - *ALCES*

Squelette

Membre antérieur BO	:	Radius 1114	:	L # 420 ; DT mini = 50
		Scaphoïde 1158	:	H ant.max. = 39,5 ; DAP max. = 51
		Pyramidal 1160	:	H mini = 36,5
		Capitato-trapézoïde 1129	:	DT dist. = 27 ; DAP dist. = 36 ; H max.ant. = 23,5
		Unciforme 1160	:	H. max. = 32
		Métacarpe 1122	:	L = 361 ; DT mini = 43 ; DT dist. = 67 ; DAP dist. = 44
		Phalange I 1143	:	L = 81 ; DT max. = 39
		Phalange II 1144	:	L = 60 ; DT prox. = 30
		Mc lat. 1141	:	D. dist. max. = 17
		Phalange I lat. 1142	:	L = 37,5 ; D. max. = 18,5
Carpiciens A 7	:	Scaphoïde 1966	:	H. ant. max. = 42
		Capitato-trapézoïde 1967	:	DT dist. = 38 ; DAP dist. = 42,5 ; H.max.ant. = 25
		Unciforme 1965	:	H.max. = 31,5
Membre postérieur A1-B1-A2	:	Astragale 1083-A1 et 1331-A2	:	H.int. = 90 ; H.ext = 97 ; DT dist. = 61
		Cubo-naviculaire 1170-B1	:	DT. = 72 ; H.mini = 30
		Calcaneum 1169-B1	:	DT. # 55
		MT.dist. 1345-1346-A1	:	DT dist. # 72 ; DAP dist. = 51,5
		Phalange I 1296-A1	:	DT prox. # 38 ; DT dist. = 39,5
		Phalange II 1290-A1	:	DT prox. # 36
		Phalange II 1317-A1	:	DT prox. # 34 ; L = 63
Astragale A7-1801	:	DT dist. = 61		

cène supérieur américain. La forme de l'occipital dépend cependant chez l'actuel *A. alces* du sexe, du développement des bois, etc..., et sa signification taxonomique apparaît donc bien limitée. Quant aux nasaux, courts et éloignés des prémaxillaires, de l'élan actuel, ils ne démontrant, au plus, que son originalité spécifique. Azzaroli n'indique en revanche aucune synapomorphie commune à "*Libralces*" et à *Cervalces* s.str. Ce dernier, au sens de Azzaroli, est pour le moins paraphylétique.

Comme l'ont signalé Heintz et Poplin (1981), c'est surtout la taille qui permet d'établir des coupures taxinomiques à l'intérieur du genre *Alces*, auquel on peut rapporter tous les élans actuels et fossiles de l'Ancien Monde.

On peut aisément isoler *A. gallicus* (Azzaroli, 1952) [qui inclut probablement *A. minor* (Azz.)], dont la longueur P_2-M_3 reste inférieure à 140 et la largeur de M^2 inférieure à 26.

Toutes les autres formes ont des longueurs P_2-M_3 supérieures à 150, et des largeurs de M^2 supérieures à 28, mais les regroupements ne sont pas aisés.

Heintz et Poplin (1981 : 114-115) postulent une augmentation de taille de *A. gallicus* à *A. carnutorum* (Saint-Prest, ? Voigstedt, ? Forest bed) puis à *A. "latifrons"* de Mosbach, Süssenborn, Stránská Skála. Les fortes dimensions des élans de ces derniers gisements évoquent *A. reynoldsi* Azz. du Forest bed. Une réduction de taille mènerait ensuite à l'élan actuel. Celui de Vergranne se placerait alors, compte tenu de son âge (Guérin 1980 : 990), dans cette seconde phase.

Remarquons cependant :

- que rien n'indique que le type de *A. latifrons* Johnson (un bois très fragmentaire) ne soit pas plutôt un *A. carnutorum* qu'un *A. "reynoldsi"*.
- que *A. carnutorum* demeure très incomplètement connu ; le critère de taille permet de le distinguer aisément du grand élan des gisements d'Europe centrale, mais beaucoup plus difficilement de *A. alces* ou de *A. latifrons postremus*, du Pléistocène supérieur d'URSS.

L'hypothèse de l'augmentation de taille de *A. carnutorum* à *A. latifrons*, pour vraisemblable et séduisante qu'elle soit, reste à démontrer. S'il ne fait guère de doute que Saint Prest est plus ancien que les gisements d'Europe centrale, rien ne permet d'affirmer l'antériorité de *A. ? carnutorum* du Forest bed (Azzaroli, 1953 : 29) ou de Voigstedt (Heintz et Poplin, 1981 : 112). L'Élan de Vergranne est plus voisin par ses dimensions de *A. carnutorum* que des grands élans de Süssenborn ou Stránská Skála (Kahlke, 1969, 1972), bien que plus récent. L'hypothèse de la diminution de taille de *A. latifrons* à l'élan actuel (en passant par celui de Vergranne) n'est cependant pas confirmée par certains *Alces* récents (Pierre-Châtel, à industrie magdalénienne ; Desbrosses et Prat, 1974), de très grandes dimensions. La connaissance des élans fossiles (et particulièrement de leurs bois) me semble insuffisante pour que des hypothèses phylétiques tenant compte de la variabilité géographique puissent être avancées.

Il ne me paraît donc pas possible, en l'état actuel de nos connaissances, de séparer *A. latifrons* de *A. carnutorum*. Cette dernière espèce dont le nom a priorité, et à laquelle on peut rapporter l'élan de Vergranne, se distingue à la fois, par son crâne et ses bois, de *A. gallicus* et de *A. alces*, mais la présence de plus de trois espèces dans le Pléistocène français ne me semble pas démontrée.

Capreolus cf. *suessenbornensis* KAHLE, 1956

Les restes de chevreuil sont modérément abondants à Vergranne. Un frontal incomplet et un fragment de bois, appartenant probablement à un même individu, sont les seuls restes crâniens de Cervidé du gisement. Il existe de plus un fragment de mandibule, quelques dents isolées, et surtout d'assez nombreux os des membres, en général fragmentaires, ayant pour la plupart appartenu à de jeunes individus. Mentionnons en particulier un squelette partiel jeune, n° 340, en C4, à la partie supérieure de C13.

Quelques os seulement proviennent de spécimens adultes. Huit astragales donnent un nombre minimum d'individus de 7 (513 et 814 provenant peut-être du même animal) mais tous les autres os sont beaucoup moins abondants.

Assez curieusement, toutes ces pièces semblent réparties au hasard dans le remplissage, mais, pour la plupart, au dessus des grandes concentrations de grands Ruminants. Dans le remplissage supérieur ont été découverts quelques spécimens, trop incomplets cependant pour qu'on puisse envisager de les distinguer même métriquement de ceux du remplissage inférieur.

1. Description

A9-1929 et 1930 sont 2 frontaux incomplets, gauche et droit, provenant assurément d'un même individu, auquel on peut probablement aussi rapporter un fragment de bois (première bifurcation), A9-1910, trouvé à proximité immédiate.

Les frontaux ne peuvent être précisément réajustés, mais il ne fait pas de doute que les pédicules droit et gauche étaient un peu divergents, en contraste avec le chevreuil actuel, chez qui ils sont parallèles ou même un peu convergents. Le diamètre des pédicules, ainsi que la largeur entre leurs bords externes (largeur post-orbitaire) sont aussi supérieurs à la moyenne, et peut-être même aux maxima, actuels. Le fragment de bois est aussi de forte taille, et assez aplati sous la première aisselle ; la perle est modérée.

Les quelques dents sont également de grande taille. La DP^4 et un deuxième lobe de dent supérieure (DP^4 ou M) sont remarquables par le développement d'un très fort éperon hypoconal ramifié.

2. Dimensions

Crâne et bois

1929 : DT post orbitaire \simeq DT pédicule : 23

1910 : DAP \times DT à 3 cm sous la première aisselle ;
25 \times 16,5

Dents

- 112 (probablement Cs) DP² : L = 10,5
 510 DP⁴ : L × 1 = 12,3 × 10,9
 1308 fragment de mandibule avec DP₄ et M₁ :
 DP₄ : 15,8 (Lbas = 13,9) × 7,2
 M₁ : 13,2 (Lbas = 12,2) × 8,8
 1382 (B8-Cs) P₄ : 11,7 (Lbase = 10,5) × 7,6

Os des membres

- 1617 (B9, probablement Cs) humérus incomplet
 DT mini : 13,5 ; DT × DAP dist. : 25 × 16
 382 Métatarse incomplet DT prox. : 21,4,
 DT mini : 14,2
 589 Cube-naviculaire DT prox. : 26,8 ;
 H MINI : 11,4

Astragales :

	1093	1070	1475	1464	814	513	284
H int.	35	31	≈ 29,5	—	28	28	26
DT dist.	21,5	22	≈ 20	22,5	18,5	18,5	18

1093 est plus haut que les autres, mais la position haute de la dépression pour le tenon externe du cubonaviculaire permet d'exclure l'appartenance aux Bovidés. 814, 513 et 284 sont des jeunes.

Le chevreuil de Vergranne diffère par la taille de la moyenne des actuels. Les dimensions, ainsi que quelques-uns des rares traits morphologiques observables le rapprochent en revanche des chevreuils du Pléistocène moyen européen, qu'on rattache souvent à *Capreolus suessenbornensis* KAHLKE, mais que Kahlke lui-même relègue en 1975 au rang de sous-espèce. Cette dernière appartient-elle à la lignée menant à l'une ou l'autre des formes actuelles ? Dans quelle mesure l'âge présumé des gisements n'a-t-il pas influencé les auteurs ? L'absence de réponse précise à ces questions oblige à la plus grande prudence, et interdit toute détermination spécifique formelle.

Cervus sp.

Quelques os des membres, pour la plupart incomplets, indiquent la présence à Vergranne d'un Cervidé de la taille de *C. elaphus*. Toutes ces pièces proviennent de la partie nord de l'aven (zones 0 et 1), dans le remplissage supérieur au voisinage immédiat du pilier stalagmitique, ou dans la couche C13, très vacuolaire (Campy, 1982 : 64). Mon impression est que la plupart, sinon la totalité des ces pièces sont postérieures au remplissage inférieur, sinon au supérieur. *Cervus* sp. ne peut en tout cas pas être inclus de manière formelle dans la liste faunique du remplissage inférieur.

Dimensions :

C2-47 : Humérus dist.	DT = 58	DAP mini = 32,5
Bl-684 Capitato trapezoïde	DT dust. = 25,5	H.max.ant. = 14
Verg.72 sans n° Capitato trapézoïde,	DT dist. = 27,	H.max.ant. = 15,5
B2-705 Pyramidal	H mini = 22,5	
2-92 Mc prox.	DT prox. = 44,5	DAP = 30,5
A2-49 Mt prox.	DT prox. = 41	
A2-78 phal III	DT prox. = 18,5	
Bl-377 incisive	6,3 × 6,3 × 14,5	

La détermination de 5 autres pièces, non mesurables, est hypothétique :

- A2-406 extrémité proximale de tibia sans épiphyse
 A2-395 extrémité distale de fémur sans épiphyse
 A1-92 fragment d'extrémité distale de Mc sans épiphyse
 Bl-685 trochlée de Mt.
 sans n°, épiphyse distale de fémur

Le critère de taille est le seul qui permette d'avancer une détermination générique, mais il est évidemment impossible d'aller plus loin à partir d'un matériel aussi fragmentaire.

BOVIDAE*Bison* sp.

Les restes de grands Bovini sont, de beaucoup, les plus abondants à Vergranne parmi les Ruminants. Il est cependant probable que 3 individus seulement sont représentés. Un squelette adulte, fragmenté et incomplet, provient pour l'essentiel du siphon sud (A/B-7/8). Deux squelettes de jeunes, différant légèrement par l'âge (et donc aussi la taille), ont été découverts en B/C-2/3. Toutes les dents peuvent sans difficulté être rattachées à l'un ou l'autre de ces squelettes, sans qu'il soit possible de démontrer que l'une ou l'autre n'appartient pas en fait à un quatrième individu.

Dans les gisements européens de cet âge, deux types de Bovini sont susceptibles d'être découverts : *Bos primigenius* et *Bison*, dont la distinction est souvent délicate. Il ne fait pas de doute que l'adulte de Vergranne est un *Bison*. Je rapporte les deux jeunes au même genre, parce que c'est l'hypothèse la plus parcimonieuse, plutôt qu'en raison de leur morphologie.

1. Individu adulte

L'intérêt de cette découverte réside dans la certitude d'avoir ici affaire à un seul individu, et *a fortiori* à un seul genre. Les caractères crâniens ne laissant place à aucun doute quant à la détermination, il est intéressant de voir dans quelle mesure les caractères squelettiques concordent avec les données tirées de la littérature.

A. Crâne et dents

2037 et 1918-A7 sont des fragments d'une cheville gauche et 1807-B8 une cheville droite incomplète, avec un fragment du frontal. Cette cheville, assez fortement comprimée dorso-ventralement, se dirige vers l'extérieur et l'arrière, horizontalement ou un peu vers le bas à la base et se recourbe vers le haut dans un seul plan, sans courbure hélicoïdale. Ce dernier trait la distingue nettement des chevilles de *Bos*.

Dimensions : DAP base = 93

DDV base = 72

Ces chevilles font partie d'un crâne dont il ne subsiste que de nombreux fragments, sur lesquels les observations possibles sont très limitées. La mastoïde est relativement très développée. Les nasaux sont très larges (largeur maximale du nasal gauche = 57), et probablement courts. Le profil redressé du prémaxillaire indique

un museau court. En vue ventrale, les prémaxillaires (pl.II, fig.4) se rétrécissent régulièrement vers l'avant, sans élargissement. Tous ces caractères confirment l'appartenance à *Bison*.

Les deux branches, relativement complètes, d'une mandibule (n°1526, zone 4) sont à rattacher au même individu. La branche droite peut être approximativement reconstituée (pl.II, fig.5). Son bord inférieur n'est pas très convexe, la branche montante assez nettement inclinée vers l'arrière. La région angulaire s'étale largement d'où un bord postérieur de la branche montante très concave. La portion prédentaire est courte, comme sur le calvarium.

Dimensions

Longueur de la mandibule, de l'arrière de la région angulaire au bord incisif : ≈ 415

Longueur de la mandibule, de l'arrière de la région angulaire à l'arrière du trou mentonnier : ≈ 355

Longueur, du bord antérieur de l'alvéole de P_2 à l'arrière du trou mentonnier : 70

Ces deux dernières valeurs fournissent un indice (Byrne et Prat, 1978) inférieur à 0,20.

La plupart des dents (supérieures et inférieures) sont conservées (d'un côté au moins), à l'exception des P_2 . Il s'agit d'un animal largement adulte. La morphologie de M_3 (lobes externes arrondis, sillon profond entre deuxième et troisième lobe, axe de ce dernier oblique) rappelle plus *Bison* que *Bos* (Stampfli, 1963) mais je n'accorde avec Byrne et Prat (1978) qu'une valeur bien limitée à ces caractères.

Dimensions : Longueur alvéolaire $P_2-M_3 = 158$

longueur occlusale $M_1-M_3 = 92$

L'indice $Pm/Pm + M$ peut être estimé à 38 environ.

B. Squelette

J'insisterai spécialement sur les caractères discriminants entre *Bison* et *Bos*, mentionnés par Stampfli (1963).

Humérus :

1832-B8, extrémités proximale et distale d'humérus droit

1973-A8, extrémité distale d'humérus gauche

Sur l'extrémité proximale, les régions caractéristiques ne sont pas conservées. Les reliefs de l'articulation distale sont, comme chez *Bos*, mieux marqués que sur le *Bison* de la fig.10 de Stampfli, mais la fosse olécranienne est ovalaire. Notons cependant, et cette remarque vaut pour tout le squelette, que les figures de Stampfli sont très théoriques, et ne peuvent être utilisées qu'avec une extrême prudence.

Dimensions :

DT artic.prox. = 90 ; DT mini. diaphyse = 55,5 ;

DT \times DAP dist. = 100 \times 47

Radio-ulna : bien qu'un radius (1831-B8) soit relativement complet, toutes les parties intéressantes manquent ou sont détériorées (les indices doivent évidemment pouvoir être calculés avec précision). Le seul caractère observable se situe sur l'ulna, dont l'articulation avec le radius (Stampfli, fig.15) est très clairement de type *Bison*.

Dimensions de l'ulna : L : 370 ; DT mini. # 61 ;

DT artic.dist. # 97

Carpies

1876-B7 est un pyramidal incomplet. L'articulation inférieure est nettement de type *Bos* (Stampfli, fig.19).

Dimension : DAP max. = 51

1873-B7 et 1833-A8 sont les 2 pisiformes

1810-B8 est l'unciforme gauche. La limite entre les deux surfaces proximales ne forme pas, comme chez *Bos*, une courbe régulière (Stampfli, fig.217).

Dimensions : H. max. : 30 ; DT dist. : 35,5

Rien ne subsiste des autres carpiens, ni du métacarpe.

Fémur, 1934 et 1908-A8 sont des fragments d'extrémités proximales de fémurs (respectivement droit et gauche).

Dimensions : DT prox. max. 170 ; DAP tête = 64

Tibia

1820-B8 est un plateau tibial droit incomplet.

1823-B8 est l'extrémité distale du même os. La facette antérieure pour la fibula est à peu près plane, oblique vers le haut et l'avant. Selon Stampfli "Bei *Bos* erscheint sie flach und steht schräger am Knochen". Cette obliquité n'apparaît cependant pas sur sa fig.23. Elle est en revanche caractéristique de *Bison* pour Lange (1966) [in Descombes 80]

Dimension : DT dist. : 74

Fibula, 1838-B8 (droite) et 2029-B8 (gauche).

L'épine proximale est plutôt massive, comme chez *Bos*, selon Stampfli.

Dimensions : DAP max. = 48 ; DT max. = 24

Astragale, 1887-B8 est l'astragale gauche, en mauvais état.

1836-A8, l'astragale droit est mieux conservé (pl.I, fig.5). L'encoche pour le tenon externe du cubo-naviculaire est régulièrement arrondie, comme chez *Bison*, mais la surface externe pour le calcaneum est plutôt haute. La trochlée distale est dissymétrique. Il serait cependant illusoire d'accorder trop de valeur aux indices calculés par Stampfli (1963), compte tenu de l'imprécision considérable de toutes les mesures.

Dimensions : H.int. = 79 ; DT dist. : 59

Calcaneum, 1835-B8 est le calcaneum droit complet.

Tous les caractères sont ceux du calcaneum de *Bison* : forme de la face plantaire, de la surface pour le cubo-naviculaire (Stampfli, fig.25, p.150-151)

Dimensions : L = 181 ; H.max. = 68 ; DT max. = 54

Cubo-naviculaire, 1837-A8 est le cubo-naviculaire droit. Le tenon interne régulièrement arrondi est de type *Bison*. La région postéro-externe de l'os est incomplète, de sorte que les deux autres caractères de Stampfli ne sont pas observables.

Dimensions : DT prox. = 72,5 ; H mini. = 23

Métatarse, 2033-A8 est un métatarse gauche sans extrémité distale, dont la longueur ne peut être estimée sans une marge d'erreur considérable. Les axes des sur-

faces articulaires antérieures proximales divergent à environ 90°. Cette valeur de divergence de Schertz (1936, p.52) me semble cependant inutilisable. Suivant la position du sommet, et du "medialsten punkte der kaudalen Begrenzung der Gelenkflächen" (où s'arrête le bord postérieur ?), cet angle peut varier de plusieurs dizaines de degrés (sic).

Dimensions : DT prox. = 60 (artic.), 70 (max.) ;
DT mini. # 43

Phalange I, 1979-A7 : L = 83 ; DT mini. = 28
1881-B7 sont des fragments de deux phalanges I

Phalange II, 1839-B8 : DT prox. = 39 ; L = 54,5
2036-B8 : DT prox. = 36 ; 55
2038-B8 : DT prox. = 44 —

Les n° 1839 et 2038 nettement plus massifs, ont probablement des antérieures, et 2036 une postérieure.

Phalange III, 2042-A7 : DT prox. = 36
2038-B8 : DT prox. = 27

2. Individus juvéniles

La stricte application des critères de Stampfli (1963) conduirait sans doute à faire pencher la balance du côté de *Bos* plutôt que de *Bison*. L'examen de squelettes de jeunes bisons montre néanmoins que ces critères ne sont guère applicables aux jeunes. La trochlée distale de l'humérus (où la différence est bien tranchée chez l'adulte), par exemple, présente chez le jeune *Bison* des reliefs accusés, comme chez *Bos*. Schertz (1936 b) a aussi mis en évidence une forte variation avec l'âge de l'angle formé par les surfaces métatarsiennes antérieures. Rien d'étonnant à ce que, d'une manière générale la distinction *Bos/Bison* soit moins aisée chez les jeunes ; je ne tiendrai donc pas compte de ceux-ci dans la discussion. S'il s'agit bien de bisons, les métacarpiens (pl.II, fig. 1-2) sont un peu plus longs et/ou grâces que ceux de l'actuel *B.bonassus*, comme l'indiquent les dimensions (L.max. estimée × DT mini.) : n° 935 : \simeq 237 × 29,5 ; n° 894 : \simeq 225 × 30,5 ; actuel : 201 × 31,5.

3. Remarques sur la distinction *Bos/Bison*

L'appartenance de toutes les pièces adultes à un même individu offre une occasion rare de tester la validité des critères distinctifs entre les deux genres. La cheville osseuse montre sans ambiguïté qu'il s'agit d'un bison, et cette détermination est confirmée par certaines particularités morphologiques parmi les plus nettes : forme et proportion de la mandibule, M₃, ulna, astragale, calcaneum, métatarses. Le fait que certains os (humérus, pyramidal, fibula) soient plutôt de type *Bos* suivant les critères habituellement retenus en démontre la fausseté. Il est évident que la validité de ces critères ne peut être testée dans le cas d'ossements isolés qui peuvent toujours être attribués sans réfutation possible à l'un ou l'autre genre (les cas où la portée de l'un ou l'autre de deux caractères contradictoires sur un même os ne peut être habilement atténuée étant assez rares pour ne pas constituer un obstacle majeur).

Il n'est pas certain que chaque os de *Bos* puisse être distingué de son homologue chez *Bison*. Quoi qu'il en soit, rien ne prouve que des critères mis en évidence sur des espèces actuelles soient utilisables au Pléistocène moyen, la polarité des caractères étant inconnue. A mon avis, toute détermination à partir du squelette post-crânien demeure sujette à caution.

4. Détermination sexuelle et spécifique

La systématique des bisons a grand besoin d'une révision. Je n'en veux pour exemple que l'inclusion indiscutée dans ce genre d'une espèce qui n'a rien à y faire, "*Bison*" *palaeosinensis* TEILHARD et PIVETEAU, qui est en réalité un *Bibos* des plus typiques, comme le montre la forme de ses cornes et de son occipital.

Flerov (1969, 1975, 1976, 1979) pensait pouvoir reconnaître dans le Pléistocène d'Europe centrale deux types de bisons, adaptés à des milieux et à des régimes alimentaires différents. Les plus anciens, *B.voigtstedtensis* puis *B.schoetensacki* (avec 2 sous-espèces) seraient des bisons de forêt, à denture frontale et prémaxillaires non élargis. A partir du Mindel-Riss apparaîtraient les premiers *B.priscus* de milieux ouverts dont la denture frontale va s'adapter chez les représentants tardifs à une alimentation herbivore. La même différence écologique se retrouve chez les deux espèces actuelles, *B.bison* américain de milieux ouverts, et *B.bonassus* européen. Pour vraisemblable (et au moins séduisante) qu'elle soit, cette hypothèse n'est cependant pas étayée par de nombreuses pièces. Plusieurs des critères distinctifs entre les deux groupes d'espèces sont soumis à une forte variation individuelle (hauteur du corps mandibulaire, forme et longueur des chevilles osseuses) ; d'autres proportions corporelles sont pratiquement inutilisables chez les fossiles. La succession chronologique *B.schoetensacki-B.priscus* envisagée par Flerov dès 1969, est cependant demeurée ignorée des auteurs plus récents qui, comme l'avait fait Schertz (1936), et de façon aussi arbitraire, se sont contentés de voir dans *B.schoetensacki* un petit bison et dans *B.priscus* un grand bison, distinction souvent illustrée par des pièces judicieusement choisies. Dans l'un des plus riches gisements français, Châtillon-Saint-Jean, C. Mourer (1972) peut très nettement distinguer d'après le rapport L/DT deux groupes dans les métacarpiens (os très affectés par les changements de proportions). Elle appelle ces deux groupes *B.priscus* et *B.schoetensacki*. En réalité, la variabilité à l'intérieur de chacun d'eux est beaucoup trop faible pour recouvrir, comme elle le devrait, le dimorphisme sexuel tel qu'on le connaît chez les Bisons actuels. Ce dimorphisme, selon Schertz (1936 b) est, en moyenne sur la DT au milieu du métacarpe, de 27% chez *B.bison* et de 18% chez *B.bonassus*. Entre les deux formes de Châtillon-Saint-Jean, la différence, de 16%, est d'ordre sexuel et non spécifique comme l'a noté J.P. Brugal (1984).

Dans bien d'autres gisements, la détermination est hasardeuse ou invérifiable. A Achenheim, l'unique métacarpien rapporté par Wernert (1957) à *B.schoetensacki* correspond par sa taille à la femelle de *B.priscus*. A La Fage (Bouchud, 1972) la détermination de *B.cf.schoetensacki* ne repose que sur de jeunes individus. A Solilhac, Bonifay et Bonifay (1981) ne fournissent ni descrip-

tions ni mesures. La situation n'est pas plus claire hors de France et il ne semble pas, en tout cas, que la coexistence de deux espèces de bisons soit avérée où que ce soit. L'absence de révision systématique du genre interdit cependant toute détermination spécifique du *Bison* de Vergranne.

CONCLUSIONS

La liste des Artiodactyles du niveau inférieur de Vergranne s'établit donc comme suit :

Sus cf. *scrofa* ?

Alces cf. *carnutorum*

Capreolus cf. *suessenbornensis*

Cervus sp. ?

Bison sp.

Alces et *Bison* renferment l'immense majorité des spécimens. L'absence d'hippopotame, animal presque constant dans tous les gisements de cette période, n'est sans doute due qu'à des causes taphonomiques. Pour le reste notons l'absence de *Praemegaceros*, de *Rangifer*, de Bovidés autres que le *Bison*. Rien ne permet d'affirmer que le faible nombre d'individus fossilisés à Vergranne soit seul responsable de la brièveté de la liste faunique. Si on admet que celle-ci est un reflet approché de la biocénose environnante, le site de Vergranne tranche assez nettement sur les gisements français d'âge comparable.

Le gisement le plus riche et le plus récemment étudié est celui de l'Arago qui a livré selon Crégut (1979) : *Rangifer*, *Praemegaceros* (douteux), *Cervus elaphus*, probablement *Dama*, *Bos* et *Bison*, et pas moins de 4 genres d'autres Bovidés. Cette variété provient sans doute pour une large part de l'environnement géographique de Tautavel, mais elle confère aussi à ce site un cachet moderne dont les niveaux inférieurs de Vergranne demeurent dépourvus. Aucun gisement français n'a livré de faune d'Artiodactyles rappelant autant celle de Vergranne que les gisements d'Europe centrale : Mosbach, Süssenborn, Voigstedt, Stránská Skála, qui comportent cependant aussi *Praemegaceros*. Ce genre est cependant absent à Mauer, site qui a livré selon Kahlke (1975) les Artiodactyles suivants : *Hippopotamus antiquus*, *Sus scrofa priscus*, *Cervus elaphus acoronatus*, *Alces latifrons*, *Capreolus capreolus*, *Bison priscus*. Cette liste fait de Mauer le gisement le plus semblable à Vergranne et il est probable que les deux sites, distants de 300 km seulement, ne diffèrent guère, ni chronologiquement ni écologiquement. Guérin (1980) a rattaché ces deux gisements à sa biozone 22, et les Artiodactyles confirment pleinement cette approximative contemporanéité.

Je remercie M. CAMPY et E. HEINTZ qui ont bien voulu me confier l'étude des Artiodactyles de Vergranne, et C. GUERIN qui m'a permis d'accéder aux collections de l'Université de Lyon.

BIBLIOGRAPHIE

- AZZAROLI A. (1952) — L'Alce di Senèze. **Palaeontogr. Ital.**, 47, (N.S.17), p.133-141.
- AZZAROLI A. (1953) — The deer of the Weybourn Grag and Forest bed of Norfolk. **Bull.Br.Mus. (Nat.Hist.) Geol.**, 2(1), p.1-96.
- AZZAROLI A. (1981) — On the Quaternary and recent genera *Alces*, *Cervalces*, *Libralces*. **Boll.Soc.Paleont.Ital.**, 20(2) : 147-154.
- BONIFAY E. et BONIFAY M.F. (1981) — Le gisement préhistorique de Soleilhac (Blanzac, Haute-Loire), in : Le bassin du Puy aux temps préhistoriques. Recherches récentes, p.19-36, Musée Crozatier, 1981.
- BOUCHUD J. (1972) — Les grands herbivores rissiens des "Abîmes de la Fage" en Corrèze. **Nouv.Arch.Mus.Hist.Nat.**, Lyon, 10, p.33-59.
- BRUGAL J.P. (1984) — Contribution à l'étude des grands Bovidés plio-pléistocènes d'Europe occidentale. **C.R.Acad.Sc., Paris**, sér.II, 298 (15) : 671-674.
- BYRNE N. et PRAT F. (1978) — Grands Mammifères du loess d'Achenheim. **Rech.Geogr.Strasbourg**, 7, p.79-90.
- CAMPY M. (1982) — Le Quaternaire franc-comtois. Essai chronologique et paléoclimatique. Thèse d'Univ. Besançon, n° 159, p.1-557.
- CREGUT E. (1979) — La faune de Mammifères du Pléistocène moyen de la Caune de l'Arago à Tautavel, Pyrénées Orientales. Thèse Univ. Provence, 3 vol.
- DESBROSSES R. et PRAT F. (1974) — L'élan magdalénien de Pierre Châtel (Ain). **Quartär**, 25, p.143-157.
- DESCOMBES J.C. (1980) — La première faune rissienne de la basse vallée de la Seine. Thèse d'Univ. Poitiers, n° 789, p.1-205.
- FLEROV C.C. (1969) — Die *Bison*-Reste aus den Kiesen von Süssenborn bei Weimar. **Paläont.Abh.**, Abt.A, 3(3-4), p.489-520.
- FLEROV C.C. (1975) — Die *Bison*-Reste aus den Travertinen von Weimar - Ehringsdorf. **Abh.Zentr.Geol.Inst.**, 23, p.171-199.
- FLEROV C.C. (1976) — Die fossilen Bisonreste von Taubach und ihre Stellung in der Entwicklungsgeschichte der Gattung *Bison* in Europa. **Quartärpaläontologie**, 2, p.179-208.
- FLEROV C.C. (1979) — Le bison d'Europe. Morphologie, systématique, évolution, écologie. Moscou, Académie des Sciences, en russe.
- GUERIN C. (1980) — Les Rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale. Comparaison avec les espèces actuelles. **Doc.Labo.Géol.Fac.Sci. Lyon**, 79, p.1-1184.
- HEINTZ E. (1970) — Les Cervidés villafranchiens de France et d'Espagne. **Mém.Mus.Nat.Hist.Nat. Paris**, C, 22, fasc.1 : p.1-393 ; fasc.2 : p.1-206.
- HEINTZ E. et POPLIN F. (1981) — *Alces camutorum* (LAUGEL, 1862) du Pléistocène de Saint Prest (France). Systématique et évolution des Alcinés (Cervidae, Mammalia). **Quartärpaläontologie** 4, p.105-122.
- JOHNSON R. (1874) — Notice on a new species of Deer from the Norfolk Forest Bed. **Ann.Mag.Nat.Hist.**, sér.4, 13(73), p.1-4.
- KAHLKE H.D. (1969) — Die Cervidenreste aus den Kiesen von Süssenborn bei Weimar. **Paläont.Abh.**, A3 (3-4), p.547-610.
- KAHLKE H.D. (1972) — Die Cervidenreste der Stránská Skála bei Brno. **Anthropos**, N.S., 12, p.193-197.
- KAHLKE H.D. (1975) — The macro-faunas of Continental Europe during the Middle Pleistocene : stratigraphic sequence and problems of intercorrelation. p.309-374, in : BUTZER K.W. et ISAAC G.LI., 1975, **After the Australopithecines**, Mouton, La Haye.
- MOURER C. (1972) — Etude de nouveaux restes de Vertébrés provenant de la carrière Fournier à Châtillon-Saint Jean (Drôme). III, Artiodactyles, chevaux et oiseaux, **Bull.Ass.Fr. et Quat.**, 4, p.271-305.
- SCHERTZ E. (1936 a) — Zur Unterscheidung von *Bison priscus* BOJ, und *Bos primigenius* BOS, an Metapodien und Astragalus, **Sensckenbergiana**, 18, p.37-71.
- SCHERTZ E. (1936 b) — Der Geschlechts - Unterschied an Metapodien von *Bison*. **Sensckenbergiana**, 18, p.357-381.
- STAMPFLI H.R. (1963) — Teil 3, Die Tierreste in BOESSNECK J., JEQUIER J.-P. et STAMPFLI H.R., Seeberg Bürgaschisee-Süd. Ed.Stampfli & Co., Berne.
- WERNERT P. (1957) — Stratigraphie préhistorique et paléontologique des sédiments quaternaires d'Alsace, Achenheim. **Mém.Serv. Carte Géol.Alsace-Lorraine**, 14, p.1-254.



1a



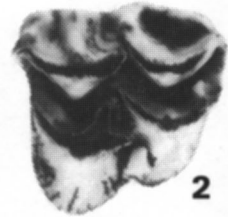
b



a



c



2

3



b



d



4



5

PLANCHE II

Fig.1 : *Bison* sp., métacarpien gauche juvénile, sans épiphyse distale, n° 894, × 3/4.

Fig.2 : ? *Bison* sp., métacarpien droit juvénile, sans épiphyse distale, n° 910, × 3/4.

Fig.3 : *Bison* sp., symphyse mandibulaire, vue supérieure (même individu que les fig.4 et 5), n° 1526, × 3/4.

Fig.4 : *Bison* sp., prémaxillaire droit, vue inférieure, N° 1526, × 3/4.

Fig.5 : *Bison* sp., mandibule droite avec P₄-M₃, n° 1526, × 3/8.

