

RECONSTITUTION DE LA PALEOECOLOGIE DES OURS DES CAVERNES A PARTIR DE LEURS SQUELETTES

par

Mary C. STINER

Résumé : Comme les Hominidés, les ours des cavernes, sous-genre éteint (*Spelearctos*) d'Ursidés, furent suffisamment adaptables pour habiter de vastes zones de l'hémisphère nord pendant le Pléistocène moyen et supérieur. Ces ours ont néanmoins développé une dentition spécialisée qui a accentué ses fonctions de broyage, impliquant une alimentation fortement axée sur les plantes dures et fibreuses. Afin de mieux appréhender la paléocologie des ours des cavernes, cet article associe des approches ostéométriques, isotopiques et taphonomiques qui ont permis d'étudier un assemblage d'Ursidés provenant de la grotte de Yarimburgaz, en Turquie nord-occidentale. Les informations bibliographiques sur les relations entre régime alimentaire, hibernation et structure démographique des ours modernes fournissent des hypothèses utiles à cette investigation. Le schéma de mortalité attritionnel de ces ours ainsi que l'état de leurs os montrent qu'ils sont pratiquement tous morts dans la grotte de causes non violentes, en contexte d'hibernation. Les techniques ostéométriques révèlent que leur sex-ratio adulte ne penche que légèrement en faveur des femelles. Ce schéma se place à une extrémité de la gamme complète des possibilités offertes par les ours des cavernes modernes et ne peut que refléter une alimentation fortement axée sur les plantes et Invertébrés saisonniers, indiquant ainsi que l'hibernation représentait une stratégie hivernale cruciale pour les deux sexes ; les résultats sont en contradiction spécifique avec l'éventualité d'une orientation forte et régulière vers le gros gibier (chassé ou charogné) comme source alimentaire d'hiver. Le caractère de l'usure et des cassures présentées par les dents d'ours des cavernes adultes indique par ailleurs qu'ils se nourrissaient fréquemment de ressources cachées demandant à être creusées et fouillées, longuement mâchées, ce qui oblitérait complètement certaines couronnes de dents jugales chez les individus âgés. Les schémas de dommages dentaires du vivant corroborent les implications diététiques du sex-ratio adulte et plaident également en faveur d'un régime riche en matières dures et abrasives, telles les noix, tubéreuses, et impuretés associées. Les compositions isotopiques en carbone et oxygène de l'émail dentaire chez les ours des cavernes et les ours bruns du site sont virtuellement identiques, et aucune de ces espèces ne révèle d'indice marin élevé, alors que la grotte est proche d'un estuaire actuel de la mer de Marmara : elles se ravitaillaient presque exclusivement dans les habitats terrestres et d'eau douce. Des pathologies osseuses, normalement dues à des traumatismes, apparaissent chez certains ours adultes et attestent de longues durées de vie pour quelques individus de cette population fossile. Les ours de Yarimburgaz présentent également un grand dimorphisme dimensionnel entre sexes, fondé sur les tailles des carpiens porteurs, où les mâles adultes atteignent grosso modo le double de la masse corporelle des femelles adultes.

Abstract : Like hominids, cave bears, an extinct subgenus (*Spelearctos*) of Ursidae, were versatile enough to inhabit large areas of the northern hemisphere during the Middle and Upper Pleistocene. Yet cave bears had evolved a specialized dentition that emphasized grinding functions, implying a heavy dietary reliance on tough, fibrous plant foods. In an effort to better understand the paleoecology of cave bears, this presentation combines osteometric, isotopic, and taphonomic approaches to studying a bear assemblage from Yarimburgaz Cave in northwest Turkey. Reference information on the linkages between diet, hibernation, and population structure in modern bears provide test implications for the investigation. An attritional mortality pattern for the bears, and the condition of their bones, show that most or all of the animals died in the cave from non-violent causes in the context of hibernation. Osteometric techniques show that the adult sex ratio of the cave bears is only slightly skewed towards females. This pattern lies near one extreme of the full range of possible outcomes in modern bear species and can only reflect a strong dietary dependence on seasonally available plants and invertebrates, showing that hibernation was a crucial over-wintering strategy for both sexes; the results specifically contradict the possibility of regular, heavy emphasis on large game (hunted or scavenged) as a winter food source. The nature of wear and breakage to the adult cave bear teeth further indicates that food frequently was obtained from cryptic sources, requiring digging and prying, and that extensive mastication was necessary, leading to complete obliteration of some cheek tooth crowns in old individuals. The patterns of tooth damage during life corroborate the dietary implications of the adult sex ratio and also argue for a diet rich in tough, abrasive materials such as nuts, tubers, and associated grit. The carbon and oxygen isotopic compositions of cave and brown bear tooth enamel from the site are virtually identical, and there is no evidence of a strong marine signal in either species, despite the cave's proximity to a modern estuary of the Sea of Marmara; both bear species obtained nearly all of their food from terrestrial and fresh water habitats. Bone pathologies, usually originating from trauma, occur in some of the adult bears, testifying to long lifespans of some individuals in this fossil population. The Yarimburgaz cave bears also exhibit great size dimorphism between the sexes, based on weight-bearing carpal bone dimensions, with adult males attaining roughly twice the body mass of adult females.

Introduction

Les ours des cavernes forment une catégorie d'Ursidés éteinte qui connut une vaste expansion en Eurasie au cours du Pléistocène moyen et tardif, en particulier dans les régions situées entre les 55^e et 35^e parallèles de l'hémisphère nord (cf. résumé par Kurtén, 1976 ; Baryshnikov, 1997). Les espèces les plus connues sont *Ursus (Spelearctos) deningeri* et *Ursus (Spelearctos) spelaeus*. Elles sont considérées comme des chrono-espèces (ascendant et descendant) vivant au Pléistocène moyen et tardif (e.g. Kurtén, 1976 : 41-45). On connaît également une troisième espèce d'ascendance séparée, *Ursus (Spelearctos) rossicus* (Baryshnikov, 1997). La présence de restes d'ours des cavernes dans les gisements pléistocènes du sud de la Bretagne, du continent européen dans sa majeure partie (Kurtén, 1976), du Caucase, d'Asie occidentale et centrale, des Ourals, ainsi que de Sibérie sud-occidentale dans le cas d'*U. rossicus* (Baryshnikov, 1989 ; 1996 ; 1997), démontre que ces animaux pouvaient s'adapter à une grande variété d'environnements pléistocènes.

Les recherches extensives menées sur leur dentition et leur architecture crânienne révèlent toutefois des spécialisations masticatoires uniques, apparemment destinées à la consommation d'aliments durs et abrasifs (e.g. Koby, 1940 ; Kurtén, 1976 ; Baryshnikov, 1996 ; 1997). Les questions restent ouvertes de savoir dans quelle mesure ils étaient carnivores, et s'ils se procuraient la viande et les graisses alimentaires sur des Invertébrés et de petits Vertébrés saisonniers ou bien sur de grands Mammifères. Des études isotopiques récentes menées sur des échantillons de squelettes appartenant à des espèces d'Ursidés modernes et pléistocènes commencent à enrichir les analyses diététiques à leur propos (e.g. Matheus, 1995 ; Hilderbrand & al., 1996), mais les résultats sont souvent incertains, à la fois parce que les cas isolés sont supposés représenter des conditions uniformes pour des espèces entières (e.g. Hilderbrand & al., 1996) et parce que les données isotopiques sont rarement intégrées à d'autres sources indépendantes.

La paléocologie des ours des cavernes intéresse également les paléanthropologues du fait que, à l'instar des variantes pléistocènes d'*Homo sapiens*, ces ours étaient certainement omnivores, qu'ils étaient répandus géographiquement en Eurasie et qu'ils utilisaient fréquemment les grottes comme abris. Que sait-on vraiment des ours des cavernes pléistocènes, et comment leur écologie alimentaire a-t-elle pu empiéter sur celle des humains qui leur étaient contemporains ? Des recherches comparatives sont encore nécessaires, en particulier sur la variation interrégionale des mœurs de ces animaux, mais des aperçus intéressants sont déjà fournis par une étude transculturelle des ours Pléistocène moyen provenant de la grotte de Yarimburgaz (Turquie) (Stiner, 1998 ; Stiner & al., 1996 ; 1998). Des recherches combinées sur la variation ostéométrique, la composition isotopique stable en carbone et oxygène de l'émail dentaire, les dommages dentaires et les pathologies osseuses, la structure d'âges, le *sex-ratio* adulte et le dimorphisme

dimensionnel, ainsi que la taphonomie (e.g. intégralité squelettique et dommages osseux), seront ici utilisées pour mettre en évidence le régime et les caractéristiques démographiques de l'ours des cavernes ainsi que pour donner une information succincte sur l'ours brun (*U. arctos*), beaucoup moins commun, mais coexistant.

Etant donné que modes de collecte, modes d'hibernation et caractéristiques de reproduction sont fortement interconnectés dans les espèces modernes d'Ursidés (commentées par Kurtén, 1976 ; Stiner & al., 1996 ; Stiner 1998), nous appliquerons les règles qui régissent ces relations de base à l'interprétation des données concernant les ours des cavernes éteints.

Pour des comptes-rendus complets quant aux résultats et aux méthodes ainsi résumés, on peut se référer à : Stiner & al., 1998, sur la paléocologie des ours des cavernes ; Stiner & al., 1996, sur les résultats taphonomiques, la représentation des espèces de macromammifères et la représentation des parties corporelles ; Stiner, 1998, sur l'analyse de mortalité et la technique d'enregistrement des âges ; Stiner, 1994, sur les ours bruns et les ours des cavernes provenant des grottes du Pléistocène tardif d'Italie centro-occidentale.

Contexte de l'échantillon de Yarimburgaz

La grotte de Yarimburgaz se situe à la jonction entre l'Asie occidentale et l'Europe centrale, juste à l'OSO du détroit du Bosphore et de la cité moderne d'Istanbul, près de la tête d'un petit estuaire qui se déverse dans la mer de Marmara. Elle consiste en deux grandes salles dont la plus basse s'enfonce d'environ 600 m dans une colline de calcaire qui flanque la vallée du Sazlidere. Des assemblages fauniques du Pléistocène moyen ont été recueillis par F.C. Howell et G. Arsebük lors de fouilles extensives de la salle inférieure (Arsebük & al., 1990 ; 1991 ; Arsebük & Özbasaran 1994 ; Howell & Arsebük 1989 ; 1990 ; Özdogan & Koyunlu 1986 ; Stiner & al., 1996). La faune est particulièrement riche en restes d'ours des cavernes (93 % des individus identifiés), accompagnés de restes épars d'autres grands Mammifères. Les fouilles ont également livré des quantités substantielles d'outillages lithiques paléolithiques dans les mêmes couches (Kuhn & al., 1996).

En nette opposition avec les autres espèces, les ours livrent des squelettes quasi complets, mais le plus souvent sans connexion. Près de 42 individus sont représentés dans l'échantillon Pléistocène moyen mis au jour au cours de la seule fouille de 1988-1990. Les analyses taphonomiques (Stiner & al., 1996) indiquent que la grotte a été occupée alternativement par des Hominidés et de grands Carnivores, en particulier des ours des cavernes. Les étroites associations stratigraphiques et horizontales d'ossements d'ours, d'outils paléolithiques et de restes d'autres Carnivores dans les sédiments résultent de dépôts n'ayant aucun lien entre eux. La co-occurrence de ces vestiges est due aux contraintes spatiales

imposées par les parois des salles, aux faibles taux de sédimentation du dépôt biogénique et à la perturbation locale que les ours apportent en installant leur bauge d'hiver. Ces squelettes d'ours plus ou moins complets se sont accumulés dans la grotte à la suite d'une mortalité durant l'hibernation qui s'est déroulée sur de nombreuses générations. Les restes d'Herbivores (Ongulés) ont été apportés essentiellement par des Carnivores non Ursidés et, plus rarement, par des humains prémodernes.

Les comparaisons biométriques effectuées sur les dents jugales et les éléments osseux synostosés (adultes) permettent d'identifier deux espèces d'Ursidés différentes dans les gisements du Pléistocène moyen. La répartition des tailles pour les trois molaires inférieures (fig. 1) est fondée sur la

longueur antéro-postérieure (AP) et la largeur bucco-linguale (BL). Les dents d'ours bruns sont inférieures à la différence biométrique proportionnelle maximale (moyenne) prévue entre sexes pour les Mammifères terrestres, soit environ : mâles/femelles = 1,45-1,50 selon un standard linéaire (Dong, 1997). L'ours brun (*U. arctos*) est beaucoup plus petit, et très rare (1-2 % du total des individus) ; ses dimensions dentaires se situent à plus de trois écarts types de la moyenne pour les deux mesures prises. Les valeurs moyennes de AP pour les ours de Yarimbargaz correspondent mieux à l'identification de *U. deningeri*, à l'exception de la P⁴ et de la M² (Stiner & al., 1998). Néanmoins, ces ours penchent vers l'extrême supérieur de la variation de taille d'*Ursus*.

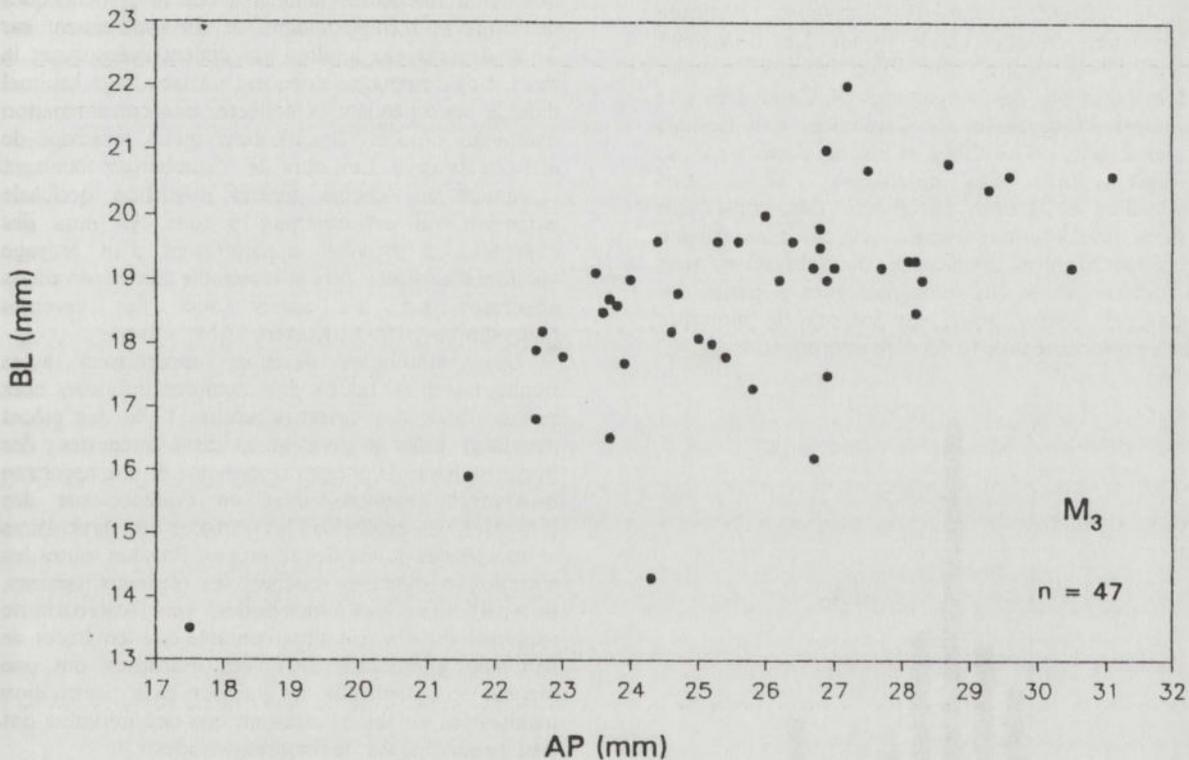


Figure 1 : Diagramme de distribution des mesures de longueur (AP) et de largeur (BL) pour les troisièmes molaires mandibulaires droite et gauche d'ours (M₃) provenant de l'échantillon d'Ursidés Pléistocène moyen de la grotte de Yarimbargaz. La répartition révèle la présence de deux espèces d'*Ursus* ; la plupart des restes représentent *U. (Spelearctos) deningeri*, mais un individu d'*U. arctos* est également indiqué par le point à l'écart, près de l'intersection, qui se situe à plus de trois écarts types de la moyenne pour les deux mesures. Chaque point représente une pièce dentaire mesurable ; n se rapporte au nombre total mesuré. Des résultats analogues ont été obtenus pour les M₁, M₂ et M¹.

Mortalité en hibernation et dommages osseux *post mortem*

À Yarimbargaz, la structure d'âges de l'assemblage d'ours des cavernes propose un schéma attritionnel classique : configuration bimodale ou en U quand elle est tracée en format graphique bidimensionnel. Deux pics apparaissent distinctement dans les cohortes III et IV (fig. 2). Le schéma de mortalité diffère de la structure d'une population vivante (ou de morts

accidentelles sur place) surtout par une quasi-absence de jeunes adultes.

Un détail intéressant dans ce schéma de mortalité est la prééminence des juvéniles âgés parmi les cohortes immatures (cohorte III, fig. 2), qui mourraient probablement en grand nombre au cours de leur premier hiver de sevrage ; la faible proportion d'individus dans la cohorte I peut être due à une faible probabilité de conservation des bourgeons d'émail, non encore soutenus par la dentine, ce qui ne peut être le cas pour les dents attribuées à la cohorte II. La forte

proportion d'individus dans la cohorte III est conforme à la situation des ours bruns modernes d'Amérique du Nord (e.g. Bunnell & Tait, 1981 ; Glenn & al., 1976). Le fait que les dents jugales de rang intermédiaire aient été complètement détruites (par une usure occlusale pour certains cas) montre que certains ours ont vécu longtemps (environ 6 % du total), même si une nourriture abrasive est susceptible d'exagérer l'effet d'usure (cf. ci-dessous).

Le schéma de mortalité en U des ours de Yarimburgaz, ainsi que leur représentation squelettique quasi intégrale (non compris les décomptes de dents : Stiner & al., 1996), s'accorde avec des schémas de mortalité en hibernation essentiellement dus à la famine. Le schéma en U diffère énormément des groupements hiémax d'âges aléatoires des repaires (Stiner, 1998) et ne peut donc être le résultat cumulatif d'attaques surprises d'Homínidés, de loups ou de hyènes. Les ossements d'ours de la grotte sont bien moins souvent endommagés par des rongements de Carnivores que les restes d'Ongulés et de Carnivores non Ursidés (Stiner & al., 1996 : 298), et ils ne portent pas de marques d'outils. Les dommages visibles sont attribuables à l'action de grands Carnivores non Ursidés (loups et/ou hyènes) et au cannibalisme occasionnel d'autres Ursidés. Les ours chassés ne sont pas différenciables des ours charognés à partir des dommages osseux, mais leur schéma de mortalité privilégie fortement cette dernière interprétation.

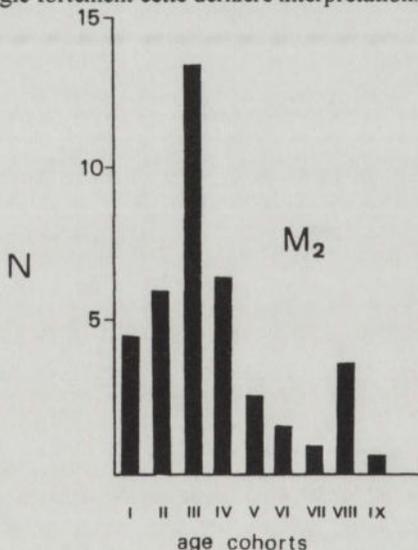


Figure 2 : Histogramme de structure d'âges pour la population d'ours de Yarimburgaz, à partir des cohortes d'âges M_2 et 9 (selon Stiner, 1998) ; N représente le nombre d'individus. La structure d'âges affiche un centrage de contour bimodal, ou en U, sur les cohortes III et VIII. Le schéma de mortalité indique une relative pénurie de jeunes adultes par rapport à la structure normale d'une population vivante complète. Les juvéniles de la cohorte III sont particulièrement dominants et représentent peut-être des décès après/pendant le premier hiver d'autonomie. La proportion beaucoup plus faible de la cohorte I peut être partiellement due au fait que les couronnes de certains individus de ce groupe d'âges n'étaient pas encore soutenues par une base de dentine, mais cela n'a pas dû être le cas pour la cohorte II.

Dommages dentaires et pathologies du squelette ante mortem

Koby (1940 ; 1953) a noté des schémas particuliers d'usure et de cassure sur les dents antérieures de certains ours des cavernes européens. Il suppose que ces dommages sont intervenus du vivant et ont été causés, au moins partiellement, par l'ingestion de matières grossières et d'argiles chargées de minéraux. L'état des canines et des incisives de certains ours de Yarimburgaz montre que le phénomène est répandu géographiquement. Beaucoup de leurs canines avaient été cassées ou ébréchées du vivant, et fortement usées. Beaucoup d'autres avaient été sérieusement endommagées par une usure interstitielle et une collecte abrasive. Les dommages des dents antérieures tendent à être idiosyncrasiques de forme et d'emplacement, et ils apparaissent sur 31 % des canines adultes qui étaient usées avant la mort. Ces dommages évoquent un labourage habituel dans la boue pendant la collecte, une consommation d'aliments durs et abrasifs ainsi qu'un arrachage de matière abrasive. Les ours de Yarimburgaz montrent également un schéma général d'attrition occlusale extensive qui est commun à tous les ours des cavernes ; il provient apparemment d'un broyage habituel d'aliments durs et ressemble aux observations effectuées sur les autres ours des cavernes (Baryshnikov, 1997 ; Kurtén, 1976 : 18sq.).

Des pathologies osseuses apparaissent assez fréquemment sur les os des membres inférieurs chez certains ours des cavernes adultes (3 % des pièces osseuses). Elles se divisent en deux catégories : des fractures osseuses guéries (*traumata*) et une apparente ostéoarthrite avancée, mise en évidence par des formations en croûte sur les surfaces non articulaires et les surfaces polies des jointures. Presque toutes les pathologies osseuses touchent les éléments tarsiens, en particulier les métapodes, et l'ostéoarthrite supposée est dix fois plus courante que les traces de *traumata* guéris. De plus, ces infirmités ont une répartition asymétrique. La guérison et la cicatrisation manifestées sur les os attestent que ces individus ont ensuite survécu sur de longues périodes.

Il est probable que la plupart des pièces pathologiques provenaient d'une petite quantité d'animaux, car la répartition spatiale des deux types de pathologies montre une forte corrélation. On peut aussi imaginer une association systématique entre le *trauma* guéri et l'ostéoarthrite, car le processus de guérison modifie les schémas locomoteurs d'un animal, en déplaçant les charges de tension dans tout le corps et en favorisant le développement de l'arthrite dans certaines autres articulations et extrémités (Trinkaus, A. Grauer com. pers., 1993 ; v. aussi Currey, 1984 ; Wainwright & al., 1976).

Sex-ratio et dimorphisme dimensionnel chez *U. deningeri*

Le *sex-ratio* adulte est un indicateur direct du paléorégime alimentaire des Ursidés. Le dimorphisme dimensionnel des mâles et des femelles dans une

population d'ours, en revanche, reflète potentiellement certains aspects de sa socio-écologie. Il faut de grands échantillons fossiles, représentant de nombreux individus des deux sexes et des provenances multiples, pour les analyses de *sex-ratio* et de dimorphisme dimensionnel, car les besoins en espace de repos des mâles et femelles adultes peuvent différer selon la stature et selon la présence de jeunes dépendants (Judd & al., 1986 ; Reynolds & al., 1976 ; cf. aussi Kurtén 1976 : 77 ; Andrews & Turner, 1992). L'assemblage d'ours des cavernes trouvé dans la salle inférieure de Yarimburgaz satisfait à ces conditions, car il représente une grande collection, recueillie grâce à de nombreuses tranchées de fouilles étalées sur une superficie de 70 sur 20 m (v. Arsebük & al., 1990 ; Arsebük & Özbasaran, 1994 ; Stiner & al., 1996).

Sex-ratio adulte

Les juvéniles doivent être exclus de l'analyse des *sex-ratios*, du fait que, dans les populations d'ours modernes, ils hibernent normalement avec leur mère pendant les premier, deuxième et, parfois, troisième hivers de leur vie (Stiner, 1998). Les cohortes juvéniles peuvent fortement biaiser un *sex-ratio* d'Ursidés en contexte d'hibernation, parce que les mères donnent naissance en moyenne à des proportions *grosso modo* homogènes d'ours mâles et femelles (Rogers, 1987), et le rythme d'hibernation des mâles et femelles juvéniles est semblable à celui des femelles adultes en âge de procréer (e.g. Bunnell & Tait, 1981 ; Craighead & al., 1976 ; Glenn & al., 1976 ; McNamee, 1984 ; Murie 1985). Au contraire du *sex-ratio* à la naissance, le taux adulte d'une population d'ours vivants est sujet à un fort déséquilibre et favorise les femelles dans certains contextes (e.g. Craighead & al., 1974 ; Rogers, 1987).

Le relevé des mesures de C₁ et de M₂ pour les ours des cavernes de la figure 3 révèle deux groupes distincts de points, représentant théoriquement des dents de femelles et de mâles (côtés droits et gauches associés). Cette comparaison utilise une version modifiée de la technique de Gordon et Morejohn (1975), qui permet d'identifier les *sex-ratios* d'Ursidés (Stiner & al., 1998). Comme les pièces dentaires n'ont pu être assorties de manière cohérente aux individus de l'échantillon de Yarimburgaz, les mesures des deux types de dents ont été rangées par tailles indépendamment les unes des autres, puis les appariements ont été finement accordés, les binômes utilisant les informations sur la latéralisation et l'éruption-usure. Tout en égalant les individus en l'absence de certitude, cette solution présente l'inconvénient d'éliminer la variation de taille interindividuelle qui existe normalement dans les populations naturelles, produisant ainsi une disposition faussement linéaire des points de répartition qu'il ne faut pas prendre pour une corrélation véritable. Cette procédure préserve cependant l'écart dimensionnel fondamental entre mâles et femelles qui est ici recherché.

Les paires individuelles C₁-M₂ sont distinguées dans la figure 3 selon l'âge, avec des symboles

ouverts pour les juvéniles et fixes pour les adultes. Plus significatif que la position exacte de la ligne de partage femelles-mâles supposée est le fait qu'un léger déséquilibre en faveur des ours pour toute la population décédée (0,91 % de mâles/femelles) est amplifié (0,83 % et 0,73 % respectivement) avec l'élimination de deux cohortes juvéniles consécutives. Par définition, les fréquences de mâles déclinent plus rapidement que celles des femelles à mesure que les catégories d'âges juvéniles sont soustraites. L'écart proposé entre sexes croît également quand seuls les ours adultes (points fixes) sont pris en compte.

Un *sex-ratio* adulte de 73 ours des cavernes mâles par centaine de femelles (73/100) dans l'échantillon de Yarimburgaz comporte d'importantes implications concernant l'écologie des ours des cavernes dans la zone étudiée. Le *sex-ratio* des échantillons d'ours des cavernes européens varie entre 39/100 et <100/100 de mâles/femelles, mais tend à l'homogénéité dans son ensemble (résumé dans Kurtén, 1976 : 76-7). Le *sex-ratio* des ours de Yarimburgaz est cohérent avec les échantillons européens à cet égard. L'importance diététique du *sex-ratio* adulte a pour origine la tendance qu'ont les ours de produire des proportions homogènes de jeunes mâles et femelles qui sont tous confinés aux repaires pendant l'hiver. Néanmoins, le *sex-ratio* des ours matures qui périssent dans les repaires peut pencher vers les femelles, (a) dans la mesure où la proportion vivante d'adultes hibernants est la même et (b) dans la mesure où les ours adultes autres que les femelles gravides se nourrissent de plantes et d'Invertébrés. La probabilité de morts d'ours individuelles à l'intérieur des repaires, donc la fréquence d'individus par âge et sexe, est en partie fonction du temps passé en ces lieux. Le régime influe fortement sur la durée de l'hibernation, qui varie d'environ sept mois à presque rien chez les ours modernes (e.g. Helgren & al., 1990 : 291 ; Johnson & Pelton, 1980 ; Rogers, 1987 : 20-4).

Le déséquilibre en faveur des femelles est maximal dans les repaires si les mâles adultes (et les femelles stériles) ne sont pas obligés d'hiberner aussi longtemps que les femelles en âge de procréer, car une nourriture telle que le gros gibier chassé ou charogné est consommée en hiver par les individus non reproducteurs. Toutes les ourses gravides, en contexte moderne, doivent hiberner pendant plusieurs mois pour permettre à leurs petits, croissance et mobilité (e.g. Johnson & Pelton, 1980). Au contraire, les mâles adultes et les femelles adultes stériles n'hibernent que lorsqu'ils ne peuvent manger. Un approvisionnement alimentaire majoritairement saisonnier fait pencher le *sex-ratio* adulte vers l'homogénéité dans les assemblages décédés en hibernation. La contrainte consistant à se nourrir de viande de gros gibier en hiver (v. Picton & Knight, 1986 pour une discussion à cet égard), moment de l'année où les ours ne trouvent pas de plantes, d'Invertébrés ni, pratiquement, de petits Vertébrés, amplifie le déséquilibre femelle au-delà de celui qui existe déjà dans la population vivante. Les mâles d'une population relativement herbivore doivent avoir des temps d'hibernation proches de ceux des femelles gravides ; le déséquilibre femelle dans les gisements de repaires devrait donc décliner à mesure que les ours consomment des aliments saisonniers.

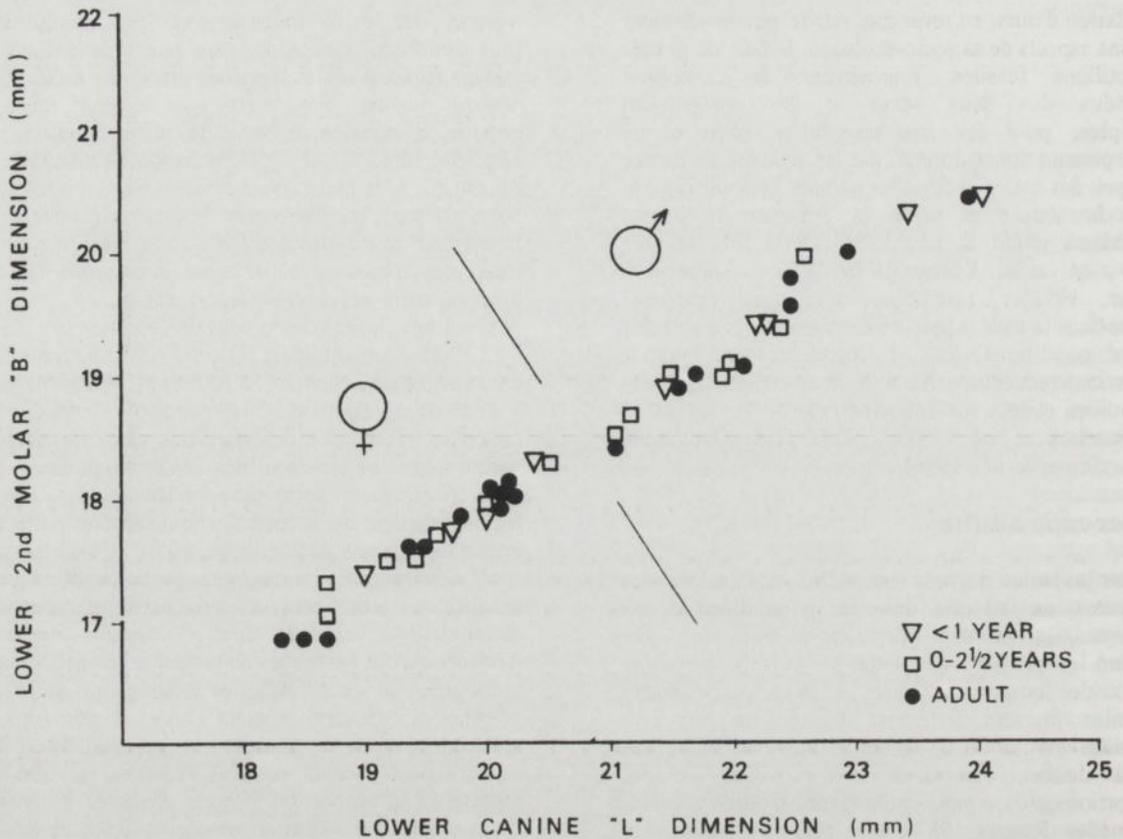


Figure 3 : Diagramme de dispersion des mesures de canines mandibulaires et de deuxièmes molaires pour les ours de Yarimburgaz, montrant deux répartitions distinctes qui représentent probablement des dents de femelles et de mâles (selon Stiner & al. 1998). Les points de courbes ne représentent pas des séries dentaires articulées, mais sont reconstitués artificiellement d'après les deux ensembles de mesures, rangés par tailles pour former des séries de paires C_1-M_2 , puis affinés à l'aide des informations sur les âges et la latéralité : la corrélation linéaire particulièrement forte n'est qu'un artefact de la procédure de rangement par tailles. L'écart qui sépare les sexes est significatif malgré la procédure et n'indique qu'un léger déséquilibre en faveur des ours des cavernes femelles. Le déséquilibre des femelles est cependant accentué quand deux cohortes d'âges juvéniles successives (les < 1 an et les 0-2.5 ans) ne sont pas prises en compte (résumé dans le tab. 1). L'écart entre les sexes augmente quand seuls les ours adultes (symboles solides) sont comparés.

Quant à la définition et à l'interprétation de la variation des *sex-ratios* pour les ours hibernants modernes, Rogers (1987 : 13) signale que les *sex-ratio* des ours noirs du Minnesota sont approximativement égaux, mais que seul un tiers des adultes correspond à des mâles (M/F d'environ 50/100). Comme les ours noirs sont hautement omnivores et hibernent pendant près de sept mois, un *sex-ratio* adulte analogue en paléontologie devrait impliquer une alimentation riche en plantes et Invertébrés saisonniers. En revanche, un régime alimentaire plus abondant en grands Mammifères (charognés ou chassés) doit entraîner des durées d'hibernation encore plus longues entre femelles gravides et mâles adultes, donc des probabilités générales pour que les assemblages fossiles de grottes contiennent des os des deux sexes. Les ours polaires modernes, totalement carnivores, représentent l'extrême opposé, du fait que les mâles adultes ne peuvent pas hiberner et ne devraient donc pas décéder dans les repaires (*i.e.* environ 0/100 M/F).

Le *sex-ratio* de 73 mâles sur 100 femelles pour les ours de Yarimburgaz ne représente qu'un léger

déséquilibre en faveur des femelles chez les adultes et se place à une extrémité de l'éventail complet de schémas possibles. Le déséquilibre femelle modéré des ours des cavernes hibernants rentre dans la gamme typique de l'ours noir hautement omnivore d'Amérique du Nord, mais il est extrême dans sa tendance à l'homogénéité. Les résultats de *sex-ratio* fournis par l'échantillon de Yarimburgaz suggèrent deux conclusions connexes à propos des ours des cavernes *U. deningeri* : (1) la population vivante n'était pas pauvre en mâles adultes ; (2) ces animaux dépendaient fortement de ressources alimentaires saisonnières telles que noix, graines à enveloppe dure, tubercules, baies, graminées, insectes et œufs. Cette dernière conclusion est parfaitement cohérente avec l'apparition de spécialisations dentaires chez les ours des cavernes (Baryshnikov, 1997 ; Kurtén, 1976), qui comprennent de nombreuses cuspidés par dent et de vastes surfaces occlusales liées à la hauteur de couronne, ayant apparemment pour fonction de broyer. Ces données n'indiquent pas clairement si les ours de Yarimburgaz étaient solidement impliqués dans la partie végétarienne du continuum diététique,

mais elles démontrent qu'ils dépendaient de sources alimentaires hautement saisonnières. Le *sex-ratio* réfute spécifiquement l'éventualité d'une consommation régulière et abondante de gros gibier.

Dimorphisme dimensionnel entre sexes

Les ours modernes présentent des niveaux relativement élevés de dimorphisme dimensionnel entre sexes, manifestement en termes de stature et de poids adultes. Des schémas globalement analogues ont été déduits pour les ours des cavernes pléistocènes de l'hémisphère nord, à partir de mesures d'os d'extrémités porteuses et de canines (e.g. Koby, 1949 ; Kurtén, 1958 ; 1976).

Josephson, Juell & Rogers (1996) ont mis au point une approche plus complète et précise de ce dimorphisme dans les populations Vertébrées vivantes et fossiles, par la « méthode des moments » (MoM). Josephson et Juell (dans Stiner & al., 1998) ont appliqué cette méthode à une variété d'éléments carpiens et dentaires des ours de Yarimburgaz dont la latéralité est connue ; les canines n'ont pu être prises en compte parce que l'usure et la cassure oblitéraient trop souvent les indices de latéralisation. La procédure MoM suppose que la répartition totale d'un caractère métrique se compose de deux répartitions normales sous-jacentes, une pour les mâles et une pour les femelles. On utilise trois moments situés autour de la moyenne de répartition des sexes combinés pour estimer les moyennes et l'écart-type commun des deux répartitions sous-jacentes. Les avantages de cette technique sont, entre autres, que le sexe de chaque individu de la population n'a pas besoin d'être connu à l'avance et qu'aucune référence à des analogues d'espèces vivantes n'est nécessaire. Les populations idéales pour l'analyse MoM sont celles dont les répartitions mâles et femelles se chevauchent de manière minimale ou modérée : les ours se classent alors d'emblée. Même si les grands échantillons (>15 individus) fournissent les résultats les plus nets, les petits échantillons apportent également des informations sur le dimorphisme dimensionnel entre sexes.

Les os et les dents en cours de croissance des animaux immatures doivent encore être laissés hors de compte en l'occurrence, parce qu'ils exagèrent la tendance des mesures à former un gradient dimensionnel continu, sans aucune séparation sexuelle. Les carpiens de juvéniles ont été identifiés, puis éliminés de l'ensemble de données de Yarimburgaz selon leur porosité tissulaire, leur taille et leur rugosité. L'éruption et le statut d'usure occlusale ont servi à identifier les juvéniles pour les dents. On a analysé séparément les éléments droits et gauches pour éviter de compter les individus deux fois.

La figure 4 montre explicitement que les mesures carpiennes fournissent les estimations « spatiales » de dimorphisme dimensionnel les plus élevées dans l'échantillon d'ours des cavernes de Yarimburgaz. Les tailles d'échantillons ainsi que les limites minimale et maximale de l'intervalle de confiance de 95 % sont également données ; aucune estimation maximale fiable n'a pu être calculée pour les plus petits échantillons. Les valeurs de MoM (v. Stiner & al., 1998) fondées sur les mesures linéaires du scapholunaire varient entre 1,23 et 1,37 ; cela signifie que les surfaces articulaires des mâles adultes sont de 1,2 à près de 1,4 fois plus longues ou larges que celles des femelles adultes. Le produit des deux mesures perpendiculaires donne une valeur de MoM « spatiale » de 1,61 pour les droits et de 1,75 pour les gauches. Si ces résultats étaient extrapolés à une troisième échelle de mesure, analogue au volume ou à la masse corporelle, les ours des cavernes mâles adultes feraient grossièrement le double du poids corporel des femelles adultes. Les résultats obtenus par l'approche MoM concordent généralement avec les estimations de Kurtén (1976 : 25) sur les ours des cavernes, déduites par d'autres moyens, mais ils sont beaucoup plus précis. Il est intéressant de constater que le degré de dimorphisme dimensionnel de ces ours n'est pas très différent de celui des grands ours bruns vivant actuellement sous les latitudes septentrionales (Kurtén, 1958).

Paléorégime : isotopes du carbone et de l'oxygène dans l'émail

La composition isotopique carbonée des apatites et du collagène fossiles a été abondamment utilisée dans les reconstitutions paléoalimentaires des Mammifères terrestres et marins (v. compte rendu de Koch & al., 1994). Le collagène a reçu un maximum d'attention parce que l'on peut utiliser sa composition isotopique carbonée et nitrogenée en combinaison pour distinguer les sources alimentaires terrestres des sources marines, ainsi que les sources herbivores des sources carnivores. Les apatites fossiles sont également utiles, et se trouvent préservées sur une échelle de temps de millions d'années, bien que la question des échanges isotopiques post-dépositionnels soit encore largement discutée. Il est clair que des modifications post-dépositionnelles peuvent apparaître dans la composition isotopique en carbone (C) et en oxygène (O) du minéral osseux fossile (Schoeninger & DeNiro, 1982 ; Nelson & al., 1986). L'émail dentaire fossile conserve toutefois une signature diététique originale, au moins grâce à sa densité, sa cristallinité globale (Lee-Thorp & van der Merwe, 1987 ; Lee-Thorp & al., 1989 ; Thackeray & al., 1990 ; Quade & al., 1992).

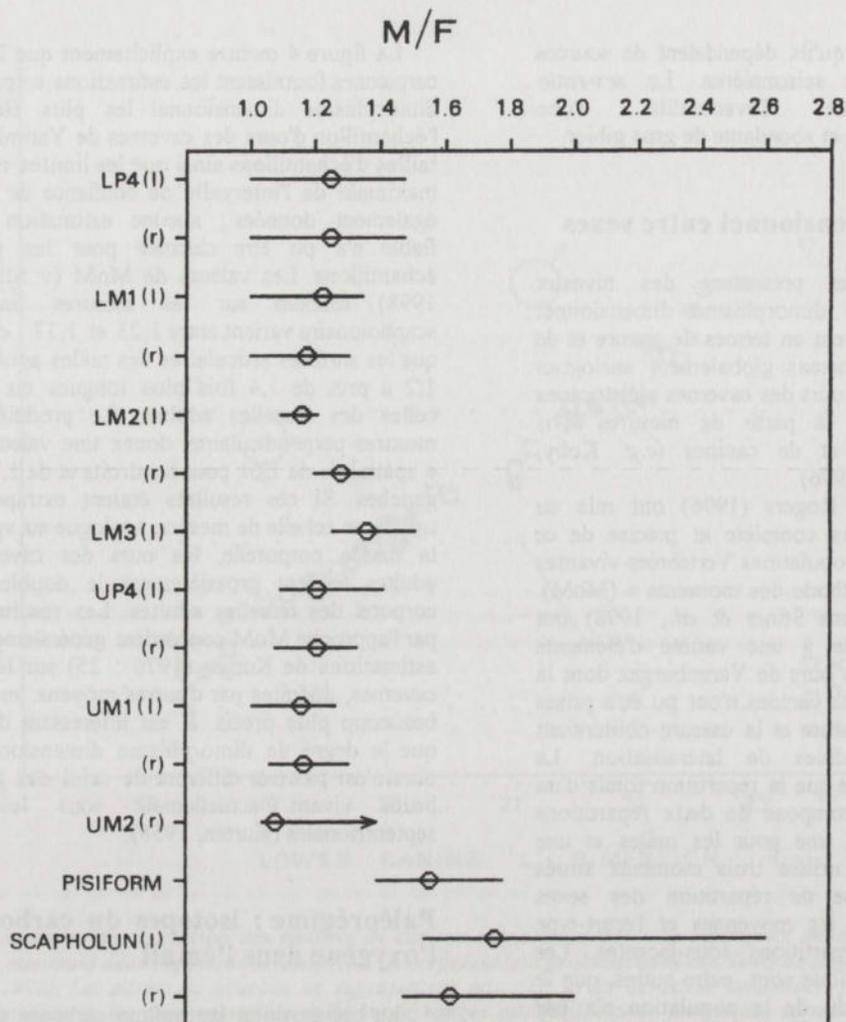


Figure 4 : La MoM bidimensionnelle (ou « spatiale ») provoque un dimorphisme dimensionnel chez les ours des cavernes adultes (moyenne mâle/moyenne femelle, M/F) de Yarımburgaz, sur la base d'une variété de dents jugales, de pisiformes et de scapholunaires (carpiens porteurs) (selon Stiner & al., 1998). Le cercle ouvert représente l'estimation MoM ; la ligne est l'intervalle de confiance de 95 % ; la ligne terminée en flèche signifie que seule une estimation minimale a été obtenue ; (r) est le côté droit ; (l) est le côté gauche. Là encore, les données sur les carpiens fournissent les estimations les plus élevées du dimorphisme dimensionnel corporel entre sexes, et, comme les éléments osseux sont directement soumis à des contraintes locomotrices du vivant, elles reflètent plus exactement les différences volumétriques de la masse corporelle. Une simple projection cubique des résultats suggère que les mâles adultes faisaient au moins le double de la masse des femelles adultes en moyenne.

Quade, Achyuthan et Pigati (dans Stiner & al., 1998) ont examiné la composition isotopique en carbone et oxygène de l'émail sur 21 dents d'ours des cavernes et 2 dents d'ours bruns provenant du gisement Pléistocène moyen de Yarımburgaz et ont tenté de répondre aux questions suivantes : la composition isotopique initiale de l'émail dentaire a-t-elle été altérée après l'enfouissement ? En cas de non-altération, quelles étaient les préférences diététiques majeures de ces ours, et y a-t-il des différences entre les ours des cavernes et les ours bruns de l'échantillon ? Est-ce que les deux espèces d'ours ont consommé des quantités importantes d'aliments marins tels que le poisson anadrome ? Il serait également utile de savoir dans quelle mesure ces deux espèces dépendaient des plantes terrestres (par opposition à la viande) pour leur subsistance, mais cela demande une analyse $\delta^{15}\text{N}$ de collagène qui n'a

pas été effectuée sur ces échantillons. Pour une évaluation des altérations post-dépositionnelles éventuelles : cf. Stiner & al., 1998.

Les analyses de carbone ont donné une valeur moyenne en $\delta^{13}\text{C}$ (PDB) de $-15,1 \pm 0,7\text{‰}$ et une gamme de $-14,1$ à $-16,4\text{‰}$. Les résultats sur les ours bruns ne sont fournis que par deux dents, mais ils sont pratiquement indistincts de ceux des ours des cavernes. Les analyses d'oxygène indiquent une valeur moyenne de $-6,5 \pm 1,0\text{‰}$ en $\delta^{18}\text{O}$ (PDB) et une variation de $-4,9$ à $-9,0\text{‰}$.

La variation des isotopes de carbone obtenue sur les échantillons d'émail appartenant aux ours de Yarımburgaz rentre dans la gamme prévue pour les animaux terrestres modernes qui consomment des plantes de la zone circumméditerranéenne. Le facteur de fractionnement observé pour ^{13}C entre les

carbonates prétraités d'apatite osseuse est d'environ -12 à -13 ‰ chez la plupart des Herbivores et Carnivores modernes (Sullivan & Krueger, 1981 ; Lee-Thorp & van der Merwe, 1987). Cela donnerait une valeur en $\delta^{13}\text{C}$, pour l'alimentation des ours des cavernes, de -25 à -29 ‰. Cette estimation est tout à fait cohérente avec les répartitions isotopiques connues chez les plantes en C_3 qui dominent aujourd'hui la zone européenne et circumméditerranéenne.

Les résultats isotopiques du carbone pour les Herbivores modernes se nourrissant d'une biomasse de plantes en C_3 virtuellement pure en Alaska, Nouvelle-Écosse et Finlande (Pigati, 1996) ajoutent d'autres points de comparaison : presque toutes les valeurs en

$\delta^{13}\text{C}$ se situent entre -13 et -17 ‰ et ressemblent aussi à celles des ours de Yarimburgaz (fig. 5). Telle n'est pas la variation prévue pour l'émail altéré par des eaux infiltrées dans un système de grottes. L'encaissant de la grotte de Yarimburgaz se compose de calcaire, et la plupart des calcaires affichent des valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ entre -2 et $+2$ ‰. L'eau souterraine commence des échanges avec ce carbone au-dessous du sol, lequel peut altérer à son tour les apatites fossiles enfouies dans les sédiments de la grotte. La correspondance étroite entre les valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ de l'émail dentaire qui sont prévues et mesurées est un bon argument pour réfuter une altération des échantillons de Yarimburgaz après enfouissement.

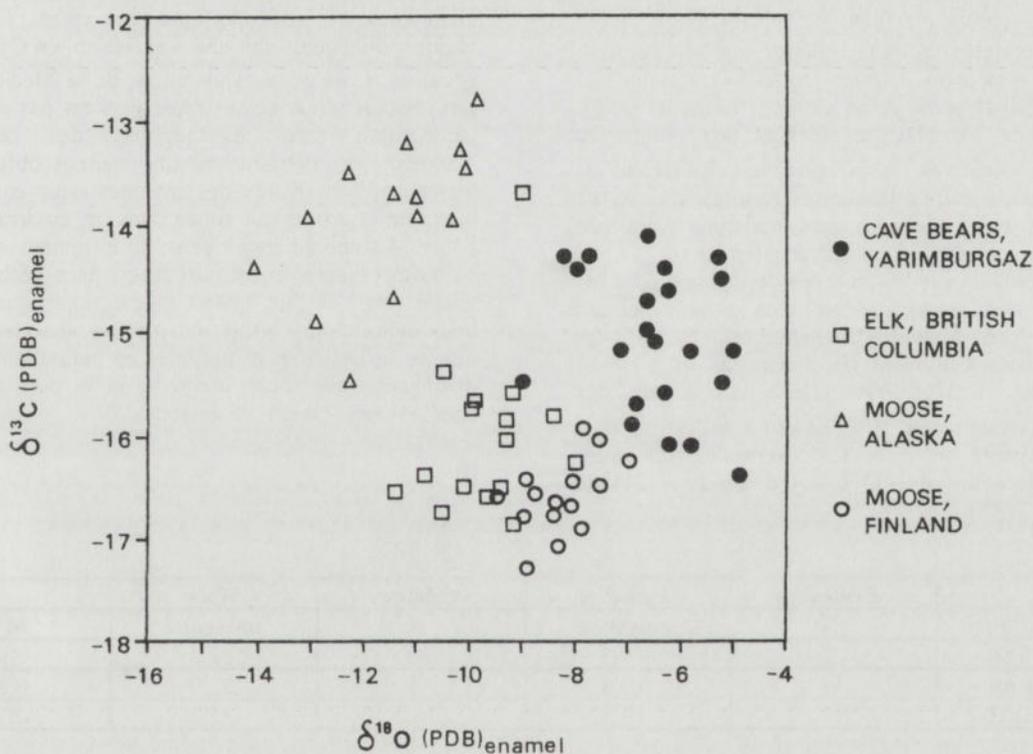


Figure 5 : $\delta^{13}\text{C}$ (PDB) versus $\delta^{18}\text{O}$ (PDB) de carbonate dans l'émail dentaire des ours fossiles de Yarimburgaz et des grands Herbivores modernes d'autres régions qui se nourrissaient de biomasse en C_3 (selon Stiner & al., 1998). Le chevauchement des résultats en $\delta^{13}\text{C}$ suggère qu'ils s'approvisionnent tous à des sources alimentaires terrestres dans les habitats dominés par la végétation en C_3 . Le $\delta^{18}\text{O}$ (PDB) diffère beaucoup dans les populations modèles, en conformité avec les valeurs en $\delta^{18}\text{O}$ de la pluviosité, qui diffèrent entre régions.

Les valeurs en $\delta^{18}\text{O}$ de l'émail dentaire des ours de Yarimburgaz ne sont pas incompatibles avec les valeurs prévues à cette latitude dans un cadre côtier. Un examen détaillé des résultats de $\delta^{18}\text{O}$ n'est pas garanti, étant donné la multitude de facteurs autres que la pluviosité qui peuvent déterminer la valeur en $\delta^{18}\text{O}$ de l'apatite biogénique, par exemple les caractéristiques métaboliques des espèces et les taux d'évaporation superficielle dans l'habitat. Un test plus direct et utile, qui reste à faire, serait de comparer les relevés fossiles avec ceux des ours modernes selon un gradient latitudinal.

Les valeurs isotopiques en azote et en carbone peuvent toutes deux servir à distinguer les sources diététiques marines des sources terrestres. Les analyses de nitrogène n'ont pas été réalisées par nos soins, mais la composition carbonée peut être très utile partout où les communautés végétales terrestres sont entièrement formées de plantes en C_3 . Les Herbivores et les Carnivores qui consomment ces plantes doivent avoir en moyenne -14 ± 2 ‰ en $\delta^{13}\text{C}$, alors que la biomasse locale est d'environ -27 ‰ (fig. 6). Les Carnivores digitigrades qui vivent d'aliments marins (dont le poisson anadrome et, peut-

être, les plantes marines) font en moyenne $-10 \pm 2\text{‰}$ (Chisholm & al., 1982 ; DeNiro & Epstein, 1978 ; 1981 ; Hilderbrand & al., 1996 ; Koch & al., 1994). La gamme de résultats $\delta^{13}\text{C}$ entre $-16,3$ et $-14,1$ concernant les ours de Yarimburgaz rentre bien dans la variation prévue pour les régimes à dominante de ressources terrestres (plantes en C_3), même si un apport mineur de ressources marines ne peut être exclu des résultats.

Les résultats de Yarimburgaz peuvent également être comparés à ceux des ours modernes et fossiles de la zone pacifique nord-ouest des États-Unis, de l'Alaska et de l'Europe occidentale, toutes régions aujourd'hui dominées par la végétation en C_3 . Les échantillons de collagène extraits des ours bruns modernes du Nord-Ouest pacifique et de l'Alaska affichent un large éventail de valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$, interprétées comme reflétant une alimentation mixte en ressources marines (surtout le saumon) et terrestres (Hilderbrand & al., 1996 ; Matheus, 1995). Les ours de Yarimburgaz affichent des valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ très négatives (après correction du facteur de fractionnement entre collagène et apatite), tout à fait cohérentes avec celles des ours modernes ayant une nourriture largement ou entièrement terrestre.

Nos résultats sur les isotopes de carbone pour les ours de Yarimburgaz s'accordent bien avec les mesures provenant de quelques échantillons d'ours des cavernes ouest-européens (Bocherens & al., 1994 ; Hilderbrand & al., 1996). Bocherens et al., ont obtenu des valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ de $-14,8 \pm 0,7\text{‰}$ ($n = 15$) sur l'apatite des ours des cavernes, extrêmement proches de celles de $-15,1 \pm 0,6\text{‰}$ ($n = 21$) de

Yarimburgaz. Cette concordance suggère que la subsistance alimentaire des ours des cavernes à partir des sources terrestres était largement répandue. Néanmoins, Bocherens et al. comme Hilderbrand et al. étaient en désaccord sur le degré de « végétarisme » des ours des cavernes qui était indiqué par les mesures isotopiques de l'azote. Nos résultats isotopiques ne peuvent trancher directement cette question, car les valeurs isotopiques du carbone ne sont pas de bons discriminateurs du niveau trophique. Les autres sources d'information sur les ours de Yarimburgaz, quant à elles, réfutent nettement le scénario d'un haut niveau de « carnivorisme » dans l'échantillon Pléistocène moyen de Turquie.

En résumé, les dents d'ours fossiles de Yarimburgaz conservent une composition isotopique en carbone intacte, très semblable à celle des Herbivores et Carnivores modernes vivant dans des régions dominées par une végétation en C_3 ; cette situation existe aujourd'hui autour de la Méditerranée. Les ressources marines ne représentaient pas une forte composante dans les régimes des ours de Yarimburgaz, contrairement aux résultats obtenus sur les échantillons d'ours des cavernes ouest-européens, bien que la grotte soit située dans un environnement côtier. Aucune différence sensible n'apparaît entre les ours des cavernes et les ours bruns dans l'échantillon étudié (mais il faut quand même noter que seules deux dents d'ours bruns ont pu être analysées). Les données isotopiques disponibles ne permettent pas de distinguer entre la part herbivore et la part carnivore chez les ours (mais v. ci-dessous).

	Femelles	Femelles	Mâles	Mâles	
Classe d'âges	N	moyenne	N	moyenne	M/F
Tous âges	22	19,5	20	22,2	0,91
l/o <1 an	18	19,4	15	22,0	0,83
l/o 0- 2ans1/2	11	19,5	8	22,2	0,73

Tableau : Sex-ratio et dimorphisme dimensionnel apparents des ours de Yarimburgaz d'après les mesures linéaires de la canine mandibulaire et de la deuxième molaire, avec et sans juvéniles : N représente le nombre d'individus mesurables qui sont supposés de chaque sexe. La valeur moyenne s'appuie sur une mesure linéaire (mm) de la longueur antérieure-postérieure (L) prise sur la couronne de la canine mandibulaire.

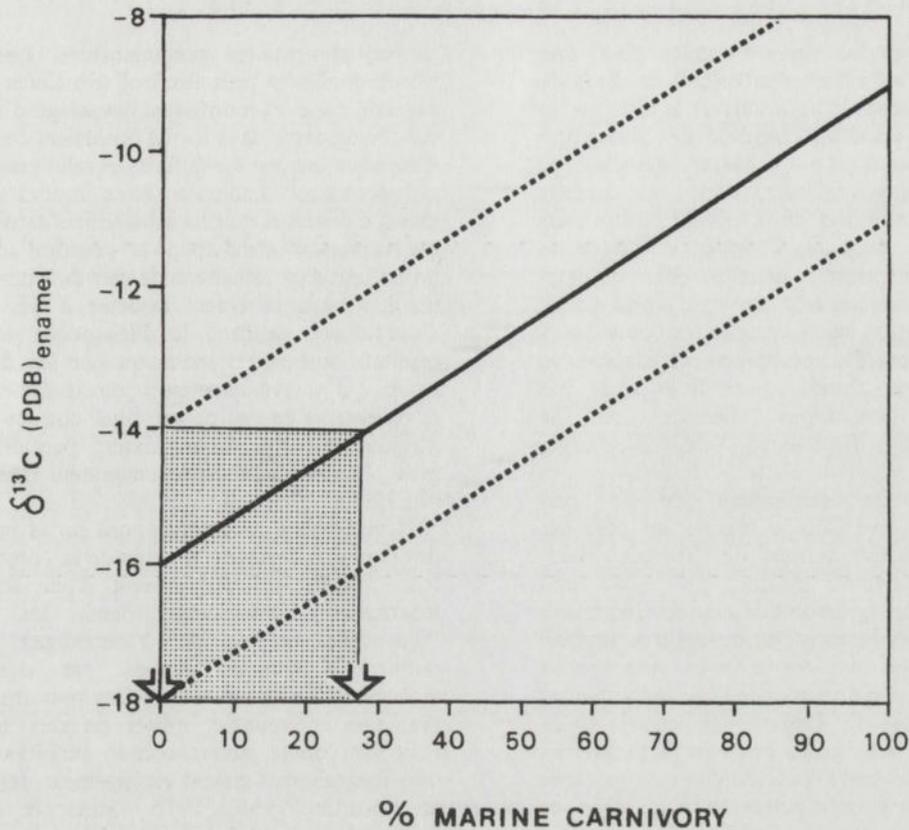


Figure 6 : $\delta^{13}\text{C}$ (PDB) de carbonate dans l'émail dentaire versus le pourcentage de subsistance fondée sur les ressources marines (selon Stiner & al., 1998). Moyenne (ligne pleine) et intervalle (ligne pointillée) des valeurs isotopiques pour un éventail allant du régime purement terrestre au régime purement marin (cf. références dans le texte). La zone ombrée représente la variation de résultats en $\delta^{13}\text{C}$ pour l'émail des ours de Yarimburgaz. Les données sur ces ours (les deux espèces) impliquent une subsistance alimentaire de 75-100 % à partir de ressources terrestres. Même une valeur de 75 % correspond très probablement à une sous-estimation et doit être considérée comme un minimum, étant donné la diminution globale de 1-2‰ du $\delta^{13}\text{C}$ (PDB) du CO_2 atmosphérique au cours du siècle dernier.

Discussion

C'est en raison d'une collaboration pluridisciplinaire, étayée de comparaisons entre espèces d'ours modernes, que cette étude apporte de nouvelles informations sur la paléoécologie des ours des cavernes. Tout en étant restreinte à une unité de lieu et de temps, l'étude de Yarimburgaz peut constituer un précédent utile, applicable à une gamme plus large de cas, qui fasse connaître les variations apparues dans les mœurs des ours des cavernes à travers les régions et les espèces et qui permette d'étudier de manière constructive les contradictions entre résultats. Cette enquête livre les informations suivantes sur les ours des cavernes de Turquie :

- Les ours Pléistocène moyen de Yarimburgaz désignent deux espèces : l'ours des cavernes, *Ursus* (*Speleartcos*) *deningeri* (>40 individus) ; l'ours brun, beaucoup plus gracile, *U. arctos* (2 individus au maximum). Le schéma de mortalité et la représentation des parties du squelette de l'ours des cavernes montrent que l'assemblage est le résultat cumulé d'une mortalité en hibernation.

- Kurtén (e.g. 1976 : 18sq.) a prétendu, en se fondant sur la morphologie dentaire et la musculature appropriée, que les ours des cavernes étaient plus

végétariens que les autres membres du genre *Ursus*. Leurs proportions corporelles (en particulier torse massif, en barrique, membres inférieurs courts et robustes) impliquent la puissance aux dépens de l'agilité. Des lignes d'évidence multiples concernant le régime de ces ours à Yarimburgaz renforcent l'image globale d'un animal lourdement dépendant des faînes végétales (e.g. les glands) et des tubéreuses, des Invertébrés et peut-être d'autres petits animaux. Ces aliments ont en commun un schéma de disponibilité saisonnier (peu d'entre eux étant trouvables en hiver). Les surfaces occlusales des dents jugales des adultes montrent une attrition étendue, causée par le broyage habituel de matières résistantes, abrasives. Les chercheurs ont observé cette caractéristique dans d'autres échantillons d'ours des cavernes et ont noté que leurs usures dépassaient généralement celles des autres espèces d'Ursidés (Kurtén, 1976 ; Baryshnikov, 1997).

Les dentitions antérieures (incisives et canines) des individus âgés de Yarimburgaz présentent aussi des dommages étendus, surtout des cassures idiosyncrasiques, des ébréchures, et une usure sur les surfaces non occlusales. Ces dommages indiquent des comportements combinés de collecte et de mastication, qui consistent, en particulier pour les

animaux, à utiliser les dents frontales pour tirer fréquemment sur des matières grossières et abrasives au cours de leurs repas et pour enlever la terre ou les enveloppes dures quand ils cherchent des nourritures cachées ou enfouies. Les schémas associés de dommages dentaires reflètent donc le caractère globalement dur et abrasif de la nourriture des ours des cavernes (e.g. coquilles de noix et tubéreuses fibreuses), fréquemment extraite de milieux souterrains ou recouverts (e.g. larves d'écorce ou de sol) ; toute suggestion selon laquelle les dents d'ours des cavernes auraient été spécifiquement adaptées au broyage des os de grands Mammifères n'est pas conforme aux observations effectuées sur la morphologie dentaire des hyènes (Van Valkenburgh, 1989).

Une accentuation saisonnière de la part végétarienne/Invertébrée dans le régime des ours des cavernes Pléistocènes moyen de Turquie nord-occidentale est également indiquée par le *sex-ratio* adulte, qui n'est que légèrement déséquilibré en faveur des femelles. Les rythmes et les durées d'occupation des repaires, chez les ours des cavernes, sont connus pour varier en fonction du sexe, de l'âge individuel et de la saisonnalité de l'apport alimentaire. Les proportions quasi homogènes des ours des cavernes mâles et femelles adultes à Yarimburgaz montrent que les mâles passaient presque autant de temps dans les grottes d'hibernation que les femelles. Un *sex-ratio* égal, ou légèrement déséquilibré en faveur des femelles, montre que l'hibernation était une stratégie hivernale pour les deux sexes, à cause du fort impact des apports alimentaires saisonniers ; le *sex-ratio* des ours de Yarimburgaz est en nette contradiction avec les prévisions concernant les ours hautement carnivores, en particulier celle d'une subsistance alimentaire fondée sur les grands Mammifères.

Ces ours affichent un dimorphisme dimensionnel élevé entre sexes. Leurs carpiens, qui ont dû supporter de lourdes charges mécaniques du vivant, suggèrent que les mâles matures atteignaient souvent une masse au moins double de celle des femelles adultes. Toutefois, ce schéma n'est pas très différent de celui des populations modernes, corpulentes, d'ours bruns. Des niveaux analogues de dimorphisme dimensionnel entre les deux groupes phylogénétiques peuvent indiquer que les stratégies de reproduction des ours des cavernes mâles, au cours du Pléistocène moyen et tardif, n'étaient pas très différentes de celles des ours bruns mâles modernes. Le phénomène mérite des recherches complémentaires, à la fois sur les schémas révélés par les ours fossiles et sur les conséquences physiologiques des stratégies de reproduction chez les ours modernes.

Il se trouve que les ours des cavernes et les ours bruns ont coexisté dans de nombreux environnements du Pléistocène, malgré les effets de nivellement par le temps, qui sapent parfois les fondements des associations spécifiques perçues dans les indices paléontologiques. Les morphologies dentaires différentes entre ours bruns et ours des cavernes suggèrent des niches très séparées entre ces groupes phylogénétiques, mais les analyses isotopiques du carbone et de l'oxygène effectuées sur les échantillons d'émail dentaire de Yarimburgaz donnent des enregistrements essentiellement identiques quant aux

sources alimentaires prédominantes. Les signatures isotopiques sont peut-être trop grossières pour un tel objectif, car elles fournissent davantage d'informations sur l'écosystème dans lequel évoluaient ces deux types d'animaux que sur les différences relativement subtiles qui pouvaient distinguer leurs modes de vie. Le manque d'indices marins substantiels dans leur régime est surprenant, étant donné la situation actuelle de la grotte près d'un estuaire de la mer de Marmara ; elle a pu être majoritairement associée à une hydrologie d'eau douce pendant le Pléistocène moyen ; les résultats isotopiques indiquent que les deux espèces d'ours qui y vivaient étaient principalement terrestres et collecteurs en eau douce, plus que les ours bruns d'aujourd'hui, qui se nourrissent périodiquement de gros gibier et/ou de saumon migrateur (Hilderbrand & al., 1996).

Une dernière question se pose sur la paléocologie des ours des cavernes, à partir de la constatation que leurs restes, qui proviennent d'une mortalité en hibernation, coïncident, dans les gisements Pléistocène moyen de Yarimburgaz, avec des outillages lithiques laissés par des humains archaïques. Les Hominidés et les ours trouvaient des avantages communs à utiliser cet abri, mais ils ne l'ont sans doute jamais occupé simultanément. Les ours des cavernes étaient certainement des hibernants (e.g. Kurtén, 1958 ; 1976 ; Stiner & al., 1996 ; Stiner, 1998), et l'exceptionnelle vulnérabilité que connaissent tous les ours en état d'hibernation a dû leur faire craindre les abris fragiles (v. sur les ours modernes, par exemple, McNamee, 1984 ; Murie, 1985 ; Rogers, 1987). Les occupations de la grotte par les ours et les humains (ainsi que d'autres espèces ayant besoin d'abris) furent à coup sûr largement séparées dans le temps et peu susceptibles d'interférences. La conjoncture régnant dans la grotte de Yarimburgaz n'est pas inhabituelle parmi les faunes en grottes du Pléistocène moyen et parfois tardif, non plus que celle des sites contenant des outillages acheuléens ou moustériens (Paléolithique moyen). Pourtant, la plupart d'entre eux contrastent franchement avec les documents fauniques des abris eurasiens datant de périodes culturelles paléolithiques plus récentes (Gamble, 1986 ; Stiner, 1993 ; 1994 : 6-9). Les documents plus tardifs, en particulier après le dernier maximum glaciaire (env. 18 000 ans BP), semblent dominés par les vestiges anthropogéniques, à l'exception quasi totale d'autres restes biogéniques, alors que les autres abris contiennent des matériels laissés principalement par des Carnivores. Il est alors tentant de supposer que les populations humaines archaïques étaient beaucoup moins nombreuses que celles qui ont vécu à partir du milieu du Paléolithique supérieur et que les ours ont pu être relativement plus dominants.

Références

- ANDREWS P. & A. TURNER (1992).- Life and death of the Westbury bears. Helsinki, *Acta zoologica fennica*, 28 : 139-49.
- ARSEBÜK G., F.C. HOWELL & M. ÖZBASARAN. (1990).- Yarimburgaz 1988. *XI. Kazi sonuçları toplantısı*, I, Ankara Üniversitesi Basımevi : 9-38.
- ARSEBÜK G., F.C. HOWELL & M. ÖZBASARAN. (1991).- Yarimburgaz 1989. *XII. Kazi sonuçları toplantısı*, I, Ankara Üniversitesi Basımevi : 17-41.
- ARSEBÜK G. & M. ÖZBASARAN. (1994).- Yarimburgaz mağaraları: Pleistosen'den bir kesit. *XI Türk tarih kongresi*, Türk Tarih Kurumu Basımevi, Ankara, 1994 : 17-27.
- BARYSHNIKOV G. (1989).- Les Mammifères du Paléolithique inférieur du Caucase. Paris, *L'Anthropologie*, 93 (4) : 813-30.
- BARYSHNIKOV G. (1996).- Distribution of cave bears in the Pleistocene of Asia. Oklahoma city, USA, *Journal of Vertebrate Paleontology*, 15 (supplement 3) : 17A.
- BARYSHNIKOV G. (1997).- Cave bears from the Paleolithic of the Greater Caucasus. In J.J. Saunders, B.W. Styles & G. Baryshnikov (eds), *Quaternary Paleozoology in the Northern Hemisphere*, Scientific Papers of the Illinois State Museum, Springfield (sous presses).
- BEHRENSMEYER A.K. (1978).- Taphonomic and ecologic information from bone weathering. Lawrence, Kansas USA, *Paleobiology*, 4 : 150-62.
- BOCHERENS H., M. FIZET & A. MARIOTTI (1994).- Diet, physiology and ecology of fossil mammals as inferred from stable carbon and nitrogen isotope biogeochemistry: Implications for Pleistocene bears. Amsterdam, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 107 : 213-25.
- BUNNEL F.L. & D.E.N. TAIT (1981).- Population dynamics of bears--implications. In C.W. Fowler & T.D. Smith (eds), *Dynamics of large mammal populations*. New York, John Wiley & Sons : 75-98.
- CHISHOLM B.S., D.E. NELSON & H.P. SCHWARCZ (1982).- Stable-carbon isotope ratios as a measure of marine versus terrestrial protein in ancient diets. Washington, *Science*, 216 : 1131-2.
- CRAIGHEAD J.J., J.R. VARNEY & F.C. CRAIGHEAD (1974).- A population analysis of the Yellowstone grizzly bears. *Bulletin of the Montana Forest and Conservation Experiment Station*, 40 : 1-20.
- CRAIGHEAD J.J., F.C. CRAIGHEAD & J. SUMNER (1976).- Reproductive cycles and rates in the grizzly bear, *Ursus arctos horribilis*, of the Yellowstone ecosystem. In M.R. Pelton, J.W. Lentfer & G. Edgar Folk (eds), *Bears--their biology and management*, third (1974) international conference on bear research and management, International Union for Conservation of Nature, ICUN New Series, 40, Morges, Switzerland : 337-56.
- CURREY J. (1984).- *The mechanical adaptations of bones*. Princeton NJ, Princeton University Press.
- DENIRO M. J. & S. EPSTEIN (1978).- Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. New York, *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 42 : 495-506.
- DENIRO M. J. & S. EPSTEIN (1981).- Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. New York, *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 45 : 341-51.
- DONG Z. (1997).- Mixture analysis and its preliminary application in archaeology. *Journal of Archaeological Science*, 24 (2) : 141-61.
- GAMBLE C. (1986).- *The Palaeolithic settlement of Europe*. Cambridge, Cambridge University Press.
- GLENN L.P., J.W. LENTFER, J.B. FARO & L.H. MILLER (1976).- Reproductive biology of female brown bears (*Ursus arctos*), McNeil River, Alaska. In M.R. Pelton, J.W. Lentfer & G. Edgar Folk (eds), *Bears--their biology and management*, third (1974) international conference on bear research and management, International Union for Conservation of Nature, ICUN New Series, 40, Morges, Switzerland : 381-90.
- GORDON K.R. & G.V. MOREJOHN (1975).- Sexing black bear skulls using lower canini and lower molar measurements. Bethesda, Maryland USA, *Journal of Wildlife Management*, 39 (1) : 40-4.
- HELLGREN E.C., M.R. VAUGHAN, L.R. KIRKPATRICK & P.R. SCANLON (1990).- Serial changes in metabolic correlates of hibernation in female black bears. Provo, Utah USA, *Journal of Mammalogy*, 71 : 291-300.
- HILDERBRAND G.V., S.D. FARLEY, C.T. ROBBINS, T.A. HANLEY, K. TITUS & C. SERVHEEN (1996).- Use of stable isotopes to determine diets of living and extinct bears. *Canadian Journal of Zoology*, 74 : 2080-8.
- HOWELL F.C. & G. ARSEBÜK (1989).- Report on the 1988 investigations in the Cave of Yarimburgaz (Marmara, Turkey). Unpublished manuscript submitted to the *National Geographic Society*, Washington, D.C.
- HOWELL F.C. & G. ARSEBÜK (1990).- Report on the current status of research on the Cave of Yarimburgaz (Marmara, Turkey). Unpublished manuscript submitted to the *National Geographic Society*, Washington, D.C.
- JOHNSON K.G. & M.R. PELTON (1980).- Environmental relationships and the denning period of black bears in Tennessee. Provo, Utah USA, *Journal of Mammalogy*, 61 : 653-60.
- JOSEPHSON S.C., K.E. JUELL & A.R. ROGERS (1996).- Estimating sexual dimorphism by method-of-moments. *American Journal of Physical Anthropology*, 100 : 191-206.
- JUDD S.L., R.R. KNIGHT & B.M. BLANCHARD (1986).- Denning grizzly bears in the Yellowstone National Park area. In P. Zager, D. Garshelis, D. Graber, A. LeCount & C. Willey (eds), *Bears--their biology and management*, sixth (1983) international conference on bear research and management, Washington D.C., Port City Press Inc. : 111-7.
- KOBY F.E. (1940).- Les usures séniles des canines d'*Ursus spelaeus* et la préhistoire. *Verhandlungen der naturforschenden Gesellschaft in Basel*, 51 : 76-95.
- KOBY F.E. (1949).- Le dimorphisme sexuel des canines d'*Ursus arctos* et d'*U. spelaeus*. Genève, *Revue suisse de Zoologie*, 56 : 675-87.
- KOBY F.E. (1953).- Modifications que les Ours des cavernes ont fait subir à leur habitat. *Premier Congrès International de Spéléologie*, vol.4, section 4 : 15-27.
- KOCH P.L., M.L. FOGEL & N. TUROSS (1994).- Tracing the diets of fossil animals using stable isotopes. In K. Lathja & R.H. Michiner (eds), *Stable isotopes in ecology and environmental science*, Boston, Blackwell Scientific : 63-92.
- KOSINTSEV P.A. & A.V. BORODIN (1990).- Teriofauna of the eastern slope of the northern Urals in the Late Pleistocene and Holocene (en Russe avec un sommaire en anglais). Leningrad, USSR Academy of Sciences, *Proceedings of the Zoological Institute*, 212 : 120-34.

- KUHN S.L., G. ARSEBÜK & F.C. HOWELL (1996).- A Middle Pleistocene lithic assemblage from Yarimbuzguz Cave, Turkey. Paris, *Paléorient*, 22 (1) : 31-49.
- KURTEN B. (1958).- Life and death of the Pleistocene Cave bear - a study in Paleocology. Helsinki, *Acta Zoologica Fennica*, 95 : 4-59.
- KURTEN B. (1976).- *The Cave Bear Story. Life and death of a Vanished animal*. New-York, Columbia University Press : 163 p.
- LEE-THORP J.A. & N.J. VAN DER MERWE (1987).- Carbon isotope analysis of fossil bone apatite. *South African Journal of Science*, 83 : 712-5.
- LEE-THORP J.A., N.J. VAN DER MERWE & C.K. BRAIN (1989).- Isotopic evidence for dietary differences between two extinct baboon species from Swartkrans. London, *Journal of Human Evolution*, 18 : 183-90.
- MATHEUS P. (1995).- Diet and co-ecology of Pleistocene short-faced bears and brown bears from eastern Beringia. *Quaternary Research*, 44 : 447-53.
- MCNAMEE T. (1984).- *The Grizzly Bear*. New York, Alfred A. Knopf.
- MURIE A. (1985).- *The Grizzlies of Mount McKinley*. Seattle, University of Washington Press.
- NELSON B.K., M.J. DENIRO, M.J. SCHOENINGER & D.J. DEPAOLO (1986).- Effects of diagenesis on strontium, carbon, nitrogen, and oxygen concentration and isotopic composition of bone. London, *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 50 : 1941-9.
- ÖZDOĞAN M. & A. KOYUNLU (1986).- Yarimbuzguz mağarası: 1986 yılı Calismalarinin ilk sonuçları ve bazı gözlemler. Istanbul, *Arkeoloji ve Sanat*, 32/33 : 4-14.
- PICTON H.D. & R.R. KNIGHT (1986).- Using climate data to predict grizzly bear litter size. In P. Zager, D. Garshelis, D. Graber, A. LeCount & C. Willey (eds), *Bears--their biology and management*, sixth (1983) international conference on bear research and management, Washington D.C., Port City Press Inc. : 41-4.
- PIGATI J. (1996) - *Stable and radioisotope evidence on preservation of paleodietary and paleoenvironmental information in enamel bio-apatite*. Department of Geosciences, University of Arizona MS thesis, Tucson, Arizona USA.
- QUADE J., T.E. CERLING, J.C. BARRY, M.E. MORGAN, D.R. PILBEAM, A.R. CHIVAS, J.A. LEE-THORP & N.J. VAN DER MERWE (1992).- A 16-Ma record of paleodiet using carbon and oxygen isotopes in fossil teeth from Pakistan. Amsterdam/New York, *Chemical Geology (Isotope Geoscience Section)*, 94 : 183-92.
- REYNOLDS H.V., J.A. CURATOLO & R. QUIMBY (1976).- Denning ecology of grizzly bears in northeastern Alaska. In M.R. Pelton, J.W. Lentfer & G. Edgar Folk (eds), *Bears--their biology and management*, third (1974) international conference on bear research and management, International Union for Conservation of Nature, ICUN New Series, 40, Morges, Switzerland : 403-9.
- ROGERS L.L. (1987) - Effects of food supply and kinship on social behavior, movements, and population growth of black bears in northeastern Minnesota. Bethesda, Maryland USA, *Wildlife Monographs*, 97.
- SCHOENINGER M.J. & M.J. DENIRO (1982).- Carbon isotope ratios of apatite from fossil bone cannot be used to reconstruct the diets of animals. London, *Nature*, 297 : 577-8.
- STINER M.C. (1993).- Modern human origins--faunal perspectives. Palo Alto, California USA, *Annual Review of Anthropology*, 22 : 55-82.
- STINER M.C. (1994).- *Honor among thieves: a zooarchaeological study of Neandertal ecology*. Princeton N.J., Princeton University Press.
- STINER M.C. (1998).- Mortality analysis of Pleistocene bears and its paleoanthropological relevance. London, *Journal of Human Evolution*, 34 : 303-26.
- STINER M.C., G. ARSEBÜK & F.C. HOWELL (1996).- Cave bears and Paleolithic artifacts in Yarimbuzguz Cave, Turkey: dissecting a palimpsest. New York, *Geoarchaeology*, 11 (4) : 279-327.
- STINER M.C., G. ARSEBÜK, F.C. HOWELL, S.C. JOSEPHSON, K.E. JUELL, H. ACHYUTAN, J. QUADE & J. PIGATI (1998).- Reconstructing bear paleoecology from skeletons: a cross-disciplinary study of Middle Pleistocene bears from Yarimbuzguz Cave, Turkey. Lawrence, Kansas USA, *Paleobiology*, 24 (1) : 74-98.
- SULLIVAN C.H. & H.W. KRUEGER (1981).- Carbon isotope analysis of separate chemical phases of fossil bone. London, *Nature*, 292 : 333-5.
- THACKERAY J.F., N.J. VAN DER MERWE, J.A. LEE-THORP, A. SILLEN, J.L. LANHAM, R. SMITH, A. KEYSER & P.M.S. MONTEIRO (1990).- Changes in carbon isotope ratios in the late Permian recorded in therapsid tooth apatite. London, *Nature*, 347 : 751-3.
- VAN VALKENBURGH B. (1989).- Carnivore dental adaptations and diet: a study of trophic diversity with guilds. In J.L. Gittleman (ed), *Carnivore behavior, ecology, and evolution*, Ithaca, Cornell University Press.
- WAINWRIGHT S.A., W.D. BRIGGS, J.D. CURREY & J.M. GOSLINE (1976).- *Mechanical design in organisms*. Princeton NJ, Princeton University Press

M.C. Stiner

Department of Anthropology, University of Arizona, Tucson, USA

Traduit de l'américain par Jacqueline Gaudey
CRA, CNRS, Valbonne, France