

Habitat preferentiel et connectivité des chevaux tardiglaciaires d'Europe occidentale (*Equus caballus arcelini*, Guadelli 1991)

BIGNON OLIVIER

Laboratoire d'Archéozoologie, histoire des sociétés et des peuplements animaux -
Muséum National d'Histoire Naturelle - UMR 5197 CNRS, France.
e-mail: bignon@mnhn.fr

(Received 24 February 2005; accepted 8 June 2005)



RESUME: Le présent article explore les informations environnementales que peuvent révéler les phalanges unguéales (phalanges III) des chevaux. Selon les travaux en morphométrie conventionnelle de V. Eisenmann, il est possible d'identifier les types de sols fréquentés par les équidés en fonction des formes des dernières phalanges, renvoyant aux formes des sabots. À partir d'un référentiel morphométrique sur les équidés sauvages actuels et subactuels, il est apparu que les chevaux avaient les phalanges III plus grandes. Il ressort que les chevaux tardiglaciaires possédaient des sabots bien plus développés que tous les équidés sauvages actuels. Ces caractéristiques morphologiques sont interprétées comme une adaptation d'*E. caballus arcelini* aux sols meubles des fonds de vallée. La richesse des habitats de cette frange du paysage tardiglaciaire semble avoir été attractive pour ces chevaux qui en ont fait leur habitat préférentiel. Ces conclusions associées à la reconnaissance de la fragmentation des populations, permettent d'avancer une hypothèse explicative quant à la tendance d'une diminution de la taille des chevaux à la fin du Pléistocène.

MOTS-CLES: CHEVAUX, TARDIGLACIAIRE, EUROPE OCCIDENTALE, HABITAT, CONNECTIVITÉ

RESUMEN: El presente trabajo explora las informaciones ambientales que pueden extraerse del estudio de las terceras falanges de los caballos. De acuerdo con los trabajos de V. Eisenmann sobre morfometría convencional, es posible identificar los tipos de suelo frecuentados por los équidos en función de la forma de sus últimas falanges, que remiten a las de las pezuñas. A partir de una muestra morfométrica de équidos salvajes actuales y subfósiles se evidencia que en el pasado los caballos poseían terceras falanges más grandes. De ello se deduce que estos caballos tardiglaciares presentaban pezuñas más desarrolladas que cualquiera de las que aparecen en los équidos silvestres actuales. Estas características morfológicas son interpretadas como una adaptación de *E. caballus arcelini* a suelos móviles de los fondos de valle. La riqueza de biotopos de esta franja del paisaje tardiglaciario parece haber sido atractiva para estos caballos que la convirtieron en su hábitat preferencial. Estas conclusiones, asociadas a la constatación de la fragmentación de poblaciones en los caballos, permiten avanzar una hipótesis explicativa en lo referido a la tendencia de una disminución de la talla de los caballos al final del Pleistoceno.

PALABRAS CLAVE: CABALLOS, TARDIGLACIAR, EUROPA OCCIDENTAL, HÁBITAT, CONECTIVIDAD

ABSTRACT: This paper investigates environmental data deductible from the third (ungueal) phalanges of equids. Following V. Eisenmann's conventional morphometric studies, it has become possible to identify the soil types travelled by the horses from the shape of their third phalanges, as these are related to the hooves' shape. By comparison with a contemporaneous or sub-

contemporaneous wild equid morphometric data, Late Glacial horses had proportionally larger third phalanges. We can, in fact, infer that the Late Glacial horses had much larger hooves than any wild equid of today. We interpret these morphometric characteristics as an adaptation by *E. caballus arcelini* to the loose soils in the bottom of valleys. The productive habitats of these biotopes of the Late Glacial landscape seem to have been attractive for *E. caballus arcelini*, that chose them as their home range. These conclusions, along with the fragmentation of Late Glacial horse populations, enable us to put forward an hypothesis explaining the trend toward size reduction in *E. caballus arcelini*'s populations at the end of the Pleistocene.

KEY WORDS: HORSES, LATE GLACIAL, WESTERN EUROPE, HOME RANGE, CONNECTIVITY

INTRODUCTION

De récentes études en morphométrie géométrique et en morphométrie conventionnelle ont permis de mettre en évidence l'existence de plusieurs morphotypes régionaux de chevaux de petite taille au Tardiglaciaire en Europe occidentale, tous rattachés à *E. caballus arcelini* (Figure 1; Bignon, 2003; Bignon *et al.*, sous presse; Bignon & Eisenmann, sous presse). La fragmentation régionale de ces équidés suggère des flux génétiques faibles à cette échelle et la constitution de larges populations locales ayant assuré la survie.

En dépit de la diversité des chevaux tardiglaciaires, cette variabilité morphologique est-elle corrélée à une variabilité éco-physiologique ou comportementale? Afin d'apporter des éléments de réponse à cette question, nous nous appuyerons sur des analyses morphométriques de phalanges unguéales (phalanges III), mais aussi sur des données biologiques sur des chevaux actuels vivant à l'état sauvage (notamment les mustangs du Nevada, U.S.A., Berger, 1986; les chevaux de Camargue, France, Duncan, 1992). Ces études nous conduiront à envisager les interactions entre les populations de chevaux tardiglaciaires et le paysage, en termes d'habitat préférentiel et de connectivité. Par connectivité, on entend le mouvement des organismes à travers les différentes aires d'habitats disjoints d'un environnement donné, ainsi que les solutions comportementales développées par ces mêmes organismes (Bennett, 1999). La connectivité d'un animal est liée à la structuration paysagère, en premier lieu par le réseau hydrographique, la variabilité topographique et la structuration de la végétation.

MATERIEL ET METHODES

Les phalanges unguéales (ou phalanges III) renvoient directement à la forme des sabots, puisque ces derniers correspondent au fort développement de l'ongle entourant l'extrémité des doigts III. Ces phalanges ont donc une grande importance dans l'anatomie fonctionnelle des équidés: sur elles repose toute la locomotion, puisqu'elles sont la terminaison distale de l'unique doigt de chaque membre. À partir de la morphométrie conventionnelle et de l'écologie comparée des équidés contemporains, V. Eisenmann a réussi à mettre en lumière des correspondances entre certains traits anatomiques et des caractères de l'environnement (Eisenmann, 1984; Eisenmann & Guérin, 1984). C'est notamment le cas de la relation entre la forme des phalanges unguéales et la qualité du sol. Il est admis que le sabot est d'autant plus large chez ces animaux, qu'ils sont amenés à se déplacer sur un terrain meuble, quelle que soit sa nature: boue, mousse, sable, neige. À l'inverse, le sabot est clairement plus étroit dans les contextes où la texture des sols est dure, ou lorsque les animaux ont à évoluer dans des reliefs escarpés.

Nos objectifs visent les relations entre les équidés et leur environnement, ce qui nécessite la prise en compte de spécimens actuels ou subactuels dont les caractéristiques du milieu sont connues. Des espèces n'ayant pas fait l'objet d'un processus de domestication furent choisies au sein des collections d'Anatomie comparée du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (Tableau 1; Groves, 1974): cheval de Przewalski (*Equus przewalskii* / originaire du Désert du Gobi, Mongolie), deux zèbres de plaine (*E. burchelli*, Afrique de l'Est et du Sud; *E. grevyi*, Afrique de l'Est), un zèbre de montagne (*E. zebra*, Afrique du Sud), deux sous-espèces d'hémiones (*E. hemionus*

ESPÈCES/RÉGIONS-SITES	LARGEUR MAXIMALE (4)	LARGEUR ARTICULAIRE (6)	DIAMÈTRE ANTÉRO- POSTÉRIEUR (2)
Équidés actuels et subactuels	108	104	56
Cheval de przewalski (<i>E. Przewalskii</i>)	27	27	25
Zèbre de plaine (<i>E. burchelli</i>)	16	15	
Zèbre de plaine (<i>E. grevyi</i>)	14	14	
Zèbre de montagne (<i>E. zebra</i>)	19	17	
Hémione (<i>E.h. hemionus</i>)	20	19	19
Onagre (<i>E.. onager</i>)	12	12	12
Spécimens tardiglaciaires	47	120	0
<i>Bassin parisien</i>			
Le Grand Canton	0	15	
Tureau-des-Gardes (10)	1	30	
Tureau-des Gardes (5-6)	3	11	
<i>Plateau suisse</i>			
Champréveyres	0	4	
Monruz	21	35	
Veyrier	3	5	
<i>Charente</i>			
Le Quéroy (I)	3	3	
Le Quéroy (IV-V)	16	17	
Total phalanges III	155	224	56

TABLEAU 1

Effectifs des phalanges unguéales étudiées par mesure ostéométrique.

Équidés actuels et subactuels	Taille au garrot (en m)	Poids (en kg)
Cheval de przewalski (<i>E. przewalski</i>)	1,30 à 1,25	250-300
Zèbre de plaine (<i>E. burchelli</i>)	1,07 à 1,25	300
Zèbre de plaine (<i>E. grevy</i>)	1,50	400
Zèbre de montagne (<i>E. zera</i>)	1,10 à 1,20	250-300
Hémione (<i>E.h. hemionus</i>)	1,35	300
Onagre (<i>E.h. onager</i>)	1,35	300

TABLEAU 2

Comparaison des tailles au garrot et des poids corporels des équidés sauvages actuels (d'après Groves, 1974).

hemionus et *E. h. onager*, Steppes eurasiatiques). Rappelons que tous ces équidés à l'exception d'*Equus grevy*, sensiblement plus grand et plus lourd ont en moyenne un poids sensiblement identique (environ 300 Kg) et une taille comparable (entre 1,30 m et 1,40 m; Tableau 2). Par ailleurs, les phalanges III de chevaux tardiglaciaires furent étudiées à partir de trois aires géographiques aux contextes topographiques contrastés (Figure 1; Annexe 1). Les sites archéologiques sont datés essentiellement entre 13 000 et 12 000 BP, soit entre la fin du Dryas ancien et la fin du Bölling. À l'exception du site Azilien ancien du Closeau (Hauts-de-Seine, Bassin parisien; Bodu, 1998;

Bemilli, 2000) et le site paléontologique du Quéroy (Charente; Tournepeiche, 1987), tous les sites étudiés relèvent du Magdalénien supérieur.

La Figure 2 illustre les différentes mesures prises en compte dans nos analyses et les données morphométriques sont exprimées en millimètres. Du fait de la très rare conservation intégrale des phalanges unguéales archéologiques (la face dorsale de l'extrémité distale étant très spongieuse), les comparaisons des équidés actuels et tardiglaciaires se sont limitées à la largeur maximale (4) et la largeur articulaire (6). En conséquence, ces mesures sont les plus nombreuses pour cet élément anatomique dans les collections archéologiques. A partir de phalanges d'équidés actuels, nous nous attacherons premièrement à tester le caractère isométrique entre les critères morphométriques de diamètre antéro-postérieur (2) et de largeur maximale (4). Dans la mesure où une isométrie générale pourrait être mise en évidence, celle-ci permettrait: a) de mettre en évidence l'existence de règles générales communes à tous les équidés quant au développement des phalanges III; b) de rendre compte de la forme générale des phalanges III archéologiques, de par le caractère significatif de la largeur maximale (4).

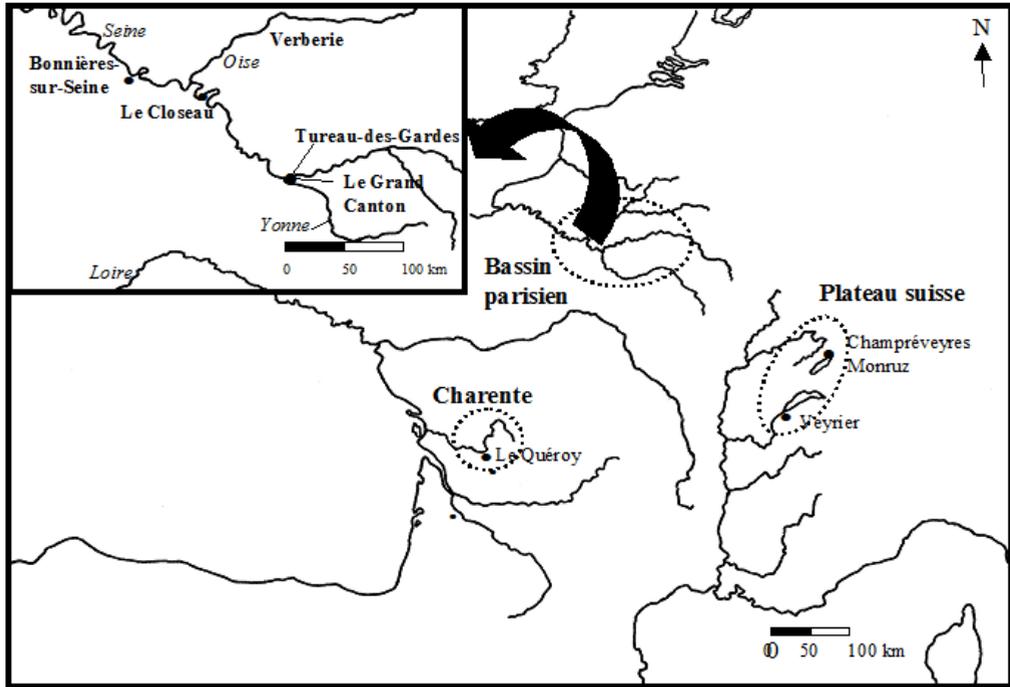


FIGURE 1

Carte des régions et des sites pris en compte dans l'étude.

ANALYSES MORPHOMETRIQUES DES PHALANGES UNGUEALES

Relation entre diamètre antéro-postérieur et largeur maximale des phalanges unguéales

Les phalanges unguéales des chevaux de Przewalski et des sous-espèces d'hémionides des collections de référence d'Anatomie Comparée (Tableau 1; antérieurs, $n = 27$; postérieurs, $n = 29$), nous ont permis de tester les relations entre leurs diamètres antéro-postérieurs (2) et leurs largeurs maximales (4). L'observation de corrélation entre ces mesures pour chaque espèce a été réalisée, puis complétée par une analyse générale sur toutes les phalanges III, pour les antérieures comme pour les postérieures. Les descripteurs statistiques de ces tests de corrélations sont indiqués dans le Tableau 3; les Figures 3 et 4 représentent la dispersion des individus et les droites de corrélation spécifiques et pluri-spécifiques.

Pour les analyses spécifiques, une corrélation hautement significative a été trouvée pour les phalanges III antérieures et significative pour les postérieures. Les tests de corrélations des sous-espèces

d'hémionides (*E. h. hemionus* et *E. h. onager*) ne sont pas significatifs, pour les phalanges antérieures et postérieures. Enfin, une corrélation hautement significative ressort lorsque l'on considère la totalité des phalanges unguéales antérieures ou postérieures.

Les résultats obtenus pour les hémionides et les onagres contrastent avec ceux des chevaux de Przewalski et des totalités pluri-spécifiques. Il n'est pas certain que ces différences de signification des corrélations soient imputables à la taille respective de ces divers échantillons. Finalement, à l'échelle pluri-spécifique, les niveaux de corrélation montrent sans ambiguïté que les diamètres antéro-postérieurs et les largeurs maximales des phalanges unguéales entretiennent chez les équidés des rapports isométriques. Autrement dit, cette corrélation autorise à inférer qu'une observation donnée de l'un de ces critères est un indicateur fiable sur l'autre lorsque plusieurs espèces sont comparées. Pour les analyses morphométriques développées ci-dessous, l'étude de la largeur maximale aura une signification particulière, puisqu'elle est en mesure d'apporter des informations les proportions globales de la phalange III.

Phalanges unguéales	Droite de régression	Coefficient de corrélation	Degré de liberté (ddl)	Niveau de signification (p >)
Antérieures :				
E. przewalskii	$y = 0,5455x + 26,114$	$r = 0,74$	10	(0,01) = 0,7079
E. h. hemionus	$y = -0,2389x + 60,372$	$r = 0,194$	7	(0,05) = 0,6664
E. h. onager	$y = 1,6846x - 44,2$	$r = 0,55$	4	(0,05) = 0,8114
Totalité des antérieures	$y = 1,0214x - 6,7186$	$r = 0,939$	25	(0,01) = 0,4869
Postérieures :				
E. przewalskii	$y = 0,4886x + 25,798$	$r = 0,6564$	11	(0,02) = 0,6339
E. h. hemionus	$y = 0,3173x + 29,623$	$r = 0,2966$	8	(0,05) = 0,6319
E. h. onager	$y = 1,125x + 14,033$	$r = 0,684$	4	(0,05) = 0,8114
Totalité des postérieures	$y = 0,8252x + 3,3161$	$r = 0,942$	27	(ddl : 25/0,01) = 0,4869

TABLEAU 3

Descripteurs statistiques des corrélations spécifiques et pluri-spécifiques pour les mesures 2 et 4 des phalanges III antérieures et postérieures.

Analyse des équidés actuels et sub-actuels

En vue d'une comparaison ultérieure avec les chevaux tardiglaciaires, une analyse a été menée à partir des largeurs maximale (4) et articulaire (6), sur des équidés actuels et subactuels: le cheval de Przewalski, les zèbres de Burchell et de Grévy (zèbres de plaine), le zèbre de montagne (*E. zebra*), les deux sous-espèces d'hémiones (*E. h. hemionus*, *E. h. onager*). A l'instar de nos analyses précédentes, des tests de corrélations ont été réalisés pour chaque espèce ou sous-espèce, puis sur l'ensemble des phalanges unguéales antérieures, comme postérieures (Figures 5 et 6; Tableau 4).

Comme pour les analyses précédentes, il nous faut observer des résultats contrastés à l'échelle spécifique/sous-spécifique, mais très significatives à l'échelle pluri-spécifique. Pour les phalanges III antérieures (Figure 5; Tableau 4), les corrélations entre les largeurs maximale (4) et articulaire (6) ne sont significatives que pour une sous espèce d'hémione (*E. h. hemionus*) et le zèbre de Grévy (*E.*

grevyi). Les résultats sont meilleurs pour les phalanges postérieures (Figure 6; Tableau 4): des corrélations significatives ont été trouvées pour une sous espèce d'hémione (*E. h. hemionus*) et pour le zèbre de plaine (*E. burchelli*), et hautement significatives pour le zèbre de Grévy (*E. grevyi*) et le zèbre des montagnes (*E. zebra*). Néanmoins, si une grande majorité des pentes des droites de corrélations sont positives, elles apparaissent peu homogènes (Tableau 4; Figures 5 et 6). En effet, certaines sont horizontales (pour les phalanges antérieures d'*E. zebra*; pour les postérieures d'*E. h. onager*), ou négative (pour les phalanges antérieures d'*E. h. onager*).

Pendant, les analyses pluri-spécifiques révèlent des corrélations hautement significatives pour les phalanges unguéales antérieures et postérieures. Ces derniers résultats montrent qu'une très forte relation unit ces différents équidés. En outre, un certain gradient dans les proportions morphométriques se répète à l'identique pour les phalanges antérieures et postérieures. On observe des valeurs les plus élevées aux plus

faibles (Figures 5 et 6): les chevaux de Przewalski (steppes semi-désertiques), les zèbres de plaine (*E. burchelli*, *E. grevyi*; savanes ouvertes), puis les zèbres de montagne (*E. zebra*, savane arbustive) et les hémionies (steppes semi-désertiques). Les différentes proportions de phalanges unguéales observées entre d'une part, les zèbres

de montagne et les hémionies, et d'autre part, les zèbres de plaine, pourraient être mises en relation avec la variabilité des sols et habitats fréquentés. Ainsi, les sabots des équidés tendent à être plus étroits dans les milieux montagneux, et plus larges dans les savanes. Les hémionies et les chevaux de Przewalski, qui évoluent dans les

Phalanges unguéales	Droite de régression	Coefficient de corrélation	Degré de liberté (ddl)	Niveau de signification (p >)
<u>Antérieures :</u>				
E. przewalskii	$y = 0,2373x + 29,067$	$r = 0,517$	12	(0,05) = 0,5324
<i>E. burchelli</i>	$y = 0,4655x + 12,724$	$r = 0,604$	5	(0,05) = 0,7545
<i>E. grevyi</i>	$y = 0,3063x + 21,108$	$r = 0,795$	5	(0,05) = 0,7545
<i>E. zebra</i>	$y = 38,333$	$r = 0$	7	(0,05) = 0,6664
<i>E. h. hemionus</i>	$y = 0,6667x + 3$	$r = 0,756$	7	(0,02) = 0,7498
<i>E. h. onager</i>	$y = -0,1231x + 45$	$r = 0,42$	4	(0,05) = 0,8114
Totalité des antérieures	$y = 0,4018x + 16,954$	$r = 0,89$	50	(0,01) = 0,3541
<u>Postérieures :</u>				
E. przewalskii	$y = 0,1639x + 30,914$	$r = 0,3607$	12	(0,05) = 0,5324
<i>E. burchelli</i>	$y = 0,3216x + 21,251$	$r = 0,856$	5	(0,02) = 0,8329
<i>E. grevyi</i>	$y = 0,2847x + 21,486$	$r = 0,986$	5	(0,01) = 0,8745
<i>E. zebra</i>	$y = 0,6304x + 5,2609$	$r = 0,782$	7	(0,01) = 0,7977
<i>E. h. hemionus</i>	$y = 0,4307x + 13,307$	$r = 0,762$	7	(0,02) = 0,7478
<i>E. h. onager</i>	$y = 35$	$r = 0$	4	(0,05) = 0,8114
Totalité des postérieures	$y = 0,3722x + 17,059$	$r = 0,88$	49	(ddl : 50/0,01) = 0,3541

TABLEAU 4

Descripteurs statistiques des corrélations spécifiques et pluri-spécifiques pour les mesures 4 et 6 des phalanges III antérieures et postérieures.

mêmes milieux steppiques, contrastent dans les proportions de leurs sabots respectifs: l'hypothèse explicative, explorée ultérieurement, est que les chevaux développent de plus grands sabots par rapport aux autres équidés.

Ces résultats doivent être mise en relation avec le poids respectifs des équidés (Tableau 2): en dehors du zèbre de Grévy qui est nettement plus lourd, l'ensemble des autres espèces semblent plutôt homogène (environ 300 Kg). En dépit de leurs différence de poids, les deux zèbres de plaines ont des phalanges III plus grandes que celles des zèbres de montagne (*E. zebra*). Finalement, les chevaux de Przewalski semblent avoir des phalanges unguéales sensiblement plus développées que tous les autres équidés sauvages actuels ou subactuels.

Analyses des équidés actuels/subactuels et des chevaux tardiglaciaires

Les chevaux tardiglaciaires pris en compte dans cette étude étaient issus de la Steppe à Mammoth, composée par un grand nombre d'espèces végétales et animales vivant actuellement dans les milieux steppiques (Guthrie, 1982, 1984, 1990; Chernov, 1985; Owen-Smith, 1988; Kalkhe, 1999). Pour cette raison, la comparaison entre les chevaux tardiglaciaires avec les chevaux de Przewalski et les hémionnes a été privilégiée dans les représentations graphiques (Figures 7 et 8). Toutefois, les analyses ont été menées à partir de toutes les espèces d'équidé (Tableau 1).

Les phalanges III antérieures des chevaux tardiglaciaires ne montrent pas de corrélation significatives entre les mesures de largeurs 4 et 6 (Figure 7; $y = -0,0669x + 54,336$; $r = 0,136$; $ddl = 22$; $a = 0,4227$ [$ddl = 20$] avec $p > 0,05$). Le même constat peut être tiré pour les phalanges unguéales postérieures (Figure 8; $y = 0,1115x + 37,315$; $r = 0,203$; $ddl = 21$; $a = 0,4227$ [$ddl = 20$] avec $p > 0,05$). A l'instar des analyses précédentes, la confrontation des phalanges III des chevaux tardiglaciaires avec les équidés actuels/subactuels aboutit, elle, à des corrélations hautement significatives entre les largeurs maximales (4) et les largeurs articulaires (6): pour les antérieures ($r = 0,917$; $ddl = 72$; $a = 0,303$ [$ddl = 70$] avec $p > 0,01$), comme pour les postérieures ($r = 0,935$; $ddl = 73$; $a = 0,303$ [$ddl = 70$] avec $p > 0,01$). Ces résultats montrent donc que les proportions morphométriques des phalanges III des chevaux tardiglaciaires s'inscrivent dans les tendances générales mises en évidence pour les équidés actuels/subactuels. L'autre enseignement important

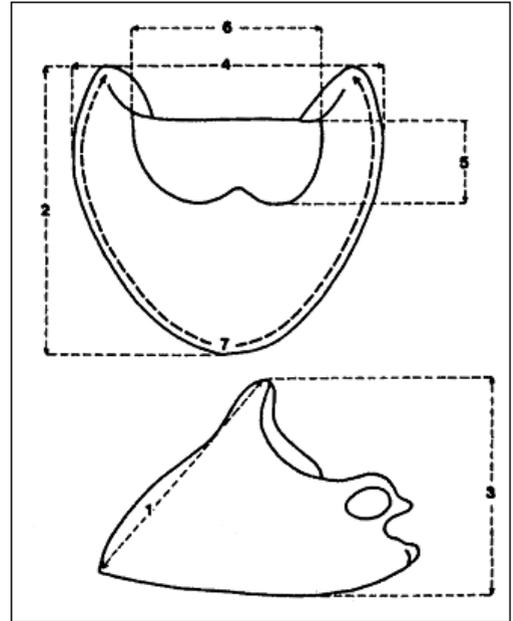


FIGURE 2

Mesures morphométriques des phalanges unguéales (d'après V. Eisenmann, 1986) 1) longueur antérieure; 2) diamètre antéro-postérieur maximal; 3) hauteur; 4) largeur maximale; 5) diamètre articulaire antéro-postérieur; 6) largeur articulaire; 7) « circonférence » distale.

de ces diagrammes de dispersion est que les chevaux tardiglaciaires possèdent clairement des phalanges unguéales plus développées en taille absolue que les chevaux de Przewalski, et *a fortiori* des hémionnes (Figures 7 et 8). Cette observation tend à renforcer l'hypothèse selon laquelle les chevaux auraient des phalanges unguéales plus importantes, par rapport à d'autres équidés fréquentant des milieux similaires.

On remarquera l'homogénéité relative des phalanges III des chevaux tardiglaciaires des trois aires géographiques. Les phalanges du Bassin parisien sont moins bien conservées, et seules les valeurs des largeurs articulaires ont pu être enregistrées. Toutefois, en nous appuyant sur les fortes corrélations précédemment exposées, les valeurs des individus du Bassin parisien s'intègrent totalement dans la variabilité morphologique des chevaux des autres régions de référence (Figures 9 et 10). Ces résultats sont plutôt surprenant lorsqu'on considère les différences marquées des caractéristiques topographiques du Plateau suisse, par rapport au Bassin parisien ou à la Charente (Tournepiche, 1987; Leesch, 1997; Julien & Rieu, 1999; Pastre *et al.*, 2000).

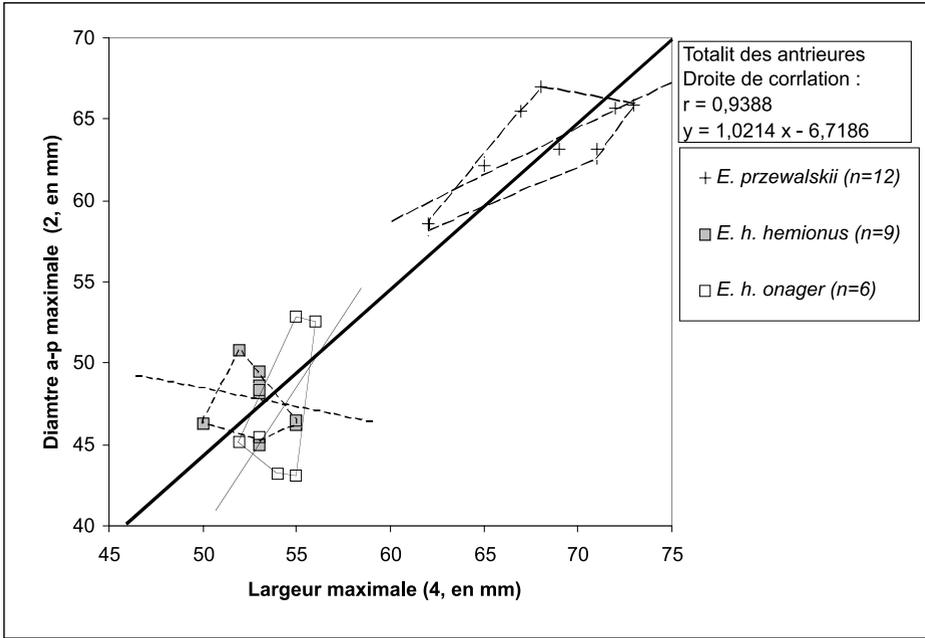


FIGURE 3

Phalanges unguéales antérieures d'*E. przewalskii*, *E. h. hemionus* et *E. h. onager*: corrélation entre le diamètre articulaire antéro-postérieur (2) et la largeur maximale (4).

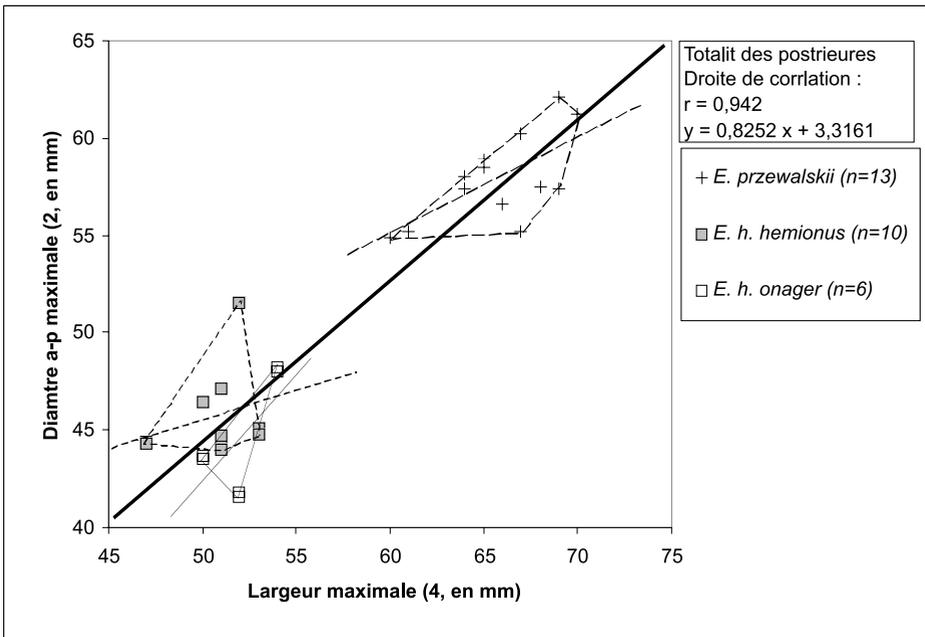


FIGURE 4

Phalanges unguéales postérieures d'*E. przewalskii*, *E. h. hemionus* et *E. h. onager*: corrélation entre le diamètre articulaire antéro-postérieur (2) et la largeur maximale (4).

Par ailleurs, nos observations s'accordent difficilement avec le paradigme généralement accepté selon lequel les chevaux étaient particulièrement bien adaptés à évoluer sur sols durcis des époques glaciaires (notamment ceux des plateaux; Guthrie, 1982, 1984, 1990; Weniger, 1987, 1989). Au demeurant, l'interprétation rigoureuse de nos résultats nécessite des éclaircissements éthologiques et écologiques, afin de mieux comprendre les comportements sociaux et alimentaires des chevaux tardiglaciaires.

HABITAT PREFERENTIEL DES CHEVAUX TARDIGLACIAIRES

L'homogénéité des phalanges unguéales fait figure d'exception au niveau des populations régionales des chevaux tardiglaciaires (Bignon, 2003), d'après les observations morphométriques tirées des séries dentaires, des métapodes et des symphyse mandibulaires. Ces résultats montrent qu'il est nécessaire de chercher dans les contextes édaphiques de nos trois aires géographiques, des caractéristiques susceptibles d'avoir favorisé un pareil développement des sabots. En ce sens, en termes d'habitat, le dénominateur commun des régions étudiées réside dans les fonds de vallée. C'est d'ailleurs dans ces franges du paysage qu'ont été découverts les sites magdaléniens de boucherie dédiés aux chevaux: Marolles-sur-Seine à l'interfluvium Seine/Yonne (Tureau-des-Gardes, Le Grand Canton; Bassin parisien), ou Champréveyres et Monruz sur la rive du Lac de Neuchâtel (Neuchâtel, Suisse). Les fonds de vallée ont accueilli une grande diversité d'habitats, tels que des plaines inondables, des berges de cours d'eau, des marais et marécages peu profonds, etc (Chernov, 1985; Antoine *et al.*, 2000; Pastre *et al.*, 2000; Limondin-Lozouet *et al.*, 2002; Bignon, 2003), s'accordant au régime alimentaire généraliste des chevaux et leur système digestif à caecum (Janis, 1976; Duncan, 1992).

Les chevaux sauvages actuels (marronnés) sont plus particulièrement adaptés aux milieux de plaines ouvertes et à une alimentation dominée par les graminées et les cypéracées, c'est-à-dire les hautes herbes, les joncs et les roseaux (Simpson, 1951; Groves, 1974; Duncan, 1992). Néanmoins, en dehors de ce type d'habitat, les observations éthologiques récentes montrent une certaine flexibilité alimentaire leur permettant de vivre dans une gamme importante de conditions écologiques (Salter & Hudson, 1978; Berger, 1986; Duncan, 1992; Big-

non, 2003: 223-230), tels que les déserts, les semi-déserts, les steppes, des milieux associant des forêts de conifères et de prairies, des prairies se développant sur des sédiments sableux... Quoi qu'il en soit, les derniers chevaux sauvages (les mustangs américains ou les chevaux de Camargue) intègrent très régulièrement les ressources végétales (notamment *Juncus*, *Carex*, *Scirpus*, *Phragmites*) liées aux habitats situés aux bordures des cours d'eau, les marais et marécages. Nous illustrerons brièvement ces comportements à partir des monographies les plus documentées, portant respectivement sur les mustangs de *Granite Range* (Nevada, USA; Berger, 1986) et les chevaux de Camargue (delta du Rhône, France; Duncan, 1992).

Les mustangs évoluent aux pieds des montagnes cernées par un environnement semi-désertique. Pendant l'automne, l'hiver et le printemps, les maquis et les prairies ouvertes sont très fréquentés (80,1 %), préférés aux habitats à genévrier et les marais. Néanmoins, les habitats des marécages se révèlent beaucoup plus exploités en hiver car la végétation y reste abondante, alors qu'en été ces zones sont évitées car elles sont infestées de moustiques. En outre, J. Berger (1986) a pu observer une corrélation entre les groupes fréquentant particulièrement ces milieux et leurs meilleures performances reproductives que cet auteur attribue aux valeurs nutritives importantes des joncs et des roseaux (en protéines et en phosphore).

Les chevaux de Camargue côtoient, quant à eux, des associations végétales caractéristiques d'habitats salins ou de milieu humide méditerranéen (prairies, prés salés, jonchères, marais), et dans les zones les mieux drainées (plus hautes), des associations entre prairies buissonnantes et plantes de garrigue. Parmi les plantes de marais, si les genres *Phragmites* et *Scirpus* sont consommés de façon importante toute l'année, les milieux marécageux donnent de grandes quantités de nourriture de mars à octobre. Les habitats de marais représentent la principale source alimentaire des chevaux de Camargue au printemps et en été et une composante encore conséquente en automne (Tableau 3); en hiver, ce sont les plantes vivaces et les halophytes qui sont les plus consommés.

À cela il faut ajouter que les observations éthologiques de l'ensemble des équidés actuels insistent sur l'importance de l'eau (Groves, 1974; Berger, 1986; Duncan, 1992): l'hydratation régulière est cruciale pour des animaux qui mastiquent et ingèrent des tissus végétaux relativement abrasifs pendant plusieurs heures par jour. À partir de l'ensemble de

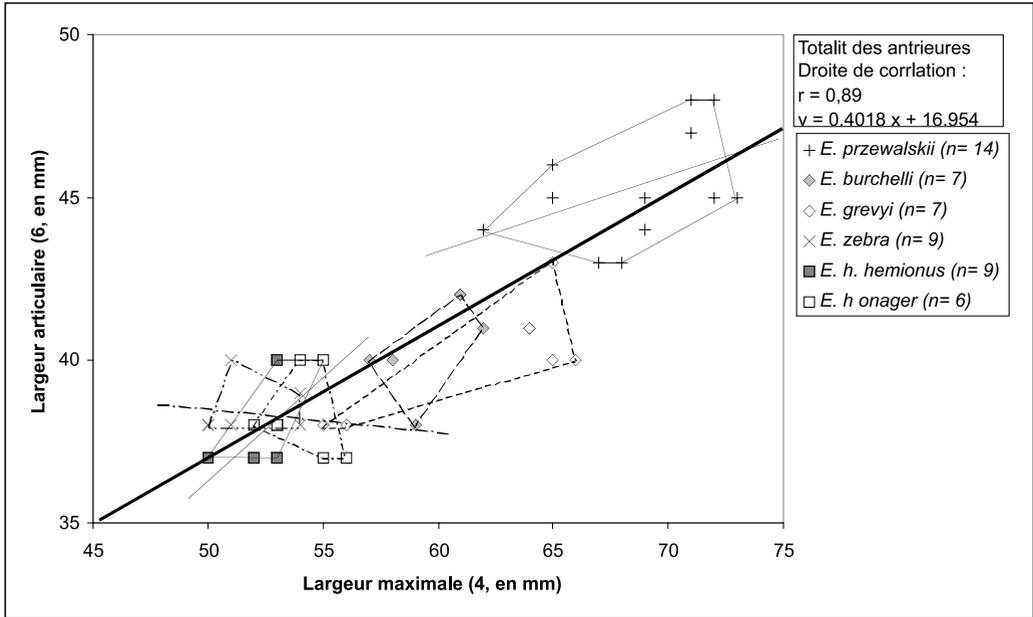


FIGURE 5

Diagramme de dispersion des phalanges unguéales antérieures des équidés actuels: largeur maximale (4) et largeur articulaire (6). Seules trois droites de régression ont été indiquées (*E. przewalskii*, *E. h. hemionus*, *E. h. onager*) dans le but de préserver la lisibilité du graphique.

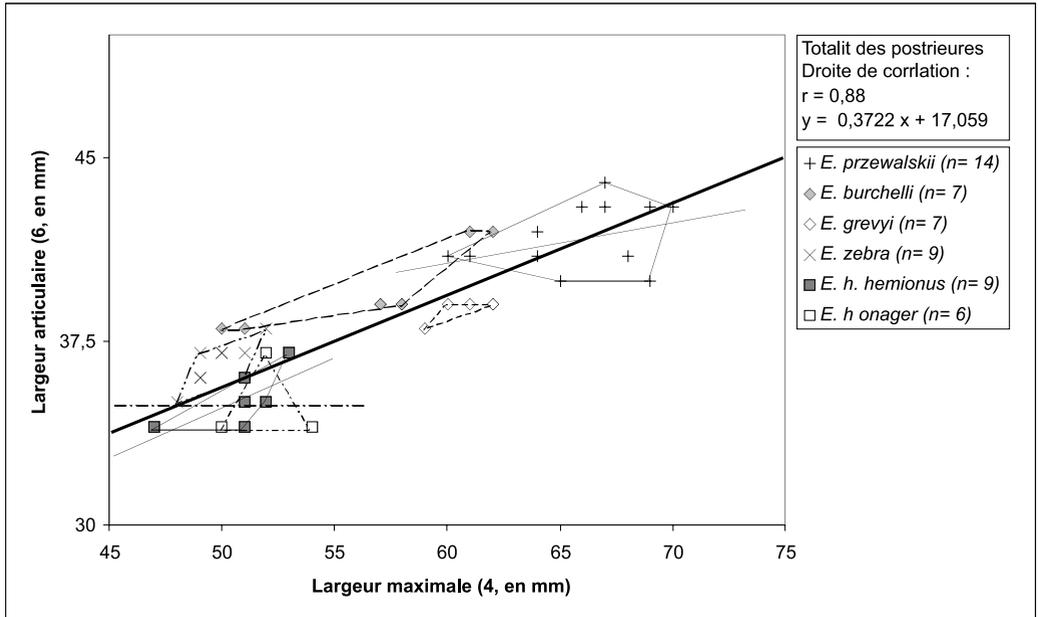


FIGURE 6

Diagramme de dispersion des phalanges unguéales postérieures des équidés actuels: largeur maximale (4) et largeur articulaire (6). Seules trois droites de régression ont été indiquées (*E. przewalskii*, *E. h. hemionus*, *E. h. onager*) dans le but de préserver la lisibilité du graphique.

PLANTES %	PRINTEMPS		ÉTÉ		AUTOMNE		HIVER	
	1976	1977	1976	1976	1976	1976	1976-7	1977-8
ANNUELLES ET GÉOPHYTES (<i>Juncus</i> , <i>Bromus</i> , <i>Carex</i> , <i>Hordeum</i> , <i>Scirpus</i> , <i>Phragmites</i>)	63,5	83	51,2	46,4	24,1	16,1	27,5	15,9
HERBES DES MARAIS (<i>Paspalum</i> , <i>Aeluropus</i>)	0,8	2,3	17,6	10,8	18,5	14,9	0	2,6
PLANTES VIVACES (<i>Dactylis</i> , <i>Agropyron</i> , <i>Brachypodium</i>)	32,5	9,7	21,8	34,1	48,3	49,2	27,3	41,8
HALOPHYTES VIVACES (<i>Halimione</i> , <i>Arthrocnemum</i>)	0,2	0	1,8	0	8,1	0,6	41,4	36,4
AUTRES	3	5	7,7	8,7	11,7	5,8	4	3,6

TABLEAU 5

Ressources alimentaires saisonnières des chevaux de Camargue adultes d'après les compositions fécales (d'après Duncan, 1992, modifié).

ces données, il est possible d'avancer que les habitats de fonds de vallées recèlent des ressources très attractives sinon vitales. Ces dernières semblent avoir également constitué l'habitat préférentiel d'*E. caballus arcelini* au Tardiglaciaire. Dans la mesure où de telles adaptations peuvent venir en aide au système locomoteur lors de la recherche des ressources alimentaires, le développement important des sabots des chevaux tardiglaciaires semble être lié à la fréquentation des sols meubles de ces habitats.

À cela, il faut ajouter que l'enneigement vraisemblablement conséquent à l'automne et tout au long de l'hiver, a également concouru à l'importance de la taille des sabots. En effet, les contrastes saisonniers étaient particulièrement forts au cours de l'interstade Bölling/Alleröd (12 700/11 000 BP; Magny, 1995), d'où une probable intensité de la mauvaise saison et des précipitations neigeuses. De plus, le niveau de la mer étant plus bas (la Manche ressemblait alors à une vaste plaine), même le Bassin parisien devait connaître un climat nettement plus continental. En sus, des facteurs génétiques ont pu jouer car il fut observé chez les chevaux du Pléistocène une tendance entre la longueur du métacarpe et de la phalange III antérieure, qui se démarque des autres équidés actuels (Bignon & Eisenmann, sous presse).

CONNECTIVITÉ DES CHEVAUX TARDIGLACIAIRES

La structuration paysagère des écosystèmes terrestres dépend essentiellement de la répartition des espèces végétales (Orians & Plaine, 1983), elle-même fonction de la variabilité topographique et des contextes édaphiques. L'agencement mosaïque des habitats tardiglaciaires a connu vraisemblablement une décroissance en termes de biomasse et de richesse spécifique des communautés végétales, des lits fluviaux vers les reliefs montagneux (Bennett, 1999). Cette distribution spatiale tient aux déséquilibres des taux d'humidité et de température entre ces extrêmes (sur le plan topographique et édaphique). En conséquence, et à l'image des observations éthologiques actuelles, cette répartition spatiale différentielle des ressources végétales favorise la partition des habitats entre les espèces animales d'un écosystème donné.

L'élaboration d'un modèle paysagé pour le Tardiglaciaire a été conçu dans le but de rendre compte de ces phénomènes de structuration et envisager les habitats des chevaux (Bignon, 2003: 389-407). Ce modèle prévoit une grande diversité d'habitats au niveau des berges des lits fluviaux et leurs

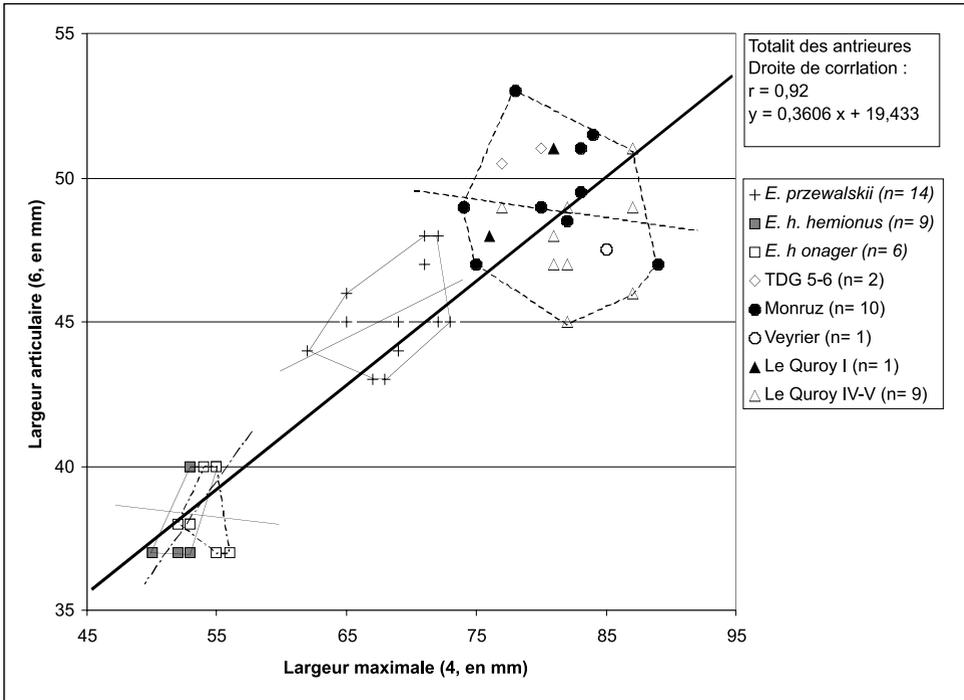


FIGURE 7

Diagramme de dispersion des phalanges unguéales antérieures des hémiones, des chevaux de Przewalski et du Tardiglaciaire : largeur maximale (4) et largeur articulaire (6).

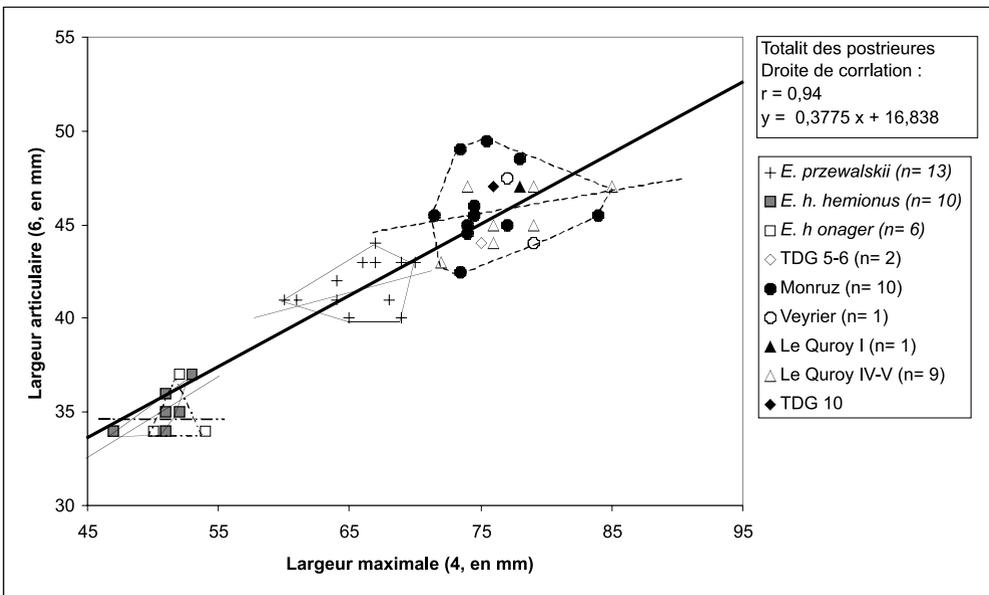


FIGURE 8

Diagramme de dispersion des phalanges unguéales postérieures des hémiones, des chevaux de Przewalski et du Tardiglaciaire: largeur maximale (4) et largeur articulaire (6).

abords directs (marécages, étangs, tourbières), recouverts d'une végétation arbustive relativement dense composée de saules, d'aulnes, de bouleaux et d'une variété d'espèce de carex. Les plaines alluviales voient l'extension de cette composition végétale, se développant cependant sur des substrats moins meubles et formant des mosaïques de prairies de carex, de graminées et d'arbustes. À l'instar de la toundra actuelle (Chernov, 1985), à côté des chenaux des lits fluviaux, la plaine devait être entaillée par de nombreux cours d'eau et de dépressions, formant un réseau constitué d'innombrables petits étangs. Ces retenus d'eau, visibles essentiellement à la fin du printemps et en été, sont dues aux fontes locales du permafrost au niveau de la surface. Dans les ravines et le long des versants de rivières et des étangs, une frange de végétation se développe, remarquable par la richesse de leur composition (Chernov, 1985). De telles associations (*meadow-like vegetation*) sont visuellement très similaires aux communautés de prairies tempérées (très fleuries) et connaissent une distribution importante dans les fonds de vallées au printemps et en été. Sur les terrasses, le paysage se compose de façon variable selon les micro-reliefs par une toundra arbustive (saules, mousses, lichens, *Artemisia*, etc.), agrémentée par de vastes prairies de graminées et d'une variété d'herbacées. Ce modèle correspond vraisemblablement aux

grandes vallées connues dans le Bassin parisien et la Charente, ainsi qu'aux fonds de vallées du Plateau suisse. Cela dit, les vallées plus encaissées paraissent avoir joué le rôle de zones refuges pour les essences arbustives (Schmider *et al.*, 1995), bénéficiant d'une protection contre les vents dominants et de microclimats plus favorables.

Sur la base des observations éthologiques, les populations régionales de chevaux se sont divisées en groupes harems et groupes de célibataires. Les larges sabots de ces animaux furent vraisemblablement un atout pour se déplacer dans les habitats bordant les lits fluviaux et les plaines alluviales. Les groupes sociaux ont dû emprunter la plupart du temps les berges de ce long du réseau hydrographique dans leurs déplacements quotidiens, qui apparaît comme une trame majeure reliant ces constellations d'habitats semi-aquatiques avec les prairies des plaines alluviales. La propriété essentielle de cette trame est justement d'avoir liée ces milieux, tout en fournissant aux chevaux une continuité d'étendues géographiques de communautés végétales propices à satisfaire les besoins alimentaires. L'adaptation aux sols meubles des chevaux tardiglaciaires, suggère une forte capacité à se déplacer dans ces paysages de fonds de vallées, ceux-ci développant de riches habitats mosaïques (berges exondées, rives fluviales, étangs, tourbières, prairies à carex et à

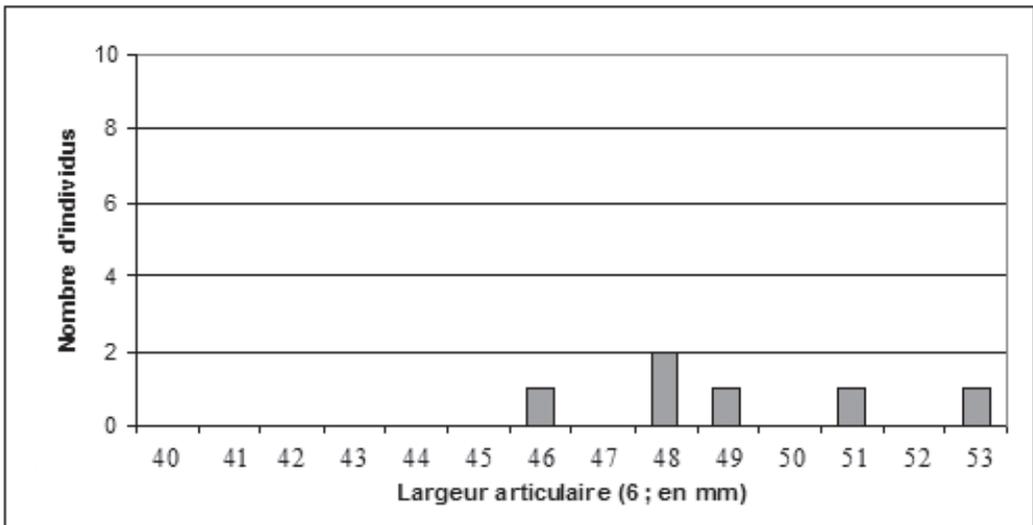


FIGURE 9

Histogramme des largeurs articulaires (6) des phalanges unguéales antérieures des chevaux du Bassin parisien: Le Grand Canton (n = 1); Tureau-des-Gardes secteur 10 (n = 3); Tureau-des-Gardes secteur 5-6 (n = 4).

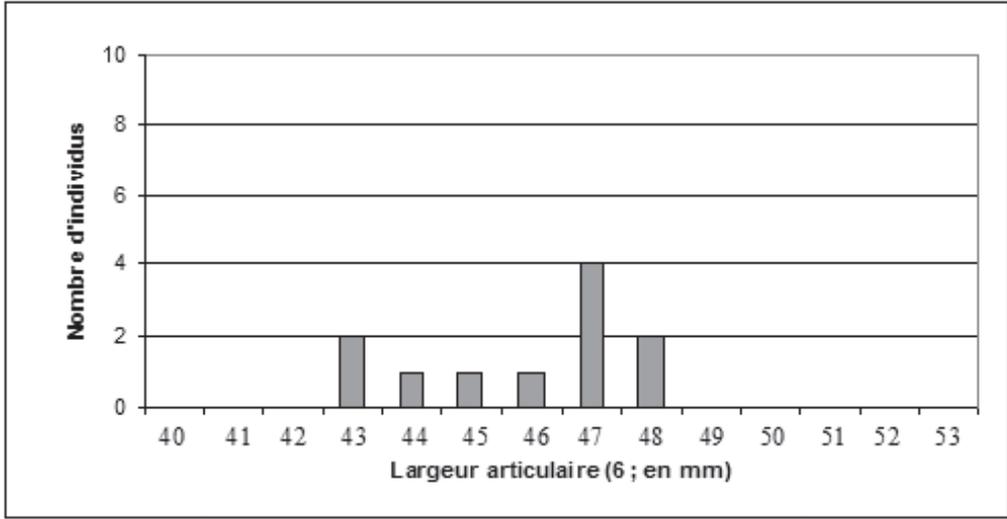


FIGURE 10

Histogramme des largeurs articulaires (6) des phalanges unguéales postérieures des chevaux du Bassin parisien: Le Grand Canton (n = 4); Tureau-des-Gardes secteur 10 (n = 5); Tureau-des-Gardes secteur 5-6 (n = 3).

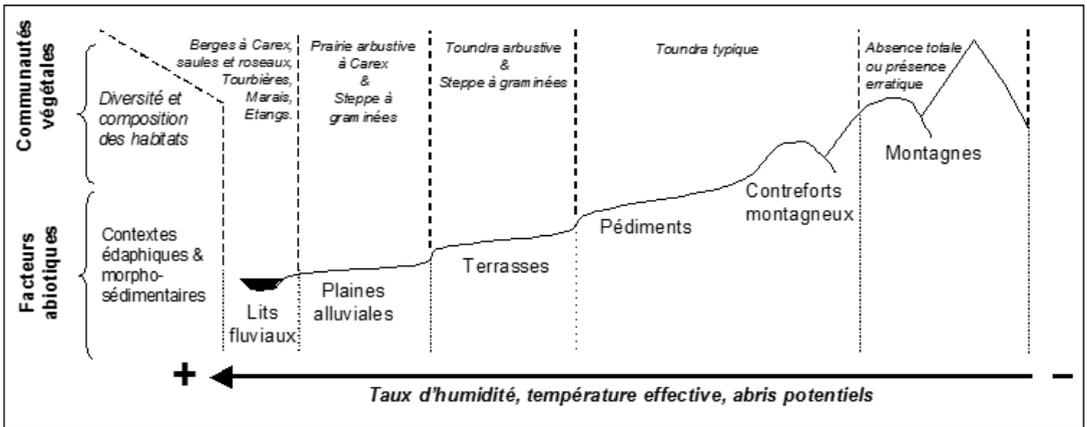


FIGURE 11

Modélisation du paysage au Tardiglaciaire (d'après Bignon, 2003): influence des facteurs abiotiques sur la répartition des espèces végétales.

graminées), dont la caractéristique principale est d'offrir un accès aux ressources continues le long des axes fluviaux. Une telle connectivité a dû correspondre à une nécessité fondamentale pour de larges populations: assouvir les besoins alimentaires tout au long de l'année et bénéficier de multiples accès aux points d'eau qui jalonnent un pareil paysage.

DISCUSSION

A la lumière de ces résultats, une discussion semble nécessaire quant à l'interprétation de la baisse sensible de la taille des chevaux, constatée aussi bien au nord du continent américain qu'en Eurasie (Eisenmann, 1991; Forsten, 1991; Guadelli, 1991; Bignon, 2003; Guthrie, 2003). Récemment, Guthrie (2003) a observé une nette baisse de la taille des

chevaux en Alaska à la fin du Pléistocène, précédant leur extinction peu après 12 500 BP. L'auteur entrevoit l'hypothèse d'une modification des conditions climatiques et écologiques, le facteur déclencheur de ces phénomènes: les communautés végétales auraient perdu leurs caractéristiques steppiques, générant une pression accrue sur les populations de chevaux, jusqu'à provoquer leur disparition.

A contrario, les chevaux semblent avoir persisté à l'Holocène en Europe occidentale en divers endroits, et parfois jusqu'à la période Néolithique (Tournepeiche, 1987; Tresset, 1996; Eisenmann & Arbogast, 1997; Eriksen, 2000; Arbogast *et al.*, 2002). Si les chevaux tardiglaciaires possèdent également la taille corporelle la plus basse enregistrée au Pléistocène (Guadelli, 1991; Bignon, 2003), celle-ci n'a pas abouti à l'extinction des équidés, en dépit des modifications de la communauté végétale et des paysages (Antoine *et al.*, 2000; Pastre *et al.*, 2000; Limondin-Lozouet *et al.*, 2002). Les analyses isotopiques du collagène montrent en outre que les chevaux ont occupé, jusqu'à l'interstade Bölling/Alleröd (12 700 - 11 000 BP), une niche écologique bien distincte des autres herbivores dans le sud-ouest de la France (Drucker *et al.*, 2000; Drucker, 2001). Grâce à ces mêmes méthodes, les analyses faites sur le cheval du site néolithique de Bercy (Bassin parisien), montrent que ces animaux avaient une alimentation typique de milieux forestiers (H. Bocherens, comm. orale - ICAZ, Durham 2002). Ces résultats témoignent d'adaptations alimentaires et comportementales originales, sur lesquels l'essentiel reste à découvrir. Dans le cadre géographique de l'Europe occidentale, la chute de la taille enregistrée pour les taxons *E. caballus gallicus* et *E. caballus arcelini* (Forsten, 1991; Guadelli, 1991; Bignon, 2003), doit être envisagée par d'autres hypothèses que celle avancée par Guthrie (2003).

La fragmentation régionale des populations animales au cours du Tardiglaciaire semble être liée en grande partie au caractère mosaïque des paysages sur le continent eurasiatique (Guthrie, 1982, 1990; Bignon, 2003; Bignon *et al.*, à paraître; Bignon & Eisenmann, à paraître). Ce phénomène a vraisemblablement amené les chevaux à vivre dans de larges populations pour éviter un déclin, imputable à d'éventuels effets stochastiques d'ordres climatique, environnemental, démographique et surtout génétique (Bennett, 1999). Or, on sait que l'importance démographique des populations de mammifères est fortement corrélée à la taille même des organismes (Damuth, 1981): dans un environnement

donné, plus la densité démographique des populations est conséquente moins les tailles corporelles individuelles sont imposantes, et inversement. Ces conclusions ont reçu une validation statistique au sein des communautés animales des différentes régions biogéographiques de la planète (Peters & Raelson, 1984). Au demeurant, la densité populationnelle est intrinsèquement fonction des ressources assimilables par la somme des individus d'une population (Robinson & Redford, 1986).

Replacées dans le contexte des populations de chevaux de la fin du Pléistocène, ces observations pourraient vouloir signifier que la fragmentation des populations équines et l'augmentation du nombre d'individus auraient indirectement conduit à une baisse des tailles corporelles. Ce phénomène serait alors interprétable comme un ajustement biologique de ces équidés entre des impératifs démographiques et l'exploitation de ressources alimentaires dans les fonds de vallées, riches, variées et disponibles tout au long du cycle annuel. Cette « stratégie démographique » aurait ainsi contribué à conserver une forte densité populationnelle des chevaux en Europe occidentale, suffisamment élevée pour permettre à ces animaux d'éviter une extinction malgré les bouleversements climatiques, écologiques et paysagers de la transition Tardiglaciaire/Holocène. Une telle hypothèse pourrait également être formulée pour envisager la chute de la taille corporelle des chevaux d'Amérique du Nord, mais dans ce cas, la « stratégie démographique » aurait été insuffisante pour contrer une extinction massive.

CONCLUSIONS

Les résultats d'analyse en morphologie conventionnelle sur les phalanges unguéales des chevaux tardiglaciaires montrent qu'elles sont riches d'enseignement sur les comportements de ces animaux. Plusieurs conclusions peuvent être tirées de ces travaux, qu'ils soient d'ordre ostéométrique ou plus largement d'ordre paléoécologique.

Il apparaît qu'un rapport isométrique lie les diamètres antéro-postérieurs aux largeurs maximales des phalanges unguéales. Les mesures des largeurs maximales sont donc parfaitement susceptibles de rendre compte de la forme générale de ces phalanges. En outre, comme l'avait suggéré Eisenmann (1984), Eisenmann & Guérin (1984), les phalanges unguéales offrent des informations importantes sur l'environnement, notamment la

nature des sols généralement fréquentés par les équidés. Si les chevaux tendent à avoir des phalanges unguéales plus développées que les autres équidés (dans des milieux identiques), il ressort que les chevaux tardiglaciaires possédaient vraisemblablement des sabots encore plus développés.

La découverte de telles adaptations chez différentes populations régionales d'*E. caballus arcelini*, évoluant dans des contextes topographiques contrastés illustre un phénomène de convergence remarquable. Celui-ci est interprété comme étant lié aux comportements alimentaires et sociaux des chevaux tardiglaciaires. En s'appuyant sur des données éthologiques, il ressort que les populations de chevaux ayant vécu à la fin du Dryas ancien/Bölling ont dû être particulièrement attachés aux habitats des fonds de vallées. La variété de ces habitats et leur richesse en ressources alimentaires, ont vraisemblablement été très attractives pour les équidés. Ces comportements des chevaux tardiglaciaires sont peut-être à l'origine de leurs larges populations régionales, entraînant une chute de leur taille corporelle moyenne.

REFERENCES

- ANTOINE, P.; FAGNART, J. P.; LIMONDIN-LOZOUET, N. & MUNAUT, A. V. 2000: Le Tardiglaciaire du Bassin de la Somme, éléments de synthèse et nouvelles données. *Quaternaire* 11(2): 85-98.
- ARBOGAST, R. M.; CLAVEL, B.; LEPETZ, S.; MENIEL, P. & YVINEC, J.H. 2002: *Archéologie du cheval*. Editions Errance, Paris.
- AUDOUZE, F. 1987: The Paris Basin in magdalenian times. In: Soffer, O. (ed.): *The Pleistocene old world: regional perspectives*: 183-200. Plenum Press, New York.
- BEMILLI, C. 2000: Nouvelles données sur les faunes aziliennes du Closeau, Rueil-Malmaison (Hauts-de-Seine). In: Pion, G. (dir.): *Le Paléolithique supérieur récent: nouvelles données sur le peuplement et l'environnement. Actes de la Table ronde de Chambéry 12-13 mars 1999, Mémoire XXVIII*: 29-38. Société Préhistorique Française, Paris.
- BENNETT, A. F. 1999: *Linkages in the landscape. The role of corridors and connectivity in wildlife conservation*. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, Cambridge.
- BERGER, J. 1986: *Wild horses of the Great Basin. Social competition and population size*. University of Chicago Press, Chicago.
- BIGNON, O. 2003: *Diversité et Exploitation des équidés au Tardiglaciaire en Europe occidentale - Implications pour les stratégies de subsistance et les modes de vie au Magdalénien et à l'Azilien ancien du Bassin parisien*. Doctorat de Préhistoire, Université de Nanterre Paris-X.
- BIGNON, O. & EISENMANN, V. sous presse: Western European Late Glacial horses diversity and its ecological implications. In: Mashkour, M. (ed.): *Equids in Time and Space*, Vol. 3. Oxbow Books series, Oxford.
- BIGNON, O.; BAYLAC, M.; VIGNE, J. D. & EISENMANN, V. (sous presse): Geometric morphometrics and the population diversity of Late Glacial horses in Western Europe (*Equus caballus arcelini*): phylogeographic and anthropological implications. *Journal of Archaeological Science*.
- BODU, P. 1998: « *Le Closeau* ». Deux années de fouille sur un gisement azilien et belloisien en bord de Seine, Rueil-Malmaison (Hauts-de-Seine). Document final de synthèse de sauvetage urgent, 3 vol. Association pour les Fouilles Archéologiques Nationales, Paris. Service Régional de l'Archéologie d'Ile-de-France, Saint-Denis.
- BRIDAULT, A.; CHAIX, L.; PION, G.; OBERLIN, C.; THIEBAULT, S. & ARGANT, J. 2000: Position chronologique du renne (*Rangifer tarandus L.*) à la fin du Tardiglaciaire dans les Alpes du Nord française et le Jura méridional. In: Pion, G. (dir.): *Le Paléolithique supérieur récent: nouvelles données sur le peuplement et l'environnement. Actes de la Table ronde de Chambéry 12-13 mars 1999, Mémoire XXVIII*: 47-57. Société Préhistorique Française, Paris.
- BULLINGER, J. 2002: Les stations de Veyrier. In: Curdy, P. & Praz, J.C. (eds.): *Premiers hommes dans les Alpes de 50 000 à 5 000 avant Jésus-Christ (Musées cantonaux du Valais)*: 135-139. Payot Lausanne, Sion.
- CHERNOV, Y. I. 1985: *The living tundra*. Cambridge University Press (Studies in Polar Research), Cambridge.
- DAMUTH, J. 1981: Population density and body size in mammals. *Nature* 290: 699-700.
- DRUCKER, D. 2001: *Validation méthodologique de l'analyse isotopique d'ossements fossiles et apports aux reconstructions paléoécologiques du Paléolithique supérieur du Sud-Ouest de la France*. Thèse de Doctorat en Géochimie, Université Paris VI - Pierre et Marie Curie.
- DRUCKER, D.; BOCHERENS, H. & MARIOTTI, A. 2000: Contribution de la biogéochimie isotopique à l'étude de la paléobiologie des grands mammifères du Pléistocène supérieur: application aux rennes et aux chevaux magdaléniens et solutréens du Sud-Ouest de la France. In: Pion, G. (dir.): *Le Paléolithique supérieur récent: nouvelles données sur le peuplement et l'environnement. Actes de la Table ronde de Chambéry 12-13 mars 1999, Mémoire XXVIII*: 13-27. Société Préhistorique Française, Paris.
- DUNCAN, P. 1992: *Horses and grasses. The nutritional ecology of equids and their impact on the Camargue*. Springer-Verlag, New York.

- EISENMANN, V. 1984: Sur quelques caractères adaptatifs du squelette d'*Equus* et leurs implications paléocéologiques. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 4^e série, t. 6, section C, n° 2: 185-195.
- EISENMANN, V. 1986: Comparative osteology of modern and fossil horses, half asses, and asses. In: Meadow, R.H. & Uerpmann, H. P. (eds.): *Equids in the Ancient World*: 67-116. Dr. Ludwig Reichert Verlag, Wiesbaden.
- EISENMANN, V. 1991: Les chevaux quaternaires européens (*Mammalia, Perissodactyla*), taille, typologie, biostratigraphie et taxonomie. *Geobios* 24: 747-759.
- EISENMANN, V. & ARBOGAST, R. M. 1997: Le cheval néolithique de Chalais 3. In: Pétrequin, P. (éd.): *Les sites littoraux néolithiques de Clairvaux-les-Lacs et de Chalais (Jura), III, Chalais station 3*. 3200-2900 av. J.-C.: 693-702. Vol. 2. Editions de la Maison des Sciences de l'Homme, Paris.
- EISENMANN, V. & GUERIN, C. 1984: Morphologie fonctionnelle et environnement chez les Périssodactyles. *Geobios* 8: 69-74.
- ERIKSEN, B. V. 2000: Patterns of ethnogeographic variability in Late Pleistocene Northwestern Europe. In: Peterkin, G. L. & Price, H. A. (eds.): *Regional approaches to adaptation in Late Pleistocene Western Europe*: 147-168. B.A.R. (International Series) 896. Oxford.
- FORSTEN, A. 1991: Size decrease in Pleistocene-Holocene true or caballoid horses of Europe. *Mammalia* 55(3): 407-419.
- GROVES, C. P. 1974: *Horses, asses and zebras in the wild*. David & Charles, Devon.
- GUADALLI, J. L. 1991: Les chevaux de Solutré (Saône et Loire, France). In: Raynal, J. P. & Miallier, D. (dirs.): *Datation et caractérisation des milieux pléistocènes*. Actes des Symposiums 11 et 17 de la 11^e R. S. T., Clermont-Ferrand, 1986. *Cahiers du Quaternaire* 16: 261-336.
- GUTHRIE, R. D. 1982: Mammals of the mammoth steppe as paleoenvironmental indicators. In: Hopkins, D. M.; Matthews Jr, J. V.; Schweger, C. E. & Young, S. B. (eds.): *Paleoecology of Beringia*: 307-328. Academic Press, New York.
- GUTHRIE, R. D. 1984: Mosaïcs, allelochemics and nutrients. An ecological theory of late Pleistocene megafaunal extinctions. In: Martin, P.S. & Klein, R.G. (eds.): *Quaternary extinctions – A prehistoric revolution*: 259-298. University of Arizona Press, Arizona.
- GUTHRIE, R. D. 1990: *Frozen fauna of the mammoth steppe: the story of the Blue Babe*. University of Chicago Press, Chicago.
- GUTHRIE, R. D. 2003: Rapid body size decline in Alaskan Pleistocene horses before extinction. *Nature* 426: 169-171.
- JANIS, C. M. 1976: The evolutionary strategy of the Equidae and the origins of rumen and cecal digestion. *Evolution* 30: 757-774.
- JULIEN, M. & RIEU, J. L. (dir.) 1999: *Occupations du Paléolithique supérieur dans le Sud-Est du Bassin parisien*. Editions de la Maison des Sciences de l'Homme (Documents d'Archéologie Française n° 78), Paris.
- KALHKE, R. D. 1999: *The history of the origin, evolution and dispersal of the Late Pleistocene Mammoth-Coelodonta faunal complex in Eurasia (large mammals)*. Mammoth Site of Hot Spring, Rapid City.
- LEESCH, D. 1997: *Hauterive-Champréveyres, 10. Un campement magdalénien au bord du lac de Neuchâtel: cadre chronologique et culturel, mobilier et structures (secteur 1)*. Musée cantonal d'archéologie (Archéologie neuchâteloise n° 19), Neuchâtel.
- LIMONDIN-LOZOUET, N.; BRIDAULT, A.; LEROYER, C.; PONEL, P.; ANTOINE, P.; CHAUSSE, C.; MUNAUT, A. V. & PASTRE, J. F. 2002: Evolution des écosystèmes de fonds de vallée en France septentrionale au cours du Tardiglaciaire: l'apport des indicateurs biologiques. In: Bravard, J. P. & Magny, M. (dir.): *Les fleuves ont une histoire. Paléo-environnement des rivières et des lacs français depuis 15 000 ans*: 45-62. Editions Errance, Paris.
- MAGNY, M. 1995: *Une histoire du climat, des derniers mamouths au siècle de l'automobile*. Edition Errance (Collection des Hespérides), Paris.
- ORIANI, G. & PLAINE, R. T. 1983: Convergent evolution at the community level. In: Futuyma, D.J. & Slakin, M. (eds.): *Coevolution*: 431-458. Sinauer Associates, Massachusetts.
- OWEN-SMITH, R.N. 1988: *Megaherbivores. The influence of very large body size on ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- PASTRE, J. F.; LEROYER, C.; LIMONDIN-LOZOUET, N.; CHAUSSE, C.; FONTUGNE, M.; GEBHARDT, A.; HATTE, C. & KRIER, V. 2000: Le Tardiglaciaire des fonds de vallée du Bassin parisien (France). *Quaternaire* 11(2): 107-122.
- PETERS, R. H. & RAELESON, J. V. 1984: Relations between individual size and mammalian population density. *The American Naturalist* 124(4): 498-517.
- ROBINSON, J. G. & REDFORD, K. H. 1986: Body size, diet, and population density of neotropical forest mammals. *The American Naturalist* 128(5): 665-680.
- SALTER, R. E. & HUDSON, R. J. 1978: Habitat utilization by feral horses in Western Alberta. *Naturaliste canadien* 105: 309-321.
- SCHMIDER, B.; VALENTIN, B.; BAFFIER, D.; DAVID, F.; JULIEN, M.; LEROI-GOURHAN, A.; MOURER-CHAUVIÈRE, C.; POULAIN, T.; ROBLIN-JOUVE, A. & TABORIN, Y. 1995: L'abri du Lagopède (fouilles Leroi-Gourhan) et le Magdalénien des grottes de la Cure (Yonne). *Gallia Préhistoire* 37: 55-114.
- SIMPSON, G. G. 1951: *Horses*. Oxford University Press, New York.

TOURNEPICHE, J. F. 1987: L'occupation épipaléolithique de la grotte du Quéroy commune de Chazelles (Charente). *Préhistoire de Poitou-Charentes: problèmes actuels*: 207-221. Editions du CTHS, Paris.

TRESSET, A. 1996: *Le rôle des relations homme/animal dans l'évolution économique et culturelle des sociétés des V^e et IV^e millénaires en Bassin parisien*. Thèse de Doctorat en Préhistoire-Ethnologie-Anthropologie, Université Paris I - Panthéon Sorbonne.

WENIGER, G. C. 1987: Magdalenian settlement and subsistence in South-West Germany. *Proceedings of the Prehistoric Society* 53: 293-307.

WENIGER, G. C. 1989: The Magdalenian in Western Central Europe: settlement pattern and regionality. *Journal of World Prehistory* 3(3): 323-372.

Aires géographiques	Sites	Code laboratoire	Datations au radiocarbonate B.P.	Datations au radiocarbonate Cal B.P.
Charente (France)	Le Quéroy (1)	Gif-5524	12 800 +/- 140	15 870 - 14 352
		Gif-5325	12 590 +/- 140	15 590 - 14 181
		Gif-5190	10 150 +/- 180	12 390 - 11 201
Suisse	Hauterive-Champréveyres (2)	UZ-2285	13 050 +/- 155	16 267 - 14 520
		UZ-2283	12 950 +/- 155	16 148 - 14 418
		UZ-2282	12 825 +/- 155	16 000 - 14 331
		UZ-2286	12 780 +/- 135	15 916 - 14 319
		UZ-2171	12 730 +/- 135	15 856 - 14 281
		UZ-2175	12 630 +/- 130	15 728 - 14 182
		UZ-2172	12 620 +/- 145	15 737 - 14 163
		UZ-2177	12 600 +/- 145	15 713 - 14 153
		UZ-2173	12 540 +/- 140	15 633 - 14 134
		UZ-2174	12 510 +/- 130	15 584 - 14 130
		UZ-2287	12 500 +/- 145	15 592 - 14 119
Suisse	Monruz (2)	ETH-6413	13 330 +/- 110	16 541 - 15 066
		ETH-6421	13 140 +/- 120	16 326 - 14 695
		ETH-6420	13 120 +/- 120	16 302 - 14 669
		ETH-6418	13 110 +/- 120	16 290 - 14 657
		ETH-6416	13 070 +/- 130	16 256 - 14 594
		ETH-6417	13 030 +/- 120	16 195 - 14 557
		ETH-6412	12 970 +/- 110	16 111 - 14 501
		ETH-6415	12 900 +/- 120	16 040 - 14 420
Suisse	Veyrier (3)	GrA-9703	12 560 +/- 60	15 550 - 14 250
		Eth 3937	12 300 +/- 130	15 450 - 14 050
		B - 3787	12 310 +/- 140	15 450 - 14 050
Bassin parisien	Le Closeau - L46 (4)	GrA-11664	12 350 +/- 60	15 324 - 14 112
		GrA-11665	12 360 +/- 60	15 488 - 14 115
Bassin parisien	Le Grand Canton (5)	Gif-9608	12 880 +/- 80	15 590 - 14 840
		Gif-9606	12 195 +/- 130	14 685 - 13 850
		Gif-9607	12 080 +/- 115	14 490 - 13 745
		Gif-9609	11 420 +/- 100	13 610 - 13 100
		OxA-3671	11 030 +/- 105	13 056 - 12834
		OxA-3139	12 650 +/- 130	15 128 - 14621
Bassin parisien	Tureau-des-Gardes - S.6 (6)	Ly 6988	12 290 +/- 90	15 450 - 14 050
	Tureau-des-Gardes - S.10 (7)	AA44214	12 170 +/- 130	14 660 - 13 830
Bassin parisien	Verberie (Buisson Campin) (8)	Thermoluminescence	13 300 +/- 850	18 011 - 13 489
Bassin parisien	Bonnières-sur-Seine		Industrie lithique magdalénienne	

ANNEXE 1

Données chronologiques des sites étudiés par aires géographiques (Bignon, 2003): 1) Tournepiche (1987); 2) Leesch (1997); 3) Bridault *et al.* (2000), Bullinger (2002); 4) Bodu (1998); 5) Julien & Rieu (1999); 6) Bridault (communication personnelle); 7) Audouze (1987).