

L'ENVIRONNEMENT ANIMAL DES EUROPEENS AU PALEOLITHIQUE SUPERIEUR

Françoise Delpech*

INTRODUCTION

On peut, assez aisément, fournir une liste des mammifères du Paléolithique supérieur d'Europe. Celle donnée tableau 1 concerne ceux de l'Europe continentale, petits mustélidés et petits rongeurs exceptés. Elle contient des taxons encore présents de nos jours en Europe mais également des taxons aujourd'hui disparus (en gras) et d'autres qui vivent encore mais hors du continent (soulignés). S'il y a eu migration et extinction de certains taxons, c'est que l'Europe actuelle n'offre pas les mêmes conditions de milieu que durant le Paléolithique supérieur. Ces mammifères n'ont pu se maintenir sur ce continent, faute d'un environnement convenable; certains se sont éteints, d'autres ont, par le biais de migration, fini par trouver une terre d'accueil hors d'Europe. En outre, les taxons de cette liste qui vivent encore en Europe, dont certains étaient souvent présents ensemble en une même région au Paléolithique supérieur, occupent aujourd'hui des aires de répartition disjointes ou, du moins, centrées sur des zones géographiques différentes. Ces remarques confortent le fait que les environnements du passé diffèrent de l'environnement actuel mais elles ne nous renseignent ni sur leur variabilité spatiale ni sur leur variabilité temporelle.

Traiter de l'environnement animal des Européens du Paléolithique supérieur est un exercice délicat pour deux raisons essentielles: 1) « dans les écosystèmes terrestres, la communauté végétale joue un rôle fondamental dans la structuration de la biocoenose tout entière » (et donc de la zoocoenose) « dont elle conditionne au premier chef la physionomie » (Ramade, 1984, p. 212) ; 2) la phytocoenose varie suivant les aires climatiques, elles mêmes variant selon la latitude et suivant l'altitude. Or l'Europe présente un relief diversifié et s'étend des plus hautes latitudes jusque vers le 44^e parallèle si on ne prend pas en compte une large partie de sa zone méditerranéenne. Les données actuelles, qui documentent une vue synchrone de l'environnement, caractérisent donc plusieurs zoocoenoses. En outre, sachant que le Paléolithique supérieur s'est développé durant une période aux climats contrastés, il faut s'attendre à ce que les zoocoenoses présentes à un moment donné dans les divers systèmes européens aient été différentes de celles qui les ont précédées et de celles qui les ont suivies. En bref, une zoocoenose est propre à une période climatique et à une zone géographique. Ajoutons que chaque zoocoenose comporte plusieurs taxons et que chaque

* Institut de préhistoire et géologie du Quaternaire, UMR 5808 du CNRS, université Bordeaux I, avenue des Facultés, 33405 Talence Cedex.

Françoise Delpech

taxon répond aux changements du milieu environnant suivant un mode qui lui est propre (cf. Faunmap working group, 1996 ; Delpech, 1999b p. 33) : le taxon s'adapte aux divers facteurs environnementaux dans les limites de ses intervalles de tolérance (Ramade, 1984, p. 47). Ainsi, bien que phytocoenose et zooconose soient liées, les aires de répartition des éléments végétaux et animaux qui constituent l'une et l'autre de ces associations d'êtres vivants couvrent un espace pour une large partie commun mais dont les limites respectives varient suivant le taxon concerné. On perçoit ainsi la difficulté à caractériser en peu de phrases l'environnement animal d'un espace aussi large et diversifié que l'Europe pour une période, au climat changeant, s'étalant sur près de 30 millénaires.

Dans la présentation qui suit, nous ne traiterons que des animaux dont la présence ne pouvait qu'attirer l'attention de l'homme - ce sont les grands mammifères - et en particulier, ceux avec qui l'homme paléolithique a eu des relations suivies de prédateur, les ongulés. En ce qui concerne l'aire géographique, nous considérerons principalement la région européenne qui se situe au nord de la chaîne alpine. Il s'agit, essentiellement, d'une grande plaine qui s'étend des plus hautes latitudes jusqu'aux latitudes moyennes, bordée sur ses marges sud par des montagnes d'importance. Ainsi, dans cette zone, le facteur altitude interfère peu avec le facteur latitude ce qui doit permettre de saisir séparément ce qui relève du fait de l'un ou de l'autre sur les variations biocoenotiques.

Tableau 1. Liste des grands mammifères de l'Ouest du Paléolithique supérieur de l'Europe continentale. En gras, formes aujourd'hui disparues; soulignées, formes vivantes aujourd'hui hors d'Europe.

Carnivores	<i>Hyaenidae</i>	<i>Crocuta spelaea</i> : L'Hyène des cavernes
	<i>Felidae</i>	<i>Felis silvestris</i> : Le Chat sauvage <i>Lynx spelaea</i> : Le Lynx <u><i>Panthera pardus</i> : La Panthère</u> <i>Panthera spelaea</i> : Le Grand Félin des cavernes
	<i>Mustelidae</i>	<i>Gulo gulo</i> : Le Glouton <i>Martes martes</i> : La Martre <i>Martes foina</i> : La Fouine <i>Mustela putorius</i> : Le Putois <i>Meles meles</i> : Le Blaireau <i>Lutra lutra</i> : La Loutre <i>Canis lupus</i> : Le Loup <u><i>Cuon alpinus</i> : Le Dhole</u> <i>Vulpes vulpes</i> : Le Renard roux <i>Alopex lagopus</i> : Le Renard polaire <i>Ursus spelaeus</i> : L'Ours des cavernes <i>Ursus arctos</i> : l'Ours brun
	<i>Canidae</i>	<i>Mammuthus primigenius</i> : Le Mammouth laineux <i>Coelodonta antiquitatis</i> : Le Rhinocéros laineux <i>Equus caballus</i> : Le Cheval <u><i>Equus hydruntinus</i> : L'Asinien sauvage d'Europe</u> <u><i>Sus scrofa</i> : Le Sanglier</u> <i>Cervus elaphus</i> : Le Cerf commun <i>Megaloceros giganteus</i> : Le Mégacéros <i>Capreolus capreolus</i> : Le Chevreuil <i>Alces alces</i> : L'Élan <u><i>Rangifer tarandus</i> : Le Renne</u> <u><i>Saiga tatarica</i> : L'Antilope saïga</u> <i>Rupicapra rupicapra</i> : Le Chamois <i>Ovibos moschatus</i> : le Boeuf musqué <i>Capra hircus ibex</i> : Le Bouquetin <i>Bison priscus</i> : Le Bison <u><i>Bos primigenius</i> : L'Aurochs</u> <i>Marmota marmota</i> : La Marmotte <u><i>Castor fiber</i> : Le Castor</u> <i>Oryctolagus cuniculus</i> : Le Lapin <i>Lepus timidus</i> : Le Lièvre variable <i>Lepus europaeus</i> : Le Lièvre d'Europe
	<i>Ursidae</i>	
Proboscidiens	<u><i>Elephantidae</i></u>	
Perissodactyles	<u><i>Rhinocerotidae</i></u> <u><i>Equidae</i></u>	
Artiodactyles	<i>Suidae</i> <i>Cervidae</i>	
	<i>Bovidae</i>	
Rongeurs	<i>Sciuridae</i> <i>Castoridae</i>	
Lagomorphes	<i>Leporidae</i>	

L'environnement animal des Européens au Paléolithique supérieur

Avant de traiter le cas des ongulés du Paléolithique supérieur, nous rechercherons des exemples actuels utiles à l'interprétation des données fossiles concernant, notamment, les aires de répartition et l'adaptation des ongulés aux contraintes environnementales. La succession des biocoenoses d'ongulés du Paléolithique supé-

rieur sera présentée en deuxième partie. Bien des points abordés dans ce travail ont été repris de travaux récents concernant la première partie du Paléolithique supérieur (Delpech *et al.*, 2000) et la deuxième partie, depuis le dernier maximum glaciaire (Delpech, 1992, 1999b).

RÉFÉRENCES ACTUELLES

Les aires de répartition

Étagement des biocoenoses (fig. 1)

Dans une zone géographique qui nous occupe, du nord au sud, on trouve successivement une zone abiotique, la toundra, la taïga (ou forêt de conifères), la forêt mixte et la forêt caducifoliée qui, en allant vers l'est, sous climat continental, est progressivement remplacée par la steppe graminéenne et le désert. Chacune de ces zones possède une association spécifique d'ongulés : Renne et Ovibos dans la toundra, Élan, Renne, Chevreuil, Cerf, Sanglier dans la taïga, Élan, Sanglier, Chevreuil et Cerf dans la forêt mixte, Cerf, Chevreuil et Sanglier dans la forêt caducifoliée. Les steppes graminéennes et les semi-déserts abritent l'Antilope saïga, le Cheval (non en Europe mais dans le désert de Gobi) et le Bison (si l'on accepte l'exemple des prairies américaines qui se développent sous les mêmes latitudes) (*cf* Delpech, 1999b).

En s'élevant en altitude, l'étagement des zones de végétation est identique à l'étagement suivant la latitude. De haut en bas, sous les neiges éternelles (zone abiotique), on trouve l'étage alpin (pelouse alpine ou toundra de montagne), l'étage subalpin (forêt de conifères), l'étage montagnard (forêt mixte) et l'étage collinéen (forêt caducifoliée). L'étage alpin accueille le Bouquetin et le Chamois, l'étage subalpin le Bouquetin, le Chamois, le Cerf et le Chevreuil, l'étage montagnard et l'étage collinéen le Cerf, le Chevreuil et le Sanglier.

Deux remarques : 1) les ongulés des zones de hautes latitudes - Ovibos, Renne et Élan - diffèrent de ceux des hautes altitudes - Bouquetin et Chamois - ; 2) sous les latitudes moyennes, les ongulés de la forêt caducifoliée - Cerf, Chevreuil et Sanglier - diffèrent de ceux de la steppe graminéenne - Bison, Cheval - et des semi-déserts - Antilope saïga.

La disposition actuelle des aires de végétation comme celles des aires de répartition des ongulés montrent donc : 1) l'étagement des phytocoenoses selon un gradient latitudinal et altitudinal (Ramade, 1984, fig. 1.20 et 1.23) et le lien entre les aires occupées par les phytocoenoses et les zoocoenoses (Van den Brink et Barruel, 1967) ; 2)

pour l'Europe de l'est et l'Asie centrale, la singularité des ongulés relativement à ceux de l'ouest des mêmes latitudes. Cette organisation (fig. 1), qui est celle de la période actuelle, diffère de celles des périodes passées soumises à des climats différents.

Déplacement des aires de répartition (fig. 2)

Les changements climatiques ont, en effet, entraîné (et entraîneront) le déplacement des zones de végétation et, en conséquence le déplacement des ongulés. Du fait de l'organisation étagée des zones végétales et animales ces déplacements ne s'opèrent pas de façon anarchique. Un refroidissement entraîne une baisse en latitude de la limite nord de la biosphère et par là une descente vers le sud des zones biotiques; de même en ce qui concerne l'espace altitudinal, le refroidissement entraîne une baisse en altitude de la limite des zones biotiques et un abaissement des aires de végétation. Ainsi, les aires de répartition des ongulés de milieu arctique telle Renne se déplacent vers le sud et celles des ongulés de haute montagne tels le Chamois et le Bouquetin descendent vers des altitudes plus basses jusqu'à se rencontrer. Un assèchement conduit à l'extension de la zone de semi-désert d'Asie centrale qui gagne sur les steppes, celles-ci gagnant sur la forêt, entraînant un déplacement des ongulés inféodés à ces zones de végétation, déplacement qui en Europe s'opère de l'est vers l'ouest. Un fort assèchement peut donc être le facteur déclenchant d'un déplacement de l'aire de répartition de l'Antilope saïga conduisant cette espèce jusque dans l'ouest de l'Europe. Des mouvements de direction inverse sont envisageables lors d'amélioration climatique. Alors les aires de répartition des taxons qui occupent les zones basses s'élèvent à la fois vers de plus fortes altitudes et de plus hautes latitudes ou glissent vers des zones plus continentales et délaissent les zones basses devenues inhospitalières. Des exemples actuels montrent que tel fut le cas pour certains taxons, notamment le Lièvre variable qui vit encore, tant en altitude que sous de hautes latitudes, dans des aires d'habitat disjointes alors que, au Würm récent, son aire d'habitat qui incluait les plaines formait un ensemble unifié.

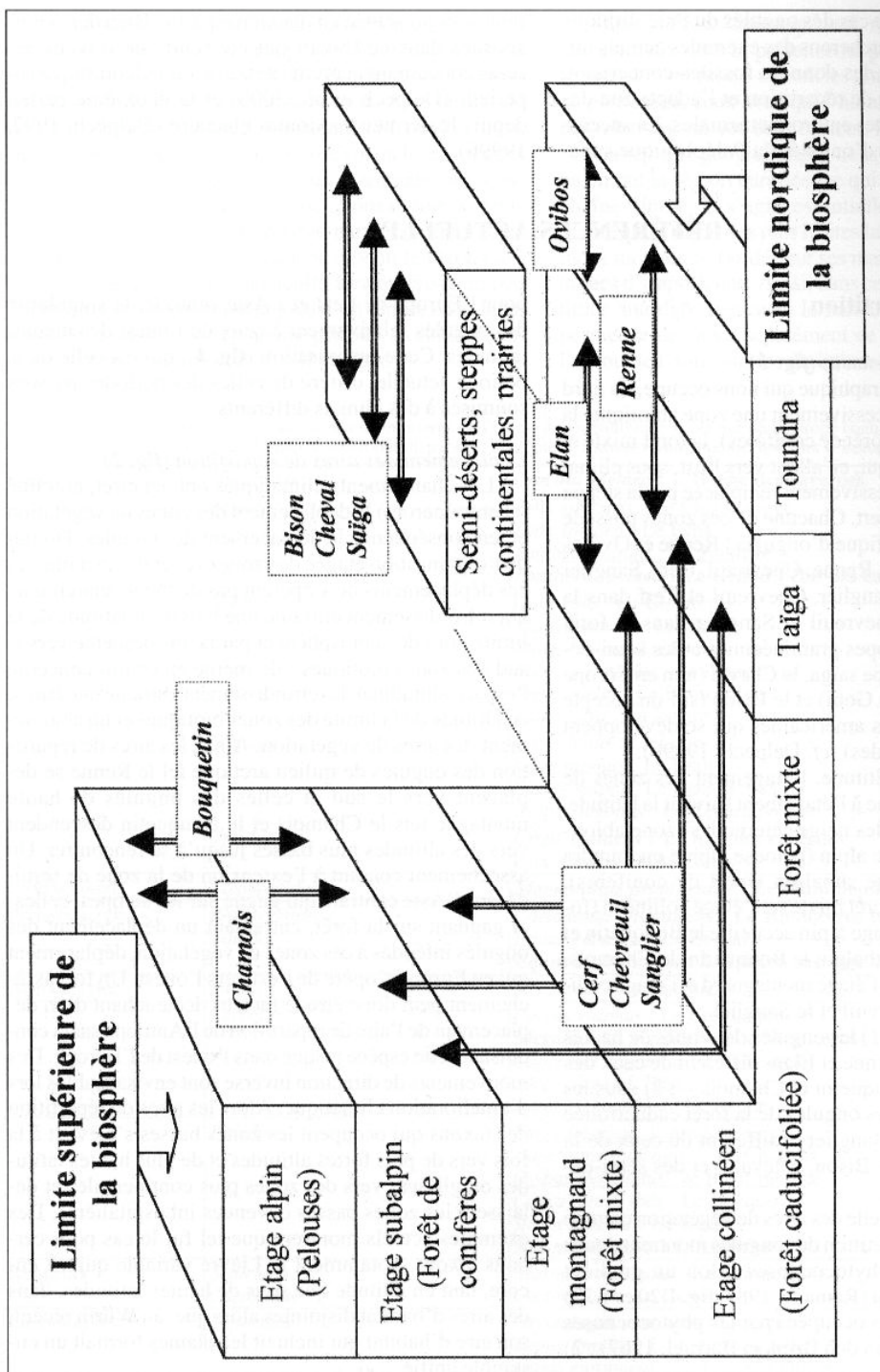


Figure 1. Schéma figurant l'étagement actuel des biocoenoses européennes.

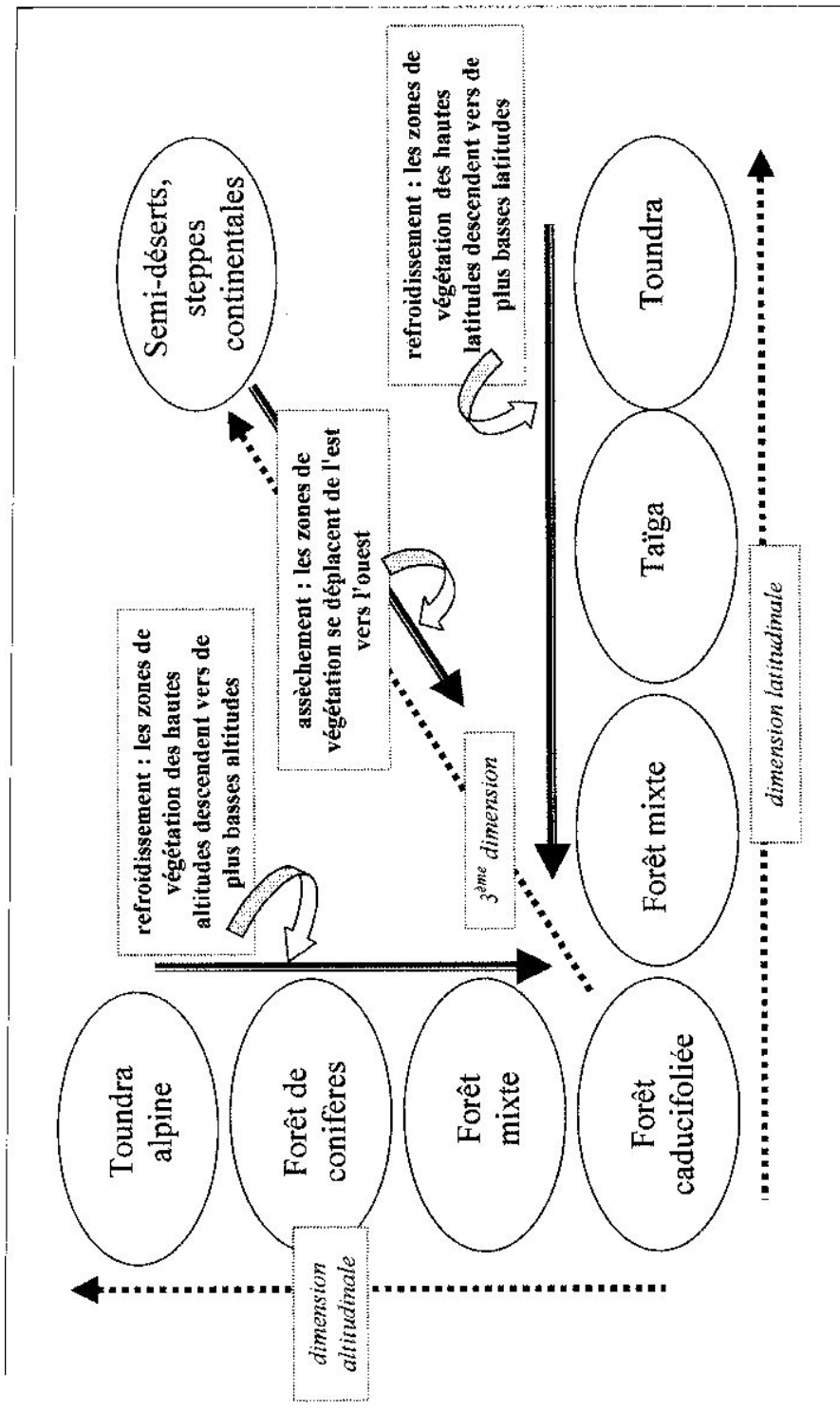


Figure 2. Schéma figurant le sens de déplacement des zones de végétation lors de refroidissement ou d'assèchement du climat (relativement à leurs positions actuelles).

Organisation et désorganisation de l'étagement

Plus les modifications des facteurs climatiques sont fortes, plus les déplacements sont importants. On conçoit que, à terme d'une forte dégradation climatique, la zone géographique que nous considérons, celle qui se situe au nord de la chaîne alpine, tend à devenir abiotique: au niveau de la plaine européenne, il y a peu de distance entre la limite nordique de la biosphère et sa limite en altitude. De rudes conditions climatiques peuvent entraîner un fort rapprochement entre ces deux limites voire leur jonction en certains points. Dans ce cas-ci, il y aura établissement d'un désert froid, dans ce cas-là, le développement d'isolats géographiques, l'Aquitaine représentant l'isolat potentiel occidental le plus étendu. La descente vers le sud et vers le bas des zones de végétation devrait conduire au moins la plus basse et la plus méridionale d'entre elles (la zone de la forêt caducifoliée) au sud de l'aire géographique que nous considérons. Le déplacement vers le sud des ongulés de la forêt caducifoliée est toutefois assez difficile dans la mesure où la ligne montagneuse transversale des Alpes et des Pyrénées s'érige en véritable barrière naturelle. Pratiquement, ces ongulés resteront au nord de cette barrière aussi longtemps que leurs limites de tolérance aux divers facteurs environnementaux le leur permettront. Ainsi, suite à l'abaissement des aires de végétation et en raison de la présence de barrières naturelles, des ongulés appartenant actuellement à des biocoenoses différentes pourront se trouver réunis en une même zone géographique. L'étagement des biocoenoses aura tendance à être masqué; il pourra réapparaître lorsque, sous des conditions climatiques moins drastiques, les limites nordiques et altitudinales de la biosphère remonteront vers le nord et vers les cimes. Si l'on désire percevoir les mouvances des aires de répartition, le plus simple est de se placer en un point géographique précis et noter la présence ou la non présence des taxons propres à une biocoenose dont on connaît la position relative dans l'étagement actuel. Ce point géographique devra être situé le plus au sud et le plus bas possible de la zone géographique considérée puisque un refroidissement entraîne le développement de désert froid à partir du nord et des points hauts. L'Aquitaine est l'un des choix possibles. L'association des ongulés présents en ce point géographique à un moment donné, comparée à celles propres aux biocoenoses actuelles, caractérise la zoocoenose du moment. Les changements d'association (apparition ou (et) disparition d'espèces) indiquent qu'il y a eu mouvements migratoires de groupes d'individus ce qui corres-

pond au déplacement de leurs aires de répartition en liaison avec des changements climatiques. La migration d'un taxon se produit quand celui-ci a épuisé ses possibilités d'adaptation aux divers facteurs de l'environnement.

À propos des réponses des ongulés aux contraintes environnementales

Des facteurs environnementaux trop contraignants peuvent conduire, en effet, à la disparition de l'espèce d'un lieu donné. On trouve de telles conditions à la limite d'une aire de répartition; en effet, si limite il y a, cela signifie que au-delà de celle-ci les conditions ne sont plus supportables pour le taxon concerné. D'autres situations sont reconnues comme étant des situations de contrainte; ce sont notamment celles des isolats continentaux. Quand ils sont soumis à ces situations de contrainte, les ongulés tentent de s'adapter en développant un certain nombre de stratégies. La diminution de la taille des individus est sans doute l'une d'entre elles, la diminution de leur biomasse en est une autre qui n'est pas sans lien avec la précédente. En ce qui concerne les variations de taille, Ramade (1984) indique que, « sur le plan morphologique, les espèces insulaires » (ou celles des « îles continentales » (*op. cit.* p. 315)) « se caractérisent par une taille moyenne plus faible que leurs homologues des peuplements continentaux correspondants ». Geist (1998), quant à lui, fournit des informations sur les variations de taille du Renne dans son aire de répartition actuelle qui s'étend du sud au nord de 46 à 80°N ; il note: « *Generally, they are large in the south, although small woodland caribou are found on the southern rim of the distribution. From about 60°N, caribou decline rapidly in size* » (1998 p. 319). Une remarque concernant le Bison pléistocène va aussi dans le sens d'une diminution de taille de cet ongulé en bordure sud de son aire de répartition. Ainsi Baryshnikov écrit (1999 p. 319) : « *It should... be noted that the mountain areas of the Crimea and Northern Caucasus formed, in the Late Pleistocene, the southern boundary of distribution of Mammuthus primigenius, Coelodonta antiquitatis, Rangifer tarandus and other boreal species in Eastern Europe* » et page 328 : « *From the Northern Caucasus, bison penetrated, along the Black Sea coast, to Western Transcaucasia. . . . Bones of postcranial skeletons of bison from the Mousterian sites of the Northern Caucasus and Transcaucasia have small sizes on the average, only slightly exceeding those of recent forest Bison bonasus²* ».

1. « De façon générale, c'est au sud que les individus sont les plus grands, bien que l'on rencontre des petits caribous de forêt en bordure méridionale de l'aire de répartition. A partir et au delà de 60°N, le caribou diminue rapidement de taille. »

2. « On doit noter que, en Europe de l'est au Pléistocène récent, les monts de Crimée et la ligne nord caucasienne forment la frontière sud de l'aire de répartition du Mammouth, Rhinocéros laineux, Renne et autres espèces boréales. Du nord du Caucase, le Bison est passé à l'ouest

L'environnement animal des Européens au Paléolithique supérieur

Ainsi, on retiendra que la taille des ongulés semble diminuer en « situation de contrainte » c'est à dire, notamment, lorsque les populations se trouvent confinées en un isolat géographique ou quand elles se trouvent en limite de leurs aires de répartition.

D'autre part, les contraintes environnementales sont, « Sans doute, d'autant plus fortes que l'on se rapproche des limites de la biosphère. Les données actuelles concernant les biomasses montrent clairement que la biomasse animale diminue nettement, en milieu ouvert, quand on monte en latitude comme en altitude. Utilisant des données diverses et, principalement celles de

Whittaker et Likens (dans Ramade, 1984 p. 280), nous avons retenu que, de la savane à la toundra en passant par les formations arbustives et buissonnantes et les steppes tempérées, la biomasse des ongulés baissait de façon régulière pouvant être estimée à 14,67 t/km² dans la savane, 6,67 t/km² dans les steppes tempérées, 4,71 t/km² dans les formations arbustives et buissonnantes et seulement 0,44 t/km² dans la toundra. En milieu fermé de forêt, qu'il s'agisse de la forêt caducifoliée ou de la forêt de conifères, la biomasse des ongulés est toujours très faible, presque aussi faible que celle des ongulés occupant les milieux ouverts les plus nordiques (et les plus hauts) de la toundra (cf. Delpech, 1999b).

ZOOEENOSSES DU PALÉOLITHIQUE SUPÉRIEUR

Sachant que la période au cours de laquelle se sont mises en place et sont développées les industries du Paléolithique supérieur est riche en événements climatiques, nous accorderons une attention particulière aux données susceptibles de nous renseigner sur les aspects évolutifs des zooéénoses. Parce que, dans le champ géographique que nous étudions, l'Aquitaine est la province la plus méridionale qui a le plus de chances de rester située au-dessous des limites supérieures de la biosphère, c'est là que nous nous sommes placée, dans un premier temps, pour percevoir leurs variations éventuelles.

Leur perception d'après les données de l'Aquitaine

Les assemblages fauniques aquitains sont documentés essentiellement à partir de vestiges recueillis dans des sites archéologiques. On sait qu'il est assez délicat de contrôler tant la cohérence chronologique de chaque ensemble que la succession dans le temps d'ensembles issus de sites différents (Delpech et Rigaud, 2001 ; Texier, 2001). Les ensembles retenus (tab. 2) sont ceux qui ne présentaient pas de problèmes majeurs quant à leur âge relatif c'est à dire, pour la deuxième partie du Würm récent (avec technocomplexes solutréens et magdaléniens), ceux qui sont bien individualisés et datés (cf. Delpech, 1999b) et, pour la première partie du Würm récent, essentiellement ceux qui, sur la base de travaux de biostratigraphie, ont été replacés dans huit horizons chronologiquement successifs (cf. Delpech *et al.*, 2000). Nous n'avons pu cependant ne pas tenir compte d'un certain nombre d'informations qui n'avaient pas été par-

faitement contrôlées. Elles concernent notamment des formes rares à forte connotation climatique comme l'Ovibos ou environnementale comme l'Élan. De par la position actuelle de leurs aires de répartition, l'Élan est, en effet, l'ongulé des zones humides de la taïga et de la forêt mixte tandis que l'Ovibos occupe les zones les plus nordiques; il se porte « bien à moins 50°C qui est la limite d'efficacité des chiens de traîneaux. Mais tout changement vers un temps humide » lui « est très préjudiciable. . . Une longue journée d'exposition à la pluie ou à la neige fondante trempe un ovibos jusqu'à la bourre » (Gessain, 1969, p. 73 et 74). En outre, nous avons tenu compte des informations relatives à un carnivore de milieu froid, le Renard polaire.

La figure 3 reprend un graphique publié précédemment (Delpech, 1999b, fig. 4) et le complète pour ce qui concerne la première moitié du Würm récent (de 36 000 à 20 000 BP environ). Des points relevés dans ce précédent travail se trouvent ici confortés, notamment le fait de la présence permanente du Cerf et du Cheval, à la différence des autres ongulés dont la présence, à un moment ou à un autre, fait défaut (Delpech, 1999b, p. 29) : pour le Cerf comme pour le Cheval, le gradient des facteurs de l'environnement dans lequel leur développement est possible est plus étendu que pour les autres ongulés (Ramade, 1984, p. 47). Une autre remarque concerne les ongulés des plus hautes altitudes, Bouquetin et Chamois, dont les aires de répartition couvrent largement les zones basses pendant tout le Würm récent jusque vers 12500-12 000 BP indiquant pour l'ensemble de la période concernée une limite altitudinale de la biosphère (et une limite nordique) plus basse (s) qu'aujourd'hui.

en longeant le bord de la Mer Noire. . . Les os de Bison provenant des sites moustériens du nord du Caucase et de Transcaucasie sont en moyenne de petite taille, à peine un peu plus grands que ceux du Bison de forêt récent, *Bison bonasus* ».

Française Delpech

Tableau 2: Liste des sites ayant servi à l'établissement de la figure 3.

Gisements	Références
<u>Bois Ragot (86)</u>	<u>Griggo, 1995</u>
<u>Bordeneuve (Lot)</u>	<u>Ferullo <i>et al.</i>, 1999</u>
<u>Camiac (33)</u>	<u>Guadelli, 1987 ; Raynal et Guadelli, 1990</u>
<u>Combe-Cullier (46)</u>	<u>Delpech, 1983</u>
<u>Combe-Saunière (24)</u>	<u>Castel, 1999</u>
<u>Cuzoul (Le) de Vers (46)</u>	<u>Castel, 1999 ; Clottes et Giraud, 1985</u>
<u>Dufaure (40)</u>	<u>Altuna et Mariezkurrena, 1995</u>
<u>Duruthy (40)</u>	<u>Delpech, 1983</u>
<u>Eglises (Les) (09)</u>	<u>Delpech et Le Gall, 1983 ; Delpech et Villa, 1993</u>
<u>Enlène (09)</u>	<u>David et Fosse, 1999</u>
<u>Ferrassie (La) (24)</u>	<u>Delpech <i>et al.</i>, 2000</u>
<u>Flageolet I (Le)</u>	<u>Delpech <i>et al.</i>, 2000 ; Grayson et Delpech, 1998</u>
<u>Flageolet II (24)</u>	<u>Delpech, 1983</u>
<u>Fongaban (33)</u>	<u>Delpech, 1983</u>
<u>Gandil (82)</u>	<u>Griggo, 1997</u>
<u>Gare de Couze (24)</u>	<u>Delpech, 1967, 1983</u>
<u>Grotte XVI (24)</u>	<u>Grayson <i>et al.</i>, 2001</u>
<u>Laugerie-Haute (24)</u>	<u>Del h, 1983, Delpech et Rigaud 2001 ; Peyrony et Peyrony, 1938 ; Roque <i>et al.</i>, (2001)</u>
<u>Madeleine (La) (24)</u>	<u>Delpech, 1983</u>
<u>Morin (Le) (33)</u>	<u>Delpech, 1983</u>
<u>Moulin Neuf (33)</u>	<u>Costamagno, 1999</u>
<u>Pataud (abri) (24)</u>	<u>Spiess, 1979 ; Bouchud, 1975</u>
<u>Peyrugues (Les) (46)</u>	<u>Allard, 1992</u>
<u>Placard (Le) (16)</u>	<u>Griggo, inédit</u>
<u>Pont d'Ambon (24)</u>	<u>Delpech, 1983 ; Gilbert, 1984</u>
<u>Quéroy (Le) (16)</u>	<u>Costamagno, 1999, 2001</u>
<u>Rhodes II (09)</u>	<u>Delpech, 1983</u>
<u>Roc de Combe (46)</u>	<u>Delpech <i>et al.</i>, 2000 ; Grayson et Delpech, 1998</u>
<u>Roc de Marcamps (33)</u>	<u>Slott-Moller, 1988</u>
<u>Sainte-Eulalie (46)</u>	<u>Delpech, 1983</u>
<u>Saint-Germain-la-Rivière (33)</u>	<u>Ouzrit, 1986 ; Costamagno, 1999</u>
<u>Vache (La) (09)</u>	<u>Pailhaugue, 1993, 1998</u>

De 36000 jusque vers 11 000 BP, 6 périodes de migration sont perceptibles à partir des données du sud-ouest de la France. Le nombre de taxons concernés par ces migrations montre que deux d'entre elles correspondent à des changements majeurs dans les biocoenoses ; ce sont celles numérotées 4 et 6. La migration 4, au niveau de l'horizon 2 (vers 26000-25000 BP si j'ose avancer une date - *cf* Delpech *et al.*, 2000 p. 122) nous fait passer de biocoenoses comportant des ongulés qui caractérisent l'ensemble des biocoenoses actuelles s'étendant depuis les limites de la biosphère jusque sous nos latitudes à une biocoenose d'ongulés privée de ses formes actuellement les plus méridionales. Ne restent que

des ongulés de milieu ouvert des hautes altitudes et latitudes ainsi qu'une forme de steppe le Bison, et, bien sûr, le Cerf et le Cheval. Quant à la migration 6 vers 12500-12000 BP, elle indique un changement radical des biocoenoses avec passage d'une association composée de formes froides et steppiques à une association des milieux humides tempérés de végétation arborée. Les changements de zoocoenoses induits par les périodes de migration 4 et 6 semblent donc correspondre à des mouvements de populations importants, voire à des bouleversements pour la dernière dans l'organisation spatiale des aires de répartition. La migration 5, repérée en Aquitaine vers 20-19 000 BP concerne deux ongulés,

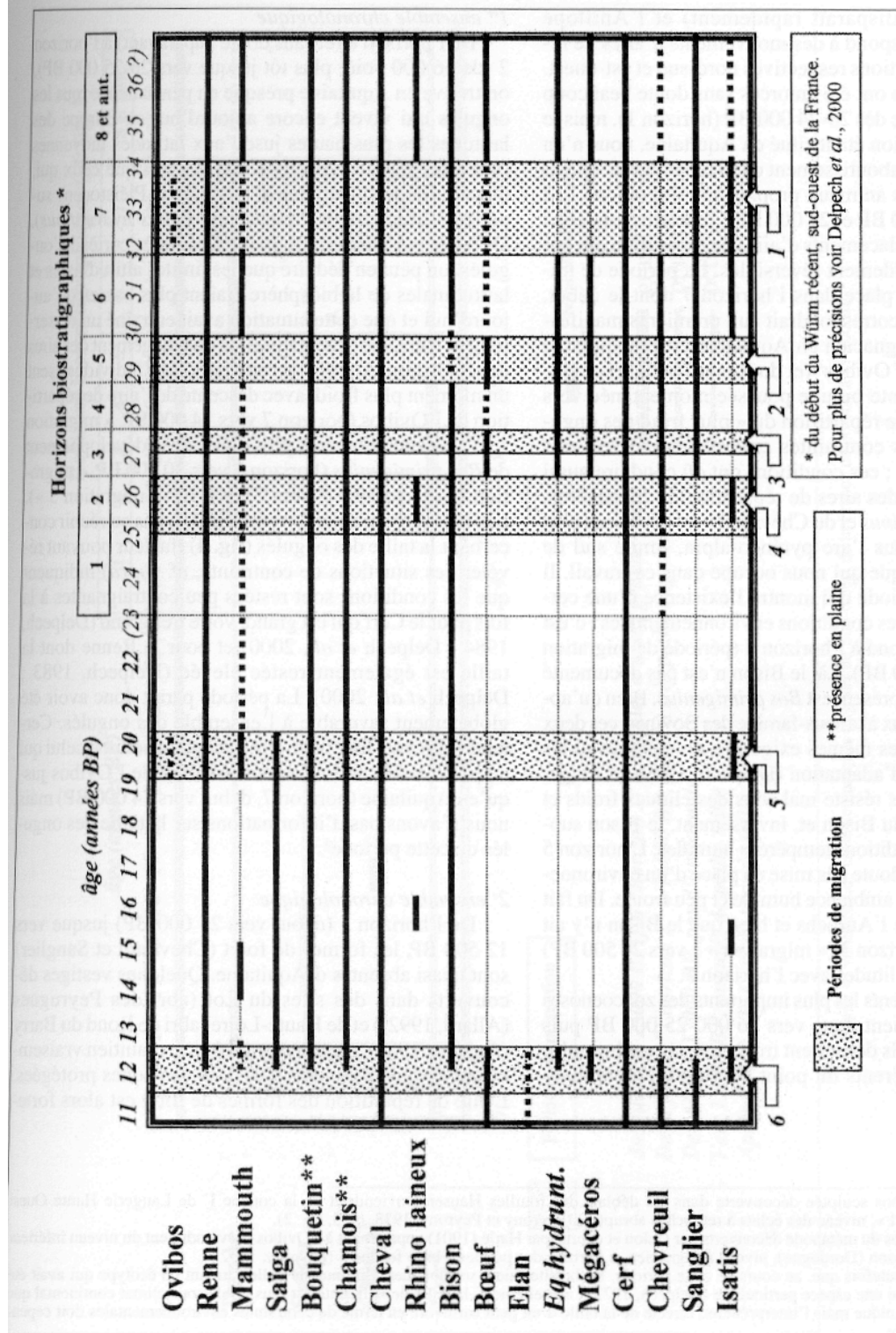


Figure 3. Répartition chronologique des ongulés (+ Renard polaire) au cours du Paléolithique supérieur dans le Sud-Ouest de la France. Les lignes en pointillés épais signalent des imprécisions sur l'âge de la formation mais non sur la détermination taxonomique.

l'Ovibos³ (qui disparaît rapidement) et l'Antilope saïga ; elle correspond à des mouvements d'aires de répartition de directions respectives nord-sud et est-ouest. Ces mouvements ont été amorcés sans doute beaucoup plus tôt, peut-être dès 25-24000 BP (horizon 1), mais le point d'observation étant situé en Aquitaine, nous n'en percevons que l'aboutissement dans cette région. Quant aux mouvements animaux propres aux migrations 1, 2 et 3 (entre 34 000 BP et 27 000 BP), ils correspondent à d'importants déplacements d'aires de répartition qui ont été toutefois rapidement réversibles. La période de migration 1 qui se place dans l'horizon 7 dont le début, vers 34 000 BP, correspondrait aux premières manifestations de l'Aurignacien en Aquitaine est remarquable par l'arrivée de l'Ovibos⁴ (et du Renard polaire) qui indique une descente ou une poussée momentanée vers le sud de l'aire de répartition du « plus froid des ongulés » suite à des contraintes environnementales sous ambiance froide; ces conditions ont dû conduire aussi au déplacement des aires de répartition du Mégacéros, d'*Equus hydruntinus* et du Chevreuil vers des zones plus méridionales, sous l'arc pyrénéo-alpin, limite sud de l'aire géographique qui nous occupe dans ce travail. Il est une autre période qui montre l'existence d'une certaine instabilité des conditions environnementales ; c'est celle qui correspond à l'horizon 5 (période de migration 2, vers 29-30000 BP). Là, le Bison n'est pas documenté et le seul Boviné présent est *Bos primigenius*. Bien qu'appartenant tous deux à la sous-famille des Bovinés, ces deux taxons n'ont ni les mêmes exigences climatiques ni les mêmes facultés d'adaptation (Delpech, 1999a ; Griggo, 1995). L'Aurochs résiste mal sous des climats froids et secs à l'opposé du Bison et, inversement, le Bison supporte malles conditions tempérées humides. L'horizon 5 correspond sans doute à la mise en place d'un environnement ouvert sous ambiance humide et peu froide. Du fait de la présence de l'Aurochs et bien que le Bison n'y ait pas disparu, l'horizon 3 (« migration » 3 vers 27 500 BP) présente des similitudes avec l'horizon 5.

Les changements les plus importants des zoocoénoses d'ongulés se situent donc vers 26000-25 000 BP puis vers 12500 BP. Ils délimitent trois ensembles chronologiques bien différents du point de vue des environnements.

1er ensemble chronologique

De l'horizon 8 (et sans doute auparavant) à l'horizon 2 (de 36000 voire plus tôt jusque vers 26-25000 BP), on trouve en Aquitaine presque en permanence tous les ongulés qui vivent encore aujourd'hui en Europe des latitudes les plus hautes jusqu'aux latitudes moyennes (une exception: l'Antilope saïga), ainsi que ceux qui, disparus depuis, leur étaient associés au Pléistocène supérieur (Mammouth, Mégacéros, *Equus hydruntinus*). De par la présence en Aquitaine de ce large cortège d'ongulés, on peut en déduire que les limites altitudinales et latitudinales de la biosphère étaient plus basses qu'aujourd'hui et que cette situation avait entraîné un resserrement voire une désorganisation de l'étagement des aires de répartition. Au sein de cette période s'individualisent un moment plus froid, avec descente de l'aire de répartition de l'Ovibos (horizon 7 vers 34000 BP, « migration 1 ») et deux moments plus doux, avec développement de *Bos primigenius* (horizon 5 vers 30 000 BP, « migration 2 ») et horizon 3 vers 27 500 BP « migration 3 »). Les quelques informations que nous avons pu réunir concernant la taille des ongulés (fig. 4) (facteur pouvant révéler des situations de contrainte, cf *supra*) indiquent que les conditions sont restées peu contraignantes à la fois pour le Cerf qui est grand, voire très grand (Delpech, 1984 ; Delpech *et al.*, 2000) et pour le Renne dont la taille est également restée élevée (Delpech, 1983 ; Delpech *et al.*, 2000). La période paraît donc avoir été globalement favorable à l'ensemble des ongulés. Certains moments font peut-être exception comme celui qui a vu l'avancée de l'aire de répartition de l'Ovibos jusqu'en Aquitaine (horizon 7, début vers 34 000 BP) mais nous n'avons pas d'informations sur la taille des ongulés de cette période⁵.

2e ensemble chronologique

De l'horizon 1 (début vers 25 000 BP) jusque vers 12 500 BP, les formes de forêt (Chevreuil et Sanglier) sont quasi absentes d'Aquitaine. Quelques vestiges découverts dans des sites du Lot (abri des Peyrugues (Allard, 1992)) et de Haute-Loire (abri de Rond du Barry (Aajjane, 1986)) signalent toutefois le maintien vraisemblable de quelques individus dans des zones protégées. L'aire de répartition des formes de forêt est alors forte-

3. Une tête d'Ovibos sculptée découverte dans les déblais des fouilles Hauser proviendrait de la couche l' de Laugerie Haute Ouest (« Magdalénien I », niveau des éclats à retouches abruptes) (Peyrony et Peyrony, 1938, pl. 3, fig. 2).

4. Un crâne et des os du métapode découverts par Galou et décrits par Harlé (1901) appartenant à l'Ovibos proviendraient du niveau inférieur de l'abri du Poisson (Dordogne), niveau aurignacien, « horizon des pointes à base fendue » (Peyrony, 1932).

5. Il est possible toutefois que, au cours de cette période, les belettes aient sensiblement diminué de taille formant un écotype qui avait été considéré comme une espèce particulière (Delpech, 1973) ; actuellement, la taille de la Belette est plus faible sous climat continental que sous climat océanique mais l'interprétation directe de la taille d'un petit carnivore en terme de contraintes environnementales doit cependant être discutée.

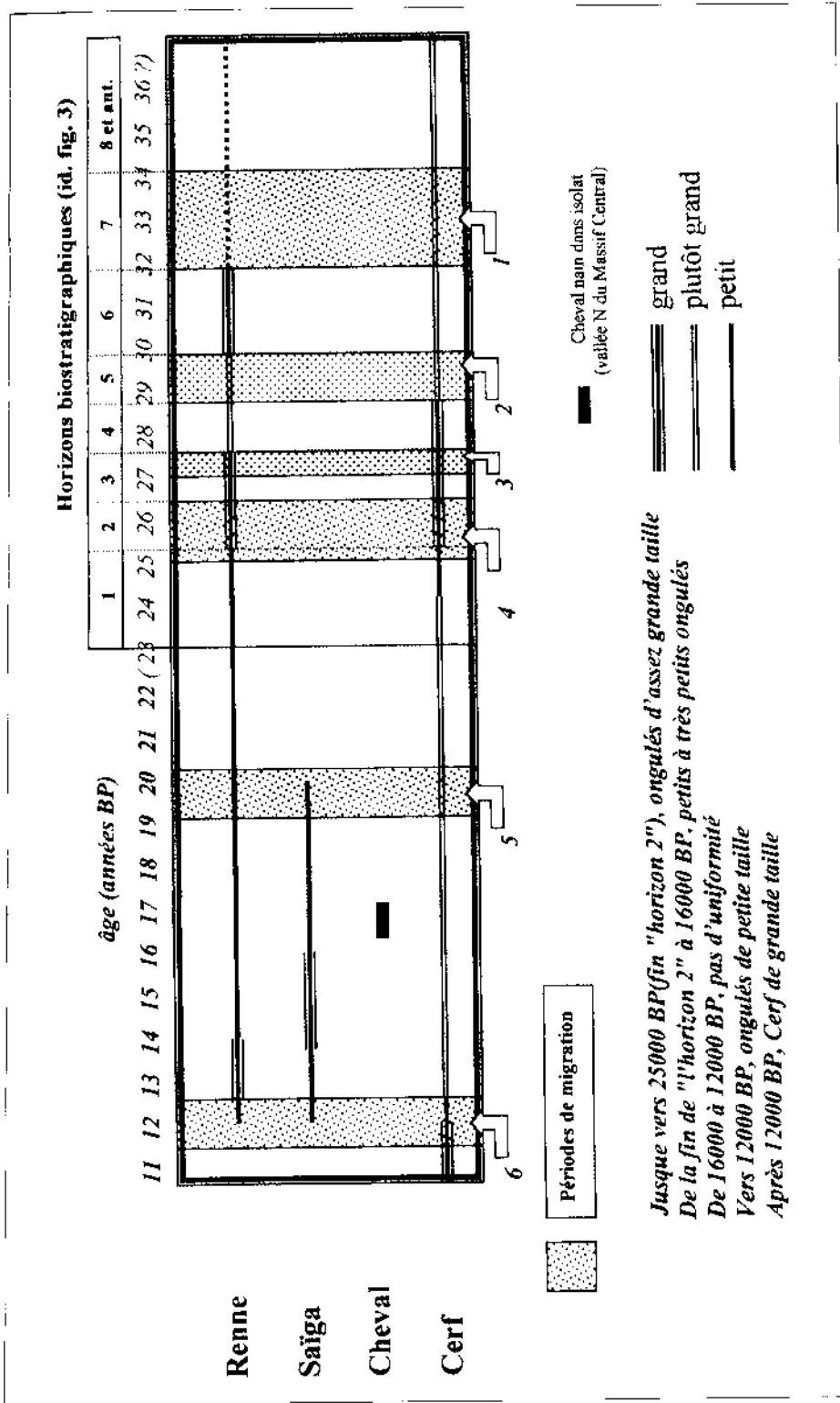


Figure 4. Variations de taille de quelques ongulés du Sud-Ouest de la France de 36 000 à 11 000 BP.

ment segmentée, se limitant dans l'ouest de l'Europe à des îlots formés en périphérie de la zone montagneuse du Massif Central. Ne restent en Aquitaine que les ongulés les plus endurcis au froid et à la sécheresse auxquels s'ajoutent vers 20000 BP l'Ovibos et l'Antilope saïga⁶, aboutissement local d'un phénomène de migration initié sans doute quelques milliers d'années plus tôt. Ce que l'on connaît des variations de taille (fig. 4) concerne trois ongulés; le Cerf, le Renne⁷ et l'Antilope saïga (cf Costamagno 1999,2001 ; Delpéch 1999b ; Ouzrit, 1986 ; Slottlioller, 1988) qui diffèrent nettement du point de vue de leurs exigences environnementales - ils occupent aujourd'hui des zones de végétation non superposées (fig. 1) - et du point de vue de leur masse - il s'agit respectivement d'un grand, d'un moyen et d'un petit ongulé. Tous, soit au même moment soit lors de moments décalés dans le temps, font preuve des difficultés qu'ils ont eues à s'adapter à leurs environnements.

En cette longue période, de 25000 à 12500 BP environ, au cours de laquelle la dimension des espaces habitables a varié fortement pour atteindre une superficie minimale lors du dernier maximum glaciaire, les réponses des ongulés aquitains pour autant que l'on puisse en juger en considérant seulement leur présence et leur taille révèlent certains aspects propres aux écosystèmes qui se sont succédé au nord de l'arc pyrénéo-alpin en Europe boréale, vers 25 000 BP, le Renne et le Cerf répondent conjointement à une situation de contrainte par une baisse de leur taille et les ongulés de forêt tendent à disparaître. Toujours sous des conditions contraignantes, le mouvement de migration ouest-est de l'ongulé le mieux adapté aux conditions sèches, l'Antilope saïga, et le mouvement nord-sud de l'aire de répartition de l'ongulé le plus nordique, l'Ovibos, conduisent l'un et l'autre de ces deux ongulés dans les confins sud-ouest de la grande plaine européenne, l'Aquitaine, où ils arrivent vers 20000 BP. L'Ovibos ne s'adaptera pas et disparaîtra rapidement; l'Antilope saïga se maintiendra, tout en restant de petite taille.

De 20000 jusque vers 16000 BP, mis à part le Cerf qui serait relativement grand mais très rare, les ongulés sont de taille petite à très petite suite au resserrement de leurs aires de répartition. D'ailleurs, dans le gisement de Rond du Barry, situé dans la haute vallée de l'Allier (partie nord du Massif Central), le Cheval des niveaux datés des environs de 16000 BP est un Cheval nain (Aajjane, 1986) ; une population d'équidés s'est alors vraisemblablement

trouvée confinée dans un isolat créé par l'étalement des déserts froids qui occupaient les hautes terres du Massif Central et la plaine nord européenne. La quasi-disparition des formes de forêt et le développement des situations d'isolats pour les ongulés capables de supporter les conditions les plus sévères font apparaître cette période comme la plus contraignante du dernier pléistocène. La biomasse des ongulés ne devait pas dépasser ce qu'elle est aujourd'hui dans la toundra: 0,44 t/km².

De 16000 à 12500 BP environ, les espaces habitables s'ouvrent et les conditions s'améliorent, faiblement tout d'abord, favorisant le plus petit des ongulés: l'Antilope saïga, dont la taille s'élève quelque peu, puis semble t'il assez rapidement à partir de 14000 BP favorisant les ongulés plus volumineux; le Renne retrouve une taille normale et, au même moment, le Bison manifeste plus fortement sa présence. Lors du dernier tardiglaciaire, c'est vers 13000 BP que la biomasse des ongulés atteint son niveau le plus élevé: elle a été estimée à 10 t/km² (Delpéch, 1999b).

3e ensemble chronologique

Il correspond à la période au cours de laquelle se mettent en place les biocoenoses actuelles. Son début vers 12500 -12 000 BP est marqué par de fortes contraintes : l'Antilope saïga est de petite taille, il en est sans doute de même pour les cerfs et les rennes des sites de plaine. Comme précédemment, vers 25 000 BP, le Cerf recouvre rapidement une grande taille⁸ tandis que le Renne ne conserve une taille normale que dans les sites de bordure montagneuse, comme à Duruthy dans les Landes (Delpéch, 1983). Il suffit de quelques siècles pour que les ongulés qui occupent aujourd'hui les plus hautes altitudes et latitudes disparaissent des zones basses de l'Aquitaine et que ceux de la forêt caducifoliée s'y installent de nouveau. La reconquête par la forêt des espaces ouverts a cependant nécessité un certain temps au cours duquel, sous des conditions moins sévères qu'auparavant, les ongulés pléistocènes de milieu ouvert frais se manifestent. Ainsi, on note le retour de *Bos primigenius* ainsi que celui d'*Equus hydruntinus*, du Mégacéros et de l'Elan⁹ dont la présence n'est toutefois documentée que pour une courte période. On retrouve momentanément en Aquitaine le cortège quasi complet des ongulés du Paléolithique supérieur mais peu d'entre eux passent le cap de cette période de changement. À

6. Le même phénomène s'était produit pour l' Antilope saïga, quelque cent millénaires plus tôt.

7. Pour les questions générales sur les variations de taille du Renne et du Cerf, voir Delpéch 1984, Delpéch 1999b, Delpéch *et al.*, 2000 et références citées dans ces travaux.

8. Le site magdalénien supérieur de La Gare de Couze en Dordogne a livré des restes de petit Cerf (Delpéch, 1967) tandis que celui de Pont d'Ambon en Dordogne livre, dans ses niveaux aziliens, les vestiges d'un grand Cerf (Gilbert, 1984).

9. Des restes d'*Atces atces*, mal datés, ont été trouvés associés à des gisements « Magdalénien final » à Rochereil en Dordogne (Astre, 1950) et « azilien » à La Tourasse en Haute-Garonne (Girard *et al.*, 1979; Harlé, 1894).

L'environnement animal des Européens au Paléolithique supérieur

l'exception des formes de forêt, tous ou presque disparaissent rapidement de la région ou s'éteignent. Ceux qui sont à l'origine des populations actuelles vivant sous des altitudes ou latitudes plus hautes que les plaines d'Aquitaine sont ceux dont l'aire de répartition d'alors couvrait des zones proches de celles qu'ils occupent aujourd'hui. En ce qui concerne le Renne, son aire de répartition s'étendait sans doute sur une large partie de l'Europe, l'Aquitaine n'en représentant que l'extrémité sud-ouest. Proche dans sa partie nord de la zone qu'elle occupe aujourd'hui, l'aire de répartition a pu s'y recentrer sans grandes difficultés lors de la remontée de ses limites septentrionales. Parallèlement, les limites méridionales remontaient en latitude et les limites altitudinales s'élevaient. L'Aquitaine s'est donc trouvée exclue de l'aire de répartition du Renne en deux temps: 1) élimination des zones basses et création d'isolats d'altitude le long des zones montagneuses bordières (Massif Central et pyrénées) ; l'aire de répartition était alors cloisonnée et les rennes étaient des « rennes de montagne » ; 2) disparition des isolats d'altitude. Ainsi, les derniers rennes aquitains n'ont pas participé à la reconquête des terres des hautes latitudes par manque de corridors liant celles-ci à ceux-là (Grayson et Madsen, 2000). Suivant le même processus, Chamois et Bouquetin ont pu réoccuper des zones d'altitude et de latitude plus élevées mais, à l'inverse du Renne, c'est en montagne et non sous les hautes latitudes qu'ils se sont maintenus jusqu'à aujourd'hui. Sur la base du même raisonnement, on admettra que les derniers mammouths, antilopes saïgas, et élans aquitains n'ont alimenté ni le « pool » génique des mammouths holocènes de Sibérie ni celui des saïgas et élans actuels. La mise en place des biocoenoses actuelles correspond à une véritable révolution environnementale. Elle passe par une période de fort déséquilibre entre milieu biologique et milieu physique qui a entraîné non seulement de larges migrations (forts déplacements d'aires de répartition) mais aussi des disparitions de taxons qui avaient pourtant survécu à de nombreux et forts changements environnementaux lors de périodes antérieures.

Quelques données pour une vue plus largement européenne

Les bouleversements du milieu biologique de la fin du Pléistocène touchent l'ensemble des mammifères et concernent tout l'hémisphère boréal. En Amérique du Nord, ce sont 35 genres de mammifères qui ont disparu vers 12 000 BP (*cf* notamment Agusti et Anton 2002,

Grayson, 1984,1987, 1993, Martin et Klein, 1984). En Eurasie, ils sont également nombreux à disparaître (ou à migrer) et la composition du gibier chassé par les derniers hommes paléolithiques, toujours prédateurs, change nettement (*cf* notamment Fagnard et Thévenin, 1997, pour l'Europe du nord-ouest ; Bridault, 1997, pour le nord de la France; Street, 1997, pour le nord de la région rhénane ; Stanko, 1999, pour l'Ukraine). C'est donc une période de fortes contraintes environnementales qui marque la fin du Paléolithique supérieur. Durant quelques centaines d'années, la grande faune paraît avoir été en perpétuel déséquilibre avec son milieu et les prédateurs humains de l'Europe boréale doivent réadapter, sans cesse, leurs stratégies de chasse face à un gibier qu'il leur est difficile de cerner. Chaque zone géographique (région de plus ou moins haute altitude et latitude) crée des contraintes spécifiques. Les ongulés et les hommes développent des stratégies adaptatives qui, en ce qui concerne les humains, peuvent être perçues au travers des changements technotypologiques des industries. Pour exemple, on notera que l'aire géographique unifiée occupée par les Magdaléniens se divise par la suite en deux territoires, celui de l'Azilien et celui des *Federmesser* qui sont ordonnés suivant la latitude (*cf* Fagnard et Thévenin, 1997 ; Thévenin et Bintz, 1999).

Où il est encore question de l'étagement des zoocoenoses. . .

L'étagement (ou le non étagement) des zoocoenoses apparaît comme un facteur de la diversification des cultures paléolithiques. C'est la raison pour laquelle nous avons voulu examiner rapidement ici la question de l'organisation des aires de répartition à une échelle plus large que celle de l'Aquitaine qui nous a fourni jusqu'ici la majeure part des données utilisées.

À la fin du Würm récent, de 12 500 à 12 000 BP environ, des ongulés appartenant à toutes les biocoenoses actuelles de la moitié nord de l'hémisphère boréal ont occupé ensemble l'Aquitaine, nous venons d'en parler. Un tel regroupement s'était déjà produit au début du Würm récent, se poursuivant jusque vers 25 000 BP¹⁰. Les espaces habitables s'étendaient vers les hautes latitudes (et altitudes) moins loin qu'aujourd'hui mais couvraient cependant une zone assez large. Les cartes de répartition des sites ayant livré de l'Aurignacien et du Gravettien en France (Demars, 1996) et en Europe de l'ouest (Bocquet-Appel et Demars, 2000) montrent que, au début du Würm récent, leur bordure nord atteignait au moins le niveau du 52e parallèle. Le fait que tous les ongulés aient été présents en Aquitaine, région qui ac-

10. Sauf lors de l'incursion de l'Ovibos dans le sud-ouest.

cueille aujourd'hui les biocoenoses de la forêt caducifoliée indique bien que l'étagement d'alors était nettement différent de l'actuel mais il a fallu examiner ce qui se passe du côté est de l'Europe pour en avoir une idée plus précise.

Quelle que soit la position de la limite nord de la biosphère, dans la zone située au nord des Pyrénées, de la chaîne alpine et de son prolongement oriental : le Caucase, les espaces de vie ont toujours été plus larges à l'est qu'à l'ouest. La plaine russe, qui est limitée au sud par la Mer noire et le Caucase, se développe en effet largement au nord; elle est restée en grande partie habitable même lors du maximum glaciaire (la limite sud du désert froid est descendue moins bas qu'en Europe de l'ouest). La plaine russe n'a en outre jamais constitué un isolat puisqu'elle a toujours communiqué avec la plaine sibérienne via les plaines et plateaux du Kazakhstan. Dans ce large espace ouvert, loin des influences océaniques, l'étagement des biocoenoses, s'il existe, doit être clairement marqué dans le sens nord-sud. Selon Grigorieva (1999 p. 362), il en était bien ainsi lors des périodes passées: « le territoire qui s'étend au nord de la Mer noire et de la mer d'Azov fait partie intégrante de la vaste zone des steppes. Au Pléistocène supérieur, ce territoire a été divisé en trois zones géographiques: la zone septentrionale, steppe périglaciaire à faune de mammoth; la zone de transition à bison dominant. . . par où passaient les migrations d'animaux adaptés au froid (renne et renard polaire) et les animaux thermophiles (antilope saïga) ; la zone des steppes méridionales, à faune steppique, où le bison a été successivement remplacé par le cheval ». Selon Baryshnikov (1999 p. 319), les montagnes de Crimée et le nord du Caucase forment la limite sud de l'aire de répartition du Bison et des grands mammifères boréaux pléistocènes: « *It should. . . be noted that the mountain areas of the Crimea and Northern Caucasus formed, in the Late Pleistocene, the southern boundary of distribution of Mammuthus primigenius, Coelodonta antiquitatis, Rangifer tarandus and other boreal species in Eastern Europe*¹¹ ». Malgré l'annonce de l'existence d'un étagement des ongulés au Pléistocène supérieur par Grigorieva, les propos de Baryshnikov tempèrent fortement sa netteté : au sud de la plaine russe, tous les grands ongulés dont la présence est signalée au nord y sont aussi présents. Ceci rappelle assez fortement ce que l'on a pu mettre en évidence en Europe de l'ouest pour le début du Würm récent notamment; bien qu'il soit vraisemblable que, à l'est comme à l'ouest de l'Europe,

les aires de répartition étaient alors centrées¹² sur des régions de différentes latitudes. Leurs limites sud se perposent le long de la barrière montagneuse tandis que leurs limites nord sont en position plus ou moins septentrionale. L'aire occupée par l'Antilope saïga semble notamment ne pas avoir atteint des latitudes très élevées au moins du côté est (Baryshnikov, 1999 fig.1, Kahlke, 1990).

Ainsi, au début du Würm récent, jusque vers 25 000 BP pratiquement tous les ongulés des milieux ouverts boréaux occupaient, tant à l'ouest qu'à l'est, des zones géographiques en large partie communes; l'étagement n'étant vraisemblablement manifeste que dans les zones les plus proches de la limite nordique de la biosphère, la majeure partie du territoire offrait des conditions de vie favorables à un même éventail d'ongulés ; à une exception près cependant, l'Antilope saïga reste un élément des zoocoenoses d'ongulés de l'est de l'Europe, inconnu à l'ouest comme aujourd'hui.

C'est au sein de l'isolat aquitain que l'on trouve des exemples de ce qu'a pu être l'organisation de l'étagement pendant le maximum glaciaire (cf Delpéch, 1999b, fig. 2). Au sein de cet isolat, les aires de répartition des ongulés se sont organisées suivant l'altitude, centrées sur la zone la plus basse pour le Bison, le Cheval et l'Antilope saïga, sur la zone de coteaux pour le Renne et sur la zone la plus élevée, en bordure des massifs montagneux, pour le Cerf, le Bouquetin et le Chamois; ce n'était vraisemblablement pas les points hauts que recherchaient cerfs, bouquetins et chamois mais les vallées profondes et abritées (Delpéch, 1990).

. . . et de l'établissement du désert froid des hautes altitudes et latitudes

L'une des caractéristiques de la période au cours de laquelle s'est développé le Paléolithique supérieur est le fait de l'élargissement de la zone abiotique et de l'établissement d'un désert froid sur la plaine nord européenne avec pour conséquences 1) la forte diminution des espaces boréaux habitables et la création d'isolats continentaux, notamment dans l'ouest de l'Europe (d'où création de situations de contraintes même dans les zones habitables entraînant une diminution globale de la biomasse des ongulés et, par voie de conséquence, de la biomasse humaine) ; 2) la création de provinces géographiques favorisant des phénomènes de spéciation.

Pour exemple d'implication de la diminution des espaces habitables, indiquons que le Renne disparaît presque

11. On doit noter que, en Europe de l'est au Pléistocène récent, les monts de Crimée et la ligne nord caucasienne forment la frontière sud de l'aire de répartition du Mammoth, Rhinocéros laineux, Renne et autres espèces boréales.

12. Nous imaginons un centre d'aire de répartition comme une aire centrale autour de laquelle les migrations annuelles d'un troupeau pouvaient s'effectuer.

L'environnement animal des Européens au Paléolithique supérieur

de la péninsule européenne: à partir de 20000 BP, du côté ouest, il est encore présent en Aquitaine mais, nous avons vu que sa taille est faible; du côté est il ne se maintient qu'au delà de la région balkanique, dans la plaine russe (et dans l'isolat que constitue la plaine hongroise); il disparaît de Moldavie (Roumanie) vers 19 000 BP (Bitiri et

Carciumaru, 1980). Pour justifier de l'établissement de provinces géographiques, il n'est qu'à comparer les Equidés du Wünn récent d'Aquitaine à ceux de la région balkanique. Les caractères morphologiques et biométriques concernant tant les Chevaux que les Asiniens, documentent l'hypothèse d'une évolution intrarégionale à partir de souches communes plus anciennes (Delpech et Guadelli, 1992).

CONCLUSION

Ce travail a pris en compte essentiellement les associations d'ongulés présentes dans les sites aquitains livrant des industries du Paléolithique supérieur. Elles nous ont aidé à établir, période par période, la composition des zoocoenoses de l'extrémité ouest de la plaine européenne. Nous appuyant sur la composition actuelle des biocoenoses d'ongulés, sur leur organisation étagée qui suit les aires de végétation et prenant en compte les réponses actuelles des ongulés à des situations de contrainte, nous avons tenté d'interpréter à l'échelle européenne les variations environnementales mises en évidence en Aquitaine et recherché dans la documentation concernant l'ensemble de l'Europe les justifications de ces interprétations.

La péjoration climatique du dernier maximum glaciaire a entraîné de grands changements dans la disposition et l'étendue des aires de répartition de tous les ongulés en raison de l'extension relativement importante des déserts froids septentrionaux et d'altitude. Un grand mouvement de migration perçu vers 25 000 BP par les ongulés aquitains indique que le resserrement des espaces disponibles a été très rapide. La deuxième grande période de migration documentée en Aquitaine vers 12 500 BP marque le début de la mise en place des biocoenoses actuelles. Elle correspond à d'importants changements environnementaux qui se mettent en place très rapidement (dessalement des espaces, passage d'un milieu ouvert à un milieu fermé) ne permettant pas à la plupart des ongulés la mise en œuvre de stratégies d'adaptation efficaces.

Il ne nous semble pas nécessaire de reprendre ici le détail des variations spatiales et temporelles des zoocoenoses d'ongulés du Paléolithique supérieur. Nous rappellerons simplement que, jusque vers 26000-25000 BP, bien que l'on note des changements dans les zoocoenoses, les conditions ont été globalement favorables à l'ensemble des ongulés sur tout le territoire boréal européen à une exception près cependant: vers 34 000 BP, alors que l'on constate en Aquitaine les premières manifestations aurignaciennes, des pressions pour un resserrement des espaces se font sentir. À partir de 26-

25 000 BP jusqu'à la fin des temps paléolithiques, ce sont des conditions de contraintes qui prédominent; les données de l'Aquitaine n'indiquent l'établissement de conditions favorables que durant une très courte période qui débute après 14000 BP et s'achève vers 12500 BP quand débute la révolution environnementale.

Pour terminer, nous soulèverons deux points importants pour l'écologie humaine qui concernent les questions de migration et d'adaptation. Directement dépendant du milieu dont il tirait notamment sa nourriture, l'homme paléolithique représentait un élément naturel des écosystèmes pléistocènes. Comme les animaux qu'il chassait et dont il se nourrissait, il subissait les pressions environnementales et répondait aux courants d'influences migratoires. Ne peut-on envisager un courant nord sud de déplacement d'hommes ou d'idées quand la limite nordique de la biosphère s'abaissait ou un courant est-ouest (en Europe) lors de périodes d'aridification? Que penser de l'arrivée du Solutréen (en tant que culture) en Europe du sud-ouest, de celle des Aurignaciens (en tant que population)...? Les questions sont ouvertes. Quant à l'adaptation, nécessaire pour la survie, elle requiert la mise en œuvre de stratégies qui sont fonction, au moins en partie, des caractéristiques du milieu. Si les critères retenus pour définir les "cultures matérielles" paléolithiques ont quelque chose à voir avec les stratégies de prédation, alors l'étendue géographique et chronologique de ces cultures matérielles peut présenter un lien avec celle des zoocoenoses. Nous avons donné plus haut l'exemple de l'Azilien et du *Federmesser*; il y a aussi le cas du Badegoulien dans l'isolat aquitain et bien d'autres encore. . . Je terminerai en citant un paragraphe repris d'un travail de R. Desbrosse et J. Kozłowski (1988, p. 114): « En Europe centrale, . . . les industries à pointes foliacées qui sont l'équivalent du Châtelperronien, présentent un développement local de faciès moustérien, reuvre encore d' *Homo neanderthalensis*. . . Les industries à pointes foliacées ont une. . . grande dispersion géographique en même temps qu'une... grande diversité. Diversité due probablement aux facteurs géographiques qui permettent d'individualiser des faciès de plaine et

des franges septentrionales de plateaux (Jerzmanowicien, Ranicien, Lyncombien) et les faciès carpatiques (Szélé-

tien) » (Desbrosse et Kozłowski, 1988, p. 115), Bel exemple de structuration altitudinale !

Résumé – Ce travail s'intéresse aux faunes de grands mammifères qui se sont succédé en Europe au cours d'une période débutant vers 40 000 BP et s'achevant vers 11 000 BP qui correspond au développement du Paléolithique supérieur. Il concerne, en particulier les ongulés qui ont occupé la zone géographique s'étendant au nord de l'arc alpin. Durant cette période, le milieu physique a fortement varié, tant le climat que la paléogéographie, entraînant le déplacement des populations animales sur les distances plus ou moins grandes selon la période et le mammifère considérés. La composition des biocénoses d'ongulés, la datation des périodes de migration, l'appréciation de leur importance se fondent sur les données fauniques issues d'assemblages essentiellement archéologiques, bien datés. Les interprétations s'appuient sur des références fournies par les écosystèmes actuels.

Abstracts – The analysis I present here focuses on the large faunal sequence that is known to have occurred in Europe between about 40 000 and 11 000 radiocarbon years ago, the same period that saw the development of the Upper Paleolithic. In particular, I examine the ungulates that occupied the geographic zone that extends northwards from alpine chain. During this period, the physical environment varied considerably, in both climatic and paleogeographic senses. As a result of these variations, animal populations were displaced across distances that varied from small to large depending on the time and the ungulates involved. Our knowledge of the composition of past ungulates communities (biocenoses), of the timing of periods of biogeographic displacement, and of the historic biogeography of these mammals in general is heavily based on faunas provided by well-dated archaeological sites, the interpretations of those faunas that I provide are based on our understanding of modern ecosystems.

BIBLIOGRAPHIE

- AJJANE (Ahmed), *Contribution à l'étude des faunes du Würm récent en Haute Loire. Les niveaux magdaléniens du Rond du Barry*, Thèse de 3^e cycle, université Bordeaux I, 1986, n° 2143,340 p.
- AGUSTI (Jordi), ANTON (Mauricio), *Mammoths, Sabertooths, and Hominids. 65 million years of mammalian evolution in Europe*, New York, Columbia University Press, 2002.
- ALLARD (Michel), « Les magdaléniens de l'abri des Peyrugues à Orniac (Lot). Leur culture et leurs relations avec le milieu », dans RIGAUD (Jean-Philippe), LAVILLE (Henri), V ANDERMEERSCH (Bernard) (éd.), *Le peuplement magdalénien*, Actes du colloque de Chancelade, 10-15 octobre 1988, *Éditions du C.T.H.S.*, 1992, p. 377-385.
- ALTUNA (Jesus), MARIEZKURRENA (Koro), « Les restes osseux de macromammifères », dans STRAUS (Lawrence G.) (éd.), *Les derniers chasseurs de Renne du monde pyrénéen. L'abri Dufauve : un gisement tardiglaciaire en Gascogne (fouilles 1980-1984), Mémoire de la Société préhistorique française*, 22, 1995, p. 181-211.
- ASTRE (Gaston), Faune magdalénienne et azilienne de Rochereil (Dordogne), *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, 85, 1950, p. 151-171.
- BARYSHNIKOV (Gennedy F.), « Bison from early paleolithic sites in the Caucasus and Crimea », dans BRUGAL (Jean-Philippe), DAVID (Francine), ENLOE (James G.), JAUBERT (Jacques) (éd.), *Le Bison: gibier et moyen de subsistance des hommes du paléolithique aux paléoindiens des grandes plaines*, Éditions APDCA, Antibes, 1999, p. 319-331.
- BITIRI (Maria), CARCIUMARU (Marin), Le milieu naturel et quelques problèmes concernant le développement du Paléolithique supérieur sur le territoire de la Roumanie, Actes du colloque international: *L'Aurignacien et le Gravettien dans leur cadre écologique*, Nitra, 1980, p.79-91.
- BOCQUET-APPEL (Jean-Pierre), DEMARS (Pierre-Yves), Population Kinetics in the Upper Palaeolithic in Western Europe, *Journal of Archaeological Science*, 27, 2000, p. 551-570.
- BOUCHUD (Jean), « Étude de la faune de l'abri Pataud », dans MOVIUS (H. L.) (éd.) *Excavation of the abri Pataud. American School of prehistoric Research Bulletin*, 30, 1975, p. 69-153.
- BRIDAULT (Anne), « Chasseurs, ressources animales et milieux dans le Nord de la France de la fin du Paléolithique à la fin du Mésolithique. Problématique et état de la recherche » dans FAGNARD (Jean-Pierre), THÉVENIN (André) (éd.) *Le Tardiglaciaire en Europe du Nord Ouest*, Actes du 119^e congrès national des Sociétés historiques et scientifiques (Amiens, 1994), *Éditions du C.T.H.S.*, 1997, p. 165-176.
- CASTEL (Jean-Christophe), *Comportements de subsistance au Solutrénien et au Badegoulien d'après les faunes de Combe-Saunière (Dordogne) et du Cuzoul de Vers (Lot)*, Doctorat d'université, spécialité Préhistoire et géologie du Quaternaire, Université Bordeaux I, 1999, n° 2151bis.
- CLOTTE (Jean), GIRAUD (Jean-Pierre), Le gisement magdalénien ancien et solutrénien du Cuzoul à Vers (Lot), *Bulletin de la Société préhistorique française*, 82, 1985, p.5-6.
- COSTAMAGNO (Sandrine), *Stratégies de chasse et fonction des sites au Magdalénien dans le Sud de la France*,

L'environnement animal des Européens au Paléolithique supérieur

Doctorat d'université, spécialité Préhistoire et géologie du quaternaire, Université Bordeaux I, 1999, n° 2134.

COSTAMAGNO (Sandrine), Exploitation de l'Antilope saïga au magdalénien en Aquitaine, *Paléo*, 13, 2001, p.111-128.

DAVID (Francine), FOSSE (Philippe), « Le bison comme moyen de subsistance au Paléolithique : gisements de plein air et sites en grotte », dans BRUGAL (Jean-Philippe), DAVID (Francine), ENLOE (James G.), JAUBERT (Jacques) (éd.), *Le Bison : gibier et moyen de subsistance des hommes du paléolithique aux paléoindiens des grandes plaines*, Éditions APDCA, Antibes, 1999, p. 121-141.

DELPECH (Françoise), *Recherches paléontologiques concernant quelques gisements du Magdalénien VI : stations de La Gare de Couze (Dordogne), du Morin (Gironde) et de Duruthy (Landes)*, Thèse de doctorat de Géologie approfondie, option Paléontologie, Université de Bordeaux I, n° 469, 1967, 202 p.

DELPECH (Françoise), Présence de *Mustela minuta* Pomel, 1853, dans les couches aurignaco-périgordiennes du gisement du Roc de Combe (commune de Payrignac, Lot), *Bulletin de l'Association française pour l'étude du Quaternaire*, 1, 1973, p. 3-6.

DELPECH (Françoise), *Les faunes du Paléolithique supérieur dans le Sud-Ouest de la France. Cahiers du Quaternaire*, 6, 1983, CNRS Éd., 453 p.

DELPECH (Françoise), « La Ferrassie: Carnivores, Artiodactyles et Périssodactyles », dans DELPORTE (Henri) (éd.), *Legrandabri de La Ferrassie. Fouilles 1968-1973*, Éditions du Laboratoire de Paléontologie humaine et de Préhistoire, *Études quaternaires*, 7, 1984, p. 61-89.

DELPECH (Françoise), The range distribution of some ungulate mammals during the Dryas I (recent Würm) in Aquitaine. Paleoeological implications, *Geobios*, 23, 1990, p. 221-230.

DELPECH (Françoise), « Le monde magdalénien d'après le milieu animal », dans LAVILLE (Henri), RIGAUD (Jean-Philippe), VANDERMEERSCH (Bernard) (éd.), *Le peuplement magdalénien*, Paris, Éditions du CTHS, 1992, p. 127-135.

DELPECH (Françoise), « La chasse au Bison dans le sud-ouest de la France au cours du Würm : choix humain ou contraintes paléoenvironnementales ? », dans BRUGAL (Jean-Philippe), DAVID (Francine), ENLOE (James G.), JAUBERT (Jacques) (éd.), *Le Bison : gibier et moyen de subsistance des hommes du paléolithique aux paléoindiens des grandes plaines*, Antibes, Éditions APDCA, 1999a, p. 63-84.

DELPECH (Françoise), Biomasse d'ongulés au Paléolithique et inférences sur la démographie, *Paléo*, n° II, 1999b, p. 19-42.

DELPECH (Françoise), GUADELLI (Jean-Luc), « Les grands mammifères gravettiens et aurignaciens de la grotte

de Temnata », dans KOZLOWSKI (Janus K.), LAVILLE (Henri), GINTER (Bolestaw) (éd.), *Temnata Cave. Excavations in Karlukovo Karst Area. Bulgaria, Jagellonian*, University Press, Krakow, 1, 1992, p. 141-216.

DELPECH (Françoise), GRAYSON (Donald K.), RIGAUD (Jean-Philippe), Biostratigraphie et paléoenvironnements du début du Würm récent d'après les grands mammifères de l'abri du Flageolet I (Dordogne, France), *Paléo*, n° 12, 2000, p. 97-126.

DELPECH (Françoise), LE GALL (Olivier), La faune magdalénienne de la grotte des Églises (Ussat, Ariège), *Bull. Soc. préhist. Ariège*, 38, 1983, p. 91-118, 6 fig., 11 tabl.

DELPECH (Françoise), RIGAUD (Jean-Philippe), « Quelques exemples sur l'apport des datations en archéologie préhistorique », dans BARRANDON (Jean-Noël), GUIBERT (Pierre), MICHEL (Véronique) (éd.), *Datation, XXIe Rencontres internationales d'Archéologie et d'histoire d'Antibes*, Éditions APDCA, 2001, p. 315-331.

DELPECH (Françoise), VILLA (Paola), « Chasse et activités de boucherie au Magdalénien: les bouquets de la grotte des Églises (Ussat, Ariège) », dans DESSE (Jean), AUDOUIN-ROUZEAU (Frédérique) (éd.), *Exploitation des animaux sauvages à travers le temps*, XIIIe Rencontres d'archéologie et d'histoire d'Antibes, 15-17 octobre 1992, Juans-les-Pins, Éditions APCDCA, 1993, p. 79-102.

DEMARS (Pierre-Yves), Démographie et occupation de l'espace au paléolithique supérieur et au mésolithique en France, *Préhistoire européenne*, 8, 1996, p. 3-26.

DESBROSSE (René), KOZLOWSKI (Janus), *Hommes et climats à l'âge du Mammouth. Le Paléolithique supérieur d'Eurasie centrale*, Masson Éd., 1988, 144 p.

FAGNARD (Jean-Pierre), THÉVENIN (André) (éd.), *Le Tardiglaciaire en Europe du Nord Ouest*, Actes du 119^e congrès national des Sociétés historiques et scientifiques (Amiens, 1994), Paris, Éditions du C.T.H.S., 1997.

Faunmapworking group : GRAHAM (Russell W.), LUNDELIUS Jr (Ernest L.), GRAHAM (Mary Ann), SCHROEDER (Erich K.), TOOMEY III (Rickard S.), ANDERSON (Elaine), BARNOSKY (Anthony D.), BURNS (James A.), CHURCHER (Charles S.), GRAYSON (Donald K.), GUTHRIE (R. Dale), HARRINGTON (C.R.), JEFFERSON (George T.), MARTIN (Larry D.), McDONALD (H. Gregory), MORLAN (Richard E.), SEMKEN JR (Holmes A.), WEBB (S. David), WERDELIN (Lars), WILSON (Michael C.), Spatial Response of Mammals to Late Quaternary Environmental Fluctuations, *Science*, Reprint Series, 272, 1996, p. 1601-1606.

FERULLO (Olivier), LENOBLE (Arnaud), MADELAINE (Stéphane), « Bordeneuve : essai d'interprétation d'une spécificité faunique », dans BRUGAL (J.-Ph.), DAVID (F.), ENLOE (I. G.), JAUBERT (I.) (éd.), *Le Bison : gibier et moyen de subsistance des hommes du paléolithique aux paléoindiens des grandes plaines*, Antibes, Éditions APDCA, 1999, p. 231-247.

- GEIST (Valerius), *Deer of the World. Their Evolution, Behaviour and Ecology*, Stackpole Books, Mechanicsburg, Pennsylvania, 1998, 421 p.
- GESSAIN (Robert), *Ovibos. La grande aventure des hommes et des boeufs musqués*, Paris, Éditions Robert Laffont, 1969, 303 p.
- GILBERT (André), *Contribution à l'étude des faunes de la fin des temps glaciaires et du début des temps post-glaciaires*, Thèse de troisième cycle, Université Bordeaux I, 1984, 322 p.
- GIRARD (Michel), MOSER (François), ORLIAC (Michel), « Comparaisons des gisements de la Tourasse (Haute-Garonne) et du Mas d'Azil (Ariège) », dans SONNEVILLE-BORDES (Denise de) (éd.), *La fin des temps glaciaires en Europe*, Colloque international du CNRS, 271, Talence, 24-28 mai 1977, Éditions du CNRS, 1979, p. 637-645.
- GOWLETT (J.A.J.), The Archaeology of Radiocarbon Accelerator Dating, *Journal of World Prehistory*, 1, 2, 1987, p. 127-170.
- GRAYSON (Donald K.), « Explaining Pleistocene extinctions : Thoughts on the structure of a debate », dans MARTIN (Paul S.), KLEIN (Richard G.) (éd.) : *Quaternary extinctions; A prehistoric revolution*, Tucson, Univ. of Arizona Press, 1984, p. 259-298.
- GRAYSON (Donald K.), An analysis of the chronology of Late Pleistocene mammalian extinctions in North America, *Quaternary Research*, 28, 1987, p. 281- 289.
- GRAYSON (Donald K.), *The desert's past. A natural prehistory of the Great Basin*, Sillithsonian Institution Press, Washington and London, 1993.
- GRAYSON (Donald K.), DELPECH (Françoise), Changing Diet Breadth in the early Upper Paleolithic of southwestern France, *Journal of Archaeological Science*, 25, 1998, p. 1119-1130.
- GRAYSON (Donald K.), DELPECH (Françoise), RIGAUD (Jean-Philippe), SIMEK (Jan), Explaining the Development of Dietary Dominance by a Single Ungulate Taxon at Grotte XVI, Dordogne, France, *Journal of Archaeological Science*, 28, 2001, p. 115-125.
- GRAYSON (Donald K.), MADSEN (David B.), Biogeographic implications of recent low-elevation recolonization by *Neotoma cinerea* in the Great Basin, *Journal of Mammalogy*, 81 (4), 2000, p. 1100-1105.
- GRIGGO (Christophe) *Signification paléoenvironnementales des communautés animales pléistocènes reconnues dans l'abri Suard (Charente) et la grotte de Bois Ragot (Vienne)*, Doctorat de 3e cycle, spécialité Préhistoire et géologie du Quaternaire, Université Bordeaux I, 1995, n° 1342.
- GRIGGO (Christophe), La faune magdalénienne de l'abri Gandil, Bruniquel (Tarn-et-Garonne). Études paléontologique, taphonomique et archéozoologique, *Paléo*, 9, 1997, p. 279-294.
- GRIGGO (Christophe), La faune de la grotte du Placard. Études paléontologique, paléoenvironnementale et archéozoologique, à paraître, Inédit.
- GRIGORIEVA (Galina V.), « Les chasseurs de bison au Paléolithique supérieur dans la zone steppique au de la mer Noire », dans BRUGAL (Jean-Philip), DAVID (Francine), ENLOE (James G.), JAUBERT (Jacques) (éd.) *Le Bison : gibier et moyen de subsistance des hommes du paléolithique aux paléindiens des grandes plaines*, Antibes, Editions APDCA, 1999, p. 361-365.
- GUADELLI (Jean-Luc), *Contribution à l'étude des zoocoenoses préhistoriques en Aquitaine (Würm ancien et interstade würmien)*, Doctorat d'université, Université Bordeaux I, 1987, n° 148.
- HARLÉ (Edouard), Restes d'Elan et de Lion dans une station préhistorique de transition entre le Quaternaire et les temps actuels à Saint-Martory (Haute-Garonne); *L'Anthropologie*, 5, 1894, p. 402-406.
- HARLÉ (Edouard), Un crâne de Breuf musqué, des Eyzies (Dordogne), *Bulletin de la Société géologique de France*, 1901, p. 455-458.
- KAHLKE (Heinrich Dietrich), Der Saiga-Fund von Pahren. Ein Beitrag zur Kenntnis der paläarktischen Verbreitungsgeschichte der Gattung Saiga Gray 1843 unter besonderer Berücksichtigung des Gebietes der DDR, *Eiszeitalter u. Gegenwart*, Hannover, 1990, 40, p. 20-37.
- MARTIN (Paul S.), KLEIN (Richard G.) (éd.), *Quaternary extinctions : A prehistoric revolution*, Tucson, Univ. of Arizona Press, 1984.
- OUZRIT (Lahcen), *Recherches sur les faunes du Dryas ancien en Gironde, le gisement de Saint-Germain-la-Rivière*, Thèse de 3e cycle, Université Bordeaux I, 1986, n° 2155, 147 p.
- PAILHAUGUE (Nicole), *La faune tardiglaciaire de la grotte de La Vache (Alliat, France). Étude préliminaire des Caprinés : Bouquetin pyrénéen et Isard*, Diplôme d'études supérieures, Université Bordeaux I, 1993, 164 p.
- PAILHAUGUE (Nicole), Faune et saisons d'occupation de la salle Monique au Magdalénien pyrénéen, Grotte de La Vache (Alliat, Ariège, France), *Quaternaire*, 9, 1998, p. 385-400.
- PEYRONY (Denis), Les abris Lartet et du Poisson à Gorge-d'Enfer (Dordogne), *L'Anthropologie*, 42, 1932, p. 241-268.
- PEYRONY (Denis), PEYRONY (Elie), Laugerie Haute près des Eyzies (Dordogne), *Archives de l'Institut de paléontologie humaine*, mémoire 19, 1938, 84 p.
- RAMADE (François), *Éléments d'écologie fondamentale*, Paris, McGraw-Hill, 1984, 397 p.
- RAYNAL (Jean-Paul), GUADELLI (Jean-Luc), « Milieux physiques et biologiques: quels changements entre 60 et 30000 ans à l'ouest de l'Europe ? », dans FARIZY (Ca-

L'environnement animal des Européens au Paléolithique supérieur

therine) (éd.), *Paléolithique moyen récent et Paléolithique supérieur ancien en Europe, Mémoires du Musée de Préhistoire d'Île de France*, 3, 1990, p. 53-61.

ROQUE (Céline), GUIBERT (Pierre), V ARTANIAN (Emmanuel), BECHTEL (Françoise), OBERLIN (Christine), ÉVIN

(Jacques), MERCIER (Norbert), VALLADAS (Hélène), TEXIER Jean-Pierre), RIGAUD (Jean-Philippe), DELPECH (Françoise), CLEYET-MERLE (Jean-Jacques), TURQ (Alain), « Une expérience de croisement de datations TL/14C pour la séquence solutréenne de Laugerie-Haute, Dordogne », dans BARRANDON (Jean-Noël), GUIBERT (Pierre),

MICHEL (Véronique)(éd.), *Datation, XXIe Rencontres internationales d'Archéologie et d'Histoire d'Antibes*, Antibes, Éditions APDCA, 2001 p. 217-232.

SLOTT-MOLLER(René), *Contribution à l'étude paléontologique d'un gisement préhistorique : l'exemple du Roc de Marcamps (Gironde)*, Diplômes d'études supérieures de Sciences naturelles, Institut du Quaternaire de l'université Bordeaux I, 1988.

SPIESS(Arthur E.), *Reindeer and caribous Hunters. An archaeological study*, New York, San Francisco, London, Academic Press, 1979, 312 p.

STANKO(Vladimir N.), « Bison hunters in the Late Paleolithic of the Ukraine », dans BRUGAL (Jean-Philip), DAVID (Francine), ENLOE (James G.), JAUBERT (Jacques) (éd.), *Le Bison: gibier et moyen de subsistance des hom-*

mes du paléolithique aux paléindiens des grandes plaines, Antibes, Éditions APDCA, 1999, p. 343-359.

STREET(Martin), « Faunal succession and human subsistence in the northern Rhineland 13,000-9,000 BP », dans FAGNARD (Jean-Pierre), THÉVENIN (André) (éd.), *Le Tardiglaciaire en Europe du Nord Ouest*, Actes du 119^e congrès national des Sociétés historiques et scientifiques, Amiens, 1994, Éditions du C.T.H.S, 1997, p. 545-567.

TEXIER(Jean-Pierre), « Sédimentogénèse des sites préhistoriques et représentativité des datations numériques », dans BRUGAL (Jean-Philip), DAVID (Francine), ENLOE (James G.), JAUBERT (Jacques) (éd.), *Datation, XXIe Rencontres internationales d'Archéologie et d'histoire d'Antibes*, Éditions APDCA, 2001, p. 159-175.

THÉVENIN(André), BINTZ (Pierre) (éd.), *L'Europe des derniers chasseurs. Epipaléolithique et Mésolithique*, Actes du 5^e colloque international UISPP, commission XII, Grenoble, 18-23 septembre 1995, Éditions du CTHS, Paris, 1999.

TOURNEPICHE(Jean-François), Les grands Mammifères pléistocènes de Poitou-Charentes, *Paléo*, 8, 1996, p.109-141.

VAN DENBRINK (Frédéric-Henri), BARRUEL (Paul), *Guide des mammifères sauvages d'Europe occidentale*, Éd. Delachaux et Niestlé, 1967, 264 p.