

Apport de la paléomammologie à la paléoanthropologie en Europe

Contributions of Palaeomammalogy to Palaeoanthropology in Europe

Jean-Marie Cordy *

Résumé

La biochronologie fondée sur l'évolution des faunes mammaliennes permet d'ordonner une part des gisements paléoanthropologiques européens. De plus, les interprétations paléoécologiques et paléobiogéographiques des faunes peuvent apporter d'utiles informations applicables à l'évolution humaine. Enfin, les évolutions observables chez les Mammifères peuvent susciter la réflexion des paléoanthropologues.

Abstract

Bio-chronology founded upon the evolution of mammalian fauna allow us to shed light on some European palaeoanthropological sites. Moreover, paleoecological and palaeobiological interpretations of fauna supply useful information applicable to human evolution. Finally, observable mammal evolutions can give rise to reflection among palaeoanthropologists.

Mots clefs : Europe, Postvillafranchien, Biochronologie des Mammifères, Paléoécologie, Paléobiogéographie.

Key words : Europe, Post-Villafranchian, Mammalian Biochronology, Palaeoecology, Palaeobiogeography.

Introduction

Dans le cadre d'un colloque axé sur la paléoanthropologie, un paléomammalogiste peut apporter différentes informations et différents éclairages sur l'Homme fossile. Très classiquement, grâce à l'évolution des associations mammaliennes et à l'évolution biologique, il peut fournir un système chronologique de référence dans lequel sont replacés les gisements paléoanthropologiques et archéologiques. Ceci permet de dater d'une manière relative les différents fossiles humains connus et même de

leur attribuer, par extrapolation, une estimation de leur âge absolu. D'un autre côté, par les interprétations paléoécologiques de la faune, le paléomammalogiste peut définir globalement l'évolution du paléoenvironnement à laquelle sont liés des phénomènes paléobiogéographiques particuliers (émigrations, immigrations, morcellement des populations...); ces modèles peuvent à leur tour inspirer le paléoanthropologue sur le plan des populations humaines et de leur évolution biologique. Dans le même ordre d'idées,

* Jean-Marie Cordy, Chercheur qualifié au F.N.R.S., Unité de recherches "Evolution des Vertébrés et Evolution Humaine", Université de Liège, 7 place du XX Août, 4000 Liège, Belgique

les caractéristiques de la microévolution et de l'adaptation des mammifères peuvent également servir de référence aux anthropologues, d'autant que l'Homme préhistorique reste fondamentalement soumis à des pressions sélectives de l'environnement comme tout autre mammifère.

Biochronologie

1. Biozotation

La méthode a déjà été exposée dans deux articles antérieurs (Cordy, 1982; Cordy et Henrotin, 1984). Elle consiste essentiellement à utiliser les séquences d'espèces ou de sous-espèces chronologiques appartenant à des lignées évolutives bien étudiées ainsi que les phénomènes de disparition (émigrations ou extinctions) et d'apparition taxonomique (immigrations). L'emploi du plus grand nombre de lignées possible, la prise en compte de la conjonction des différents phénomènes et l'analyse faite indépendamment de tout autre système (comme par exemple la chronologie géologique glaciaire) sont autant de facteurs essentiels à la définition d'une biozotation fiable. Chacune des biozones correspond en fait à la définition d'une période chronologique pendant laquelle s'observe une association particulière d'espèces de mammifères (zone d'extension concomitante). Plus précisément, nous utilisons ici la notion de zone d'Oppel ou zone oppélienne qui est "caractérisée par une association ou un assemblage choisi, d'extension restreinte et largement concomitante, indicative d'une contemporanéité approximative" (Hedberg *et al.*, 1979).

Par cette méthode, il est possible de définir, pour le dernier million d'années correspondant au Pléistocène moyen et supérieur, neuf biozones dans lesquelles se répartissent les différents gisements paléoanthropologiques reconnus jusqu'à présent en Europe. La définition paléontologique de chaque biozone se déduit facilement des associations de mammifères telles qu'elles apparaissent dans les figures 1 et 2.

2. Corrélations

Chacune des biozones peut être définie objectivement par un numéro d'ordre ou par le nom d'une espèce particulièrement caractéristique ou d'un gisement-type. Secondairement, il est possible également de donner une dénomination tirée de la terminologie glaciaire régionale (fig. 3). Toutefois, cette manière de faire peut conduire à des malentendus si le lecteur ne comprend pas qu'il s'agit juste de l'emploi d'"étiquettes" et non d'une corrélation stricte avec des événements climatiques dont la définition reste par ailleurs encore trop vague et subjective aujourd'hui.

La corrélation réelle de cette biozone avec l'échelle du temps et avec le système des stades isotopiques doit bien entendu être envisagée. Elle peut se faire d'une manière classique, en utilisant les datations radiométriques (par exemple : l'Uranium-Thorium, la thermoluminescence, l'ESR ...) ou tout autre système de datations indirectes (par exemple : le paléomagnétisme) associé à des gisements paléontologiques bien décrits. Ces données permettent d'ancrer la biozotation dans la chronologie absolue. D'autre part, l'idée d'une certaine homogénéité de la durée de chacune des biozones paraît être également une donnée raisonnable. Enfin, la correspondance entre la limite de zones et le maximum de chaque cycle glaciaire se fonde sur le modèle du Pléistocène supérieur et sur la durée estimée de chaque biozone (Cordy, 1982) et de chaque cycle isotopique (Zubakov et Borzenkova, 1990), qui est de l'ordre d'une centaine de milliers d'années pour le dernier million d'années. En particulier, au Pléistocène supérieur en Europe occidentale, nous avons constaté (Cordy, 1984) que la phase d'extinction majeure de la faune à *Mammuthus primigenius* prend son essor à la faveur du Pléniglaciaire récent (Stade isotopique 2) et que, dès le Tardiglaciaire, nous observons les premiers remplacements fauniques par immigration d'espèces d'origine orientale.

L'utilisation de tous ces éléments permet dès lors de proposer une corrélation entre notre

système de biozones mammaliennes, la séquence générale des stades isotopiques et l'échelle du temps (fig. 3).

3. Datations des gisements paléoanthropologiques

La figure 3 visualise la position chronologique de différents gisements paléoanthropologiques d'Europe occidentale qui sont caractérisés par un échantillon faunique significatif.

3.1. Les plus vieilles industries

Il est tout d'abord important de noter qu'il n'existe jusqu'à présent aucune preuve indiscutable de la présence de l'Homme en Europe qui soit antérieure à un million d'années (de Lumley *et al.*, 1988). Bien que plusieurs auteurs aient signalé des gisements archéologiques très anciens, spécialement dans le Massif Central français (Guth, 1974; Bonifay, 1983; Bonifay, 1991; Bonifay et Vandermeersch, 1991), aucune de ces observations n'apporte de preuves archéologiques irréfutables dans un contexte chronostratigraphique nettement antérieur au million d'années. Aux alentours de 950.000 ans (Stade isotopique 24), la grotte du Vallonet, qui a fait l'objet d'une étude pluridisciplinaire récente (de Lumley *et al.*, 1988), constitue un gisement-repère bien daté. Le gisement de Soleilhac (Bonifay et Bonifay, 1981; Fosse et Bonifay, 1991), avec sa faune plus interglaciaire, est un autre site archéologique repère, qui est peut-être légèrement postérieur (Stade 23 ?) au vu du nombre apparemment plus réduit d'espèces villafranchiennes et de la présence d'espèces qui caractériseront le Pléistocène moyen comme *Palaeoloxodon antiquus* et *Capreolus süssenbornensis*. Il faut toutefois relativiser les différences observées entre ces deux faunes en raison des échantillons fauniques réduits et des variations induites par les conditions paléoclimatiques.

3.2. Les fossiles humains de la biozone IV (env. 450.000 à 600.000 ans)

Le premier gisement paléoanthropo-

logique se situe nettement plus tard. Il s'agit du site de Mauer (Heidelberg) où a été découvert la célèbre mandibule anténéandertalienne. La faune très riche des sables de Mauer ne laisse aucun doute quant à son attribution à la biozone IV : présence concomitante de *Mammuthus trogontherii*, *Equus mosbachensis*, *Alces latifrons*, *Cervus acoronatus*, *Canis mosbachensis*, *Homotherium latidens* et *Pachycrocuta perrieri* (Kahlke, 1975; Kraatz, 1992). La persistance d'espèces anciennes, comme les deux dernières citées, et de *Lynx issiodorensis* (selon Kahlke, 1975) permet de situer ce gisement dans la première moitié de cette biozone, c'est-à-dire au stade isotopique 15 selon notre modèle de corrélation.

Le second gisement paléoanthropologique important est celui de Vertesszöllös (Hongrie), qui a livré un os occipital et quelques dents fragmentaires. La présence concomitante de *Equus mosbachensis*, *Cervus acoronatus*, *Capreolus süssenbornensis*, *Canis mosbachensis*, *Panthera gombaszoegensis*, *Pachycrocuta brevirostris* et *Ursus stehlini* (Kahlke, 1975) permet d'attribuer à nouveau ce gisement à la biozone IV; l'absence de forme archaïque (excepté *Pachycrocuta brevirostris*) suggère un âge un peu plus récent que Mauer, soit le stade isotopique 13.

Le paléokarst de Vergranne (Campy, 1983), qui a livré une canine lactéale humaine est également corrélé avec la biozone IV puisqu'il contient un *Dicerorhinus etruscus* relativement primitif, *Equus mosbachensis*, *Ursus deningeri* et *Canis mosbachensis*. La présence d'un Ours brun, *Ursus arctos*, et de Rongeurs, tels que *Pitymys subterraneus* et un *Arvicola cantiana* déjà évolué, suggère un âge récent au sein de la biozone (stade isotopique 13).

Enfin, le gisement paléoanthropologique de la Cueva Major à Atapuerca (Espagne) a livré essentiellement une faune de Carnivores où *Ursus deningeri* est tout à fait dominant (Aguirre *et al.*, 1987). Toutefois, la présence concomitante de *Panthera leo fossilis*, *Panthera gombaszoegensis* et d'un Renard évolué, *Vulpes vulpes*, permet d'attribuer cette faune à la biozone IV.

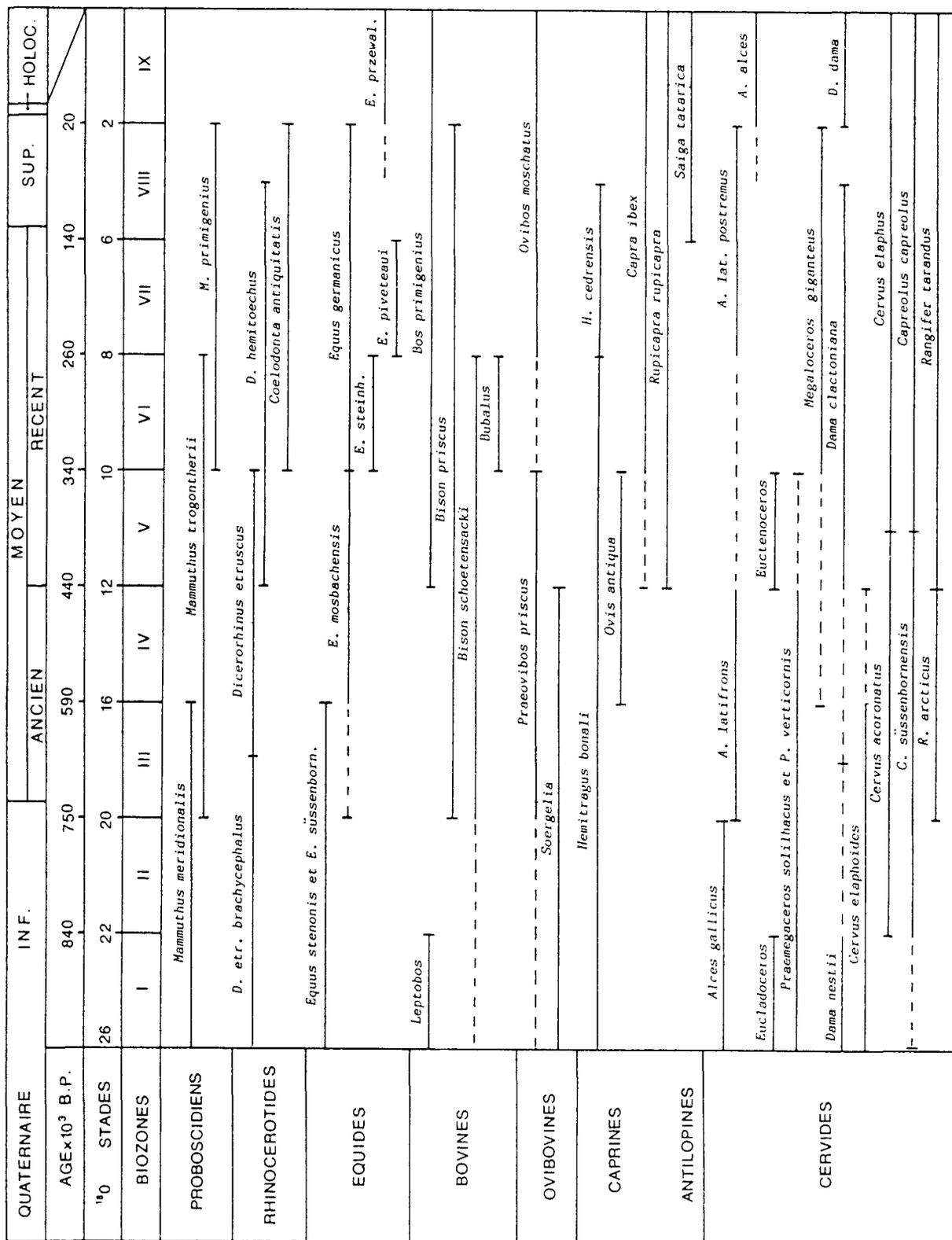


Fig. 1 Biochronologie et biozonation des principales espèces d'Ongulés au cours du dernier million d'années. Les limites d'extension sont superposées idéalement aux limites de zones "opéliennes".

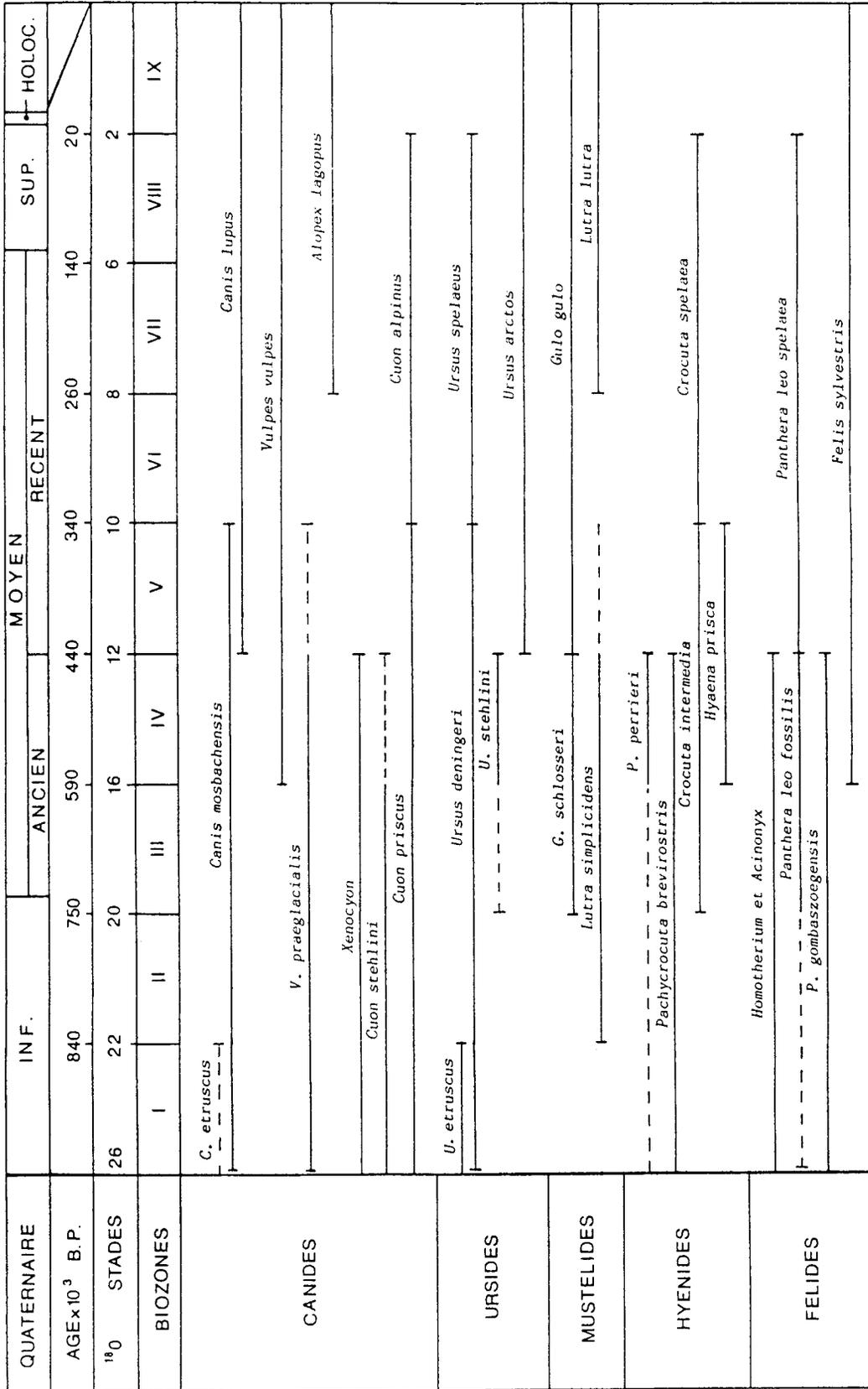


Fig. 2 Biochronologie et biozonation des principales espèces de Carnivores au cours du dernier million d'années. Les limites d'extension sont superposées idéalement aux limites de zones "opéliennes".

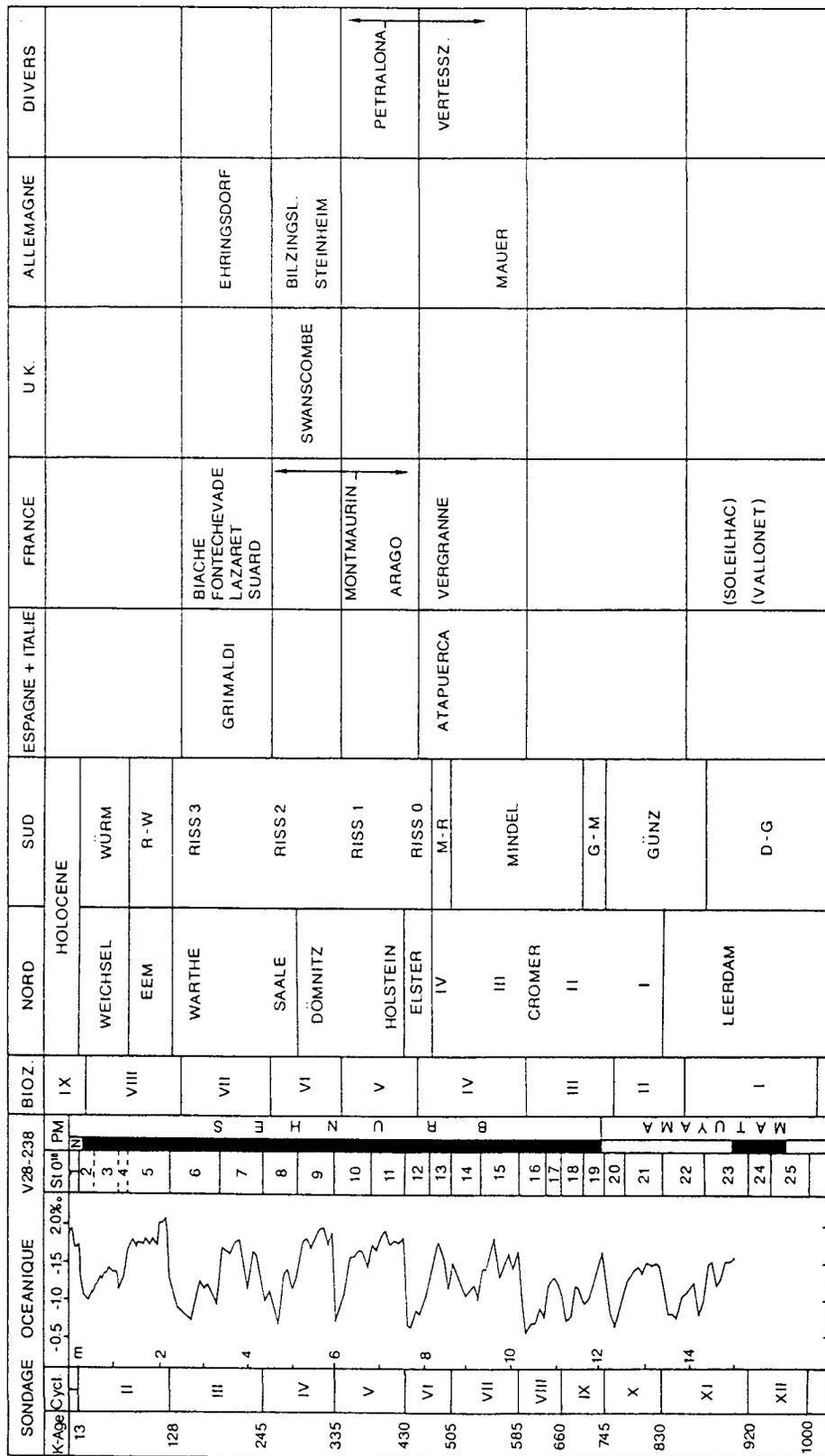


Fig. 3 Position des gisements paléanthropologiques européens d'après les données fauniques et la biozonation mammalienne. Corrélation avec les âges absolus (d'après Zubakov et Borzenkova, 1990), aux courbes et stades isotopiques de l'oxygène (d'après Shackleton et Opdyke, 1973 et 1976), au paléomagnétisme et aux dénominations traditionnelles des glaciaires et interglaciaires (d'après Zubakov et Borzenkova, 1990, modifié).

3.3. Les fossiles humains de la biozone V (env. 350.000 à 450.000 ans)

Le site paléanthropologique et paléontologique repère de la biozone V est sans conteste la Caverne de l'Arago à Tautavel (Cregut-Bonoure, 1981). La persistance d'espèces du Pléistocène moyen ancien telles que *Equus mosbachensis*, *Praeovibos priscus*, *Cervus acoronatus*, *Ovis antiqua*, *Canis mosbachensis*, *Vulpes praeglacialis*, *Cuon priscus*, *Ursus deningeri*, et l'apparition d'espèces nouvelles ou plus évoluées comme *Dicerorhinus hemitoechus*, *Bos primigenius*, *Rangifer tarandus*, *Rupicapra rupicapra*, *Panthera leo spelaea*, caractérisent tout à fait cette biozone.

Le célèbre crâne de Petralona (Grèce) reste difficile à dater non seulement en raison des circonstances de sa découverte mais aussi par le caractère un peu hétérogène des faunes (Kurten et Poulanos, 1981; Kurten, 1983). D'une part, on observe une association caractéristique de la biozone IV avec entre autres *Praemegaceros verticornis*, *Canis mosbachensis*, *Ursus stehlini*, *Pachycrocuta perrieri*, *Pachycrocuta brevirostris*, *Panthera leo fossilis*, *Panthera gombaszoegensis* et *Homotherium* sp.; d'autre part, des espèces caractéristiques des biozones suivantes apparaissent comme *Dicerorhinus hemitoechus*, *Bos primigenius* et *Capra ibex*. C'est pourquoi, le gisement de Petralona est situé indistinctement dans les biozones IV et V (fig. 3); toutefois, si l'on tient compte que le crâne a été découvert au sommet des couches fossilifères, il est possible de le rattacher hypothétiquement à la biozone V, aux environs du stade isotopique 10.

Enfin, la position biochronologique de la mâchoire de Montmaurin (Grotte de la Niche) (France) reste difficile à préciser en fonction de petit échantillon faunique (Tavoso *et al.*, 1990). L'espèce la plus indicative et la mieux représentée est un Ours qui présente un mélange de caractères d'*Ursus deningeri* et d'*Ursus spelaeus* (Biozones V et VI). La petite taille du *Canis lupus* et la présence éventuelle d'*Equus mosbachensis*

semblent confirmer l'âge ancien du gisement. Dès lors, Montmaurin est situé hypothétiquement à la fin de la biozone V (fig. 3).

3.4. Les fossiles humains de la biozone VI (env. 260.000 à 350.000 ans)

Tant du point de vue paléontologique (Kahlke, 1975) que du point de vue paléanthropologique, le gisement de Steinheim (Allemagne) est une référence pour cette biozone VI. La faune est caractérisée par la présence concomitante d'un *Mammuthus trogontherii*, de *Dicerorhinus hemitoechus* et d'espèces évoluées comme *Cervus elaphus*, *Capreolus capreolus* et *Ursus spelaeus*. En outre, *Megaloceros giganteus* fait son apparition sous une forme ancestrale. Enfin, deux espèces d'extension chronologique restreinte sont représentées : un équidé, *Equus steinheimensis* et un boviné, *Bubalus* (= *Buffelus*) *murrensis*.

Deux autres gisements paléanthropologiques bien connus peuvent également être corrélés avec Steinheim : d'une part Bilzingsleben (Allemagne), où la faune comprend également *Mammuthus trogontherii* et *Dicerorhinus hemitoechus*, ainsi que des espèces évoluées comme *Cervus elaphus* et *Panthera leo spelaea* (Mania, 1983); d'autre part, le plus ancien site paléanthropologique de Grande-Bretagne, Swanscombe, est également caractérisé par *Dicerorhinus hemitoechus* et par diverses espèces évoluées comme à Steinheim, auxquelles on peut ajouter *Canis lupus* et *Panthera leo spelaea* (Stuart, 1982). Seule la présence du genre *Macaca* sp. et, parmi les Rongeurs, de *Arvicola cantiana* et *Pitymys arvaloides* démontre bien l'ancienneté du gisement.

3.5. Les fossiles humains de la biozone VII (env. 140.000 à 260.000 ans)

La figure 3 reprend les différents sites paléanthropologiques qui correspondent à cette biozone (notons que l'ordre des sites français est purement alphabétique).

Cette biozone est surtout caractérisée par des faunes (Kahlke, 1975) où *Mammuthus primigenius*, *Coelodonta antiquitatis*, *Equus germanicus* et *Megaloceros giganteus* sont tout à fait individualisés morphologiquement par rapport aux formes de transition précédentes.

3.6. Biozone VIII

Avec la biozone suivante, les gisements paléoanthropologiques à *Homo sapiens neanderthalensis* et puis *Homo sapiens sapiens* se multiplient bien entendu à travers toute l'Europe. Ils n'ont pas été repris ici en raison de leur évidente corrélation avec les stades isotopiques 5 à 2. En outre, la biozotation évolutive devient trop grossière pour dater tous ces gisements et il serait nécessaire d'utiliser dès lors une biozotation de type bio-climatologique

qui nous conduirait à un autre propos.

Notons toutefois qu'en Belgique, les gisements moustériens semblent se répartir en deux grands ensembles (Cordy, 1988). Un premier correspond à l'interglaciaire éémien au sens large (y compris les Saint-Germain), un second au complexe interstadiaire d'Hengelo-Les Cottés. Ces deux ensembles sont séparés par une longue période d'absence ou de quasi-absence d'occupations humaines dans le nord de l'Europe, en raison des conditions rigoureuses du climat du Weichsélien inférieur et moyen. Les restes néandertaliens de Spy, Fonds-de-Forêt, Engis et Couvin correspondraient probablement à la "seconde vague" d'occupation moustérienne en Belgique et seule la mandibule de La Naulette pourrait appartenir à la "première vague", c'est-à-dire à l'interglaciaire éémien *sensu lato*.

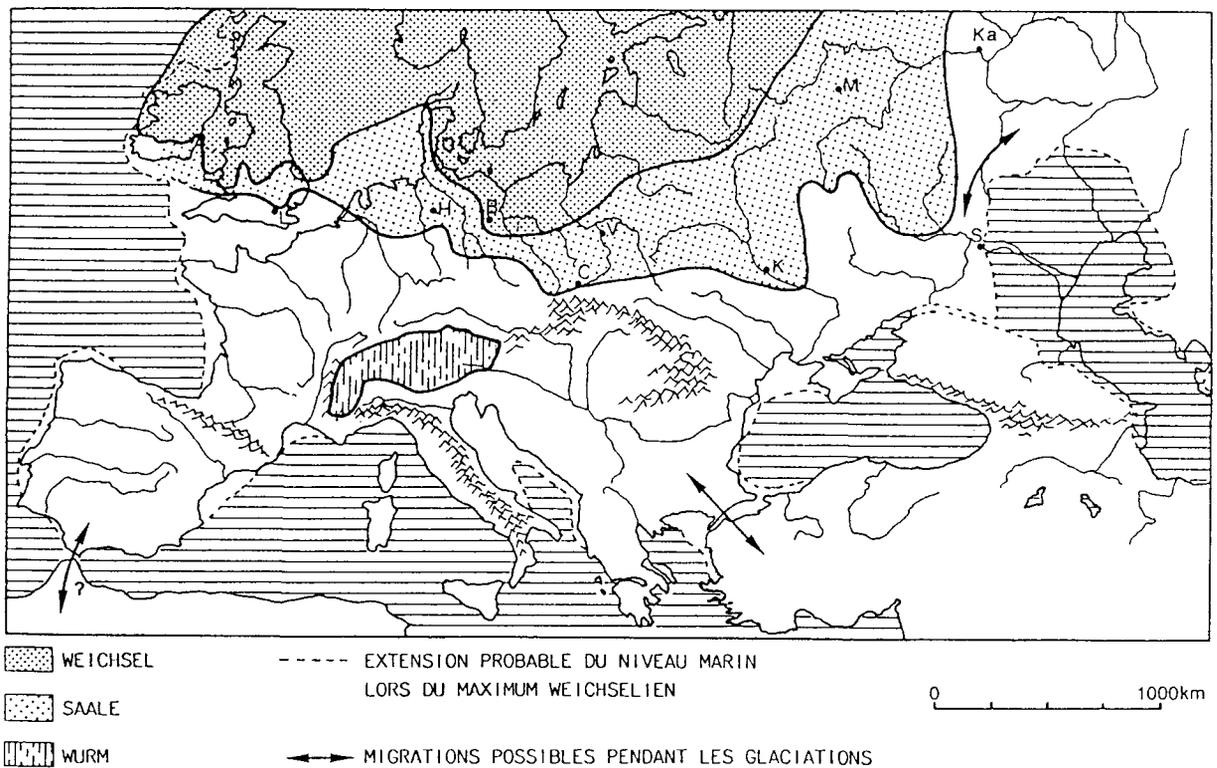


Fig. 4 Paléogéographie de l'Europe en fonction des limites des calottes glaciaires, du niveau marin durant le dernier glaciaire et des massifs montagneux (d'après Flint, 1957 modifié). Voies possibles de migration au cours des glaciaires.

Paléoécologie glaciaire et paléobiogéographie

Au cours du Quaternaire, durant chaque cycle glaciaire, l'Europe occidentale a été soumise à un paléoclimat très rude qui a isolé et morcelé les populations animales. Le cas de la dernière glaciation, qui est le mieux connu en raison du nombre de gisements étudiés, permet de mettre en valeur quelques grands phénomènes biogéographiques.

Les grandes lignes de l'évolution du paléoclimat durant le Pléistocène supérieur sont maintenant bien perçues au travers des études palynologiques comme celles de la Grande Pile (Woillard and Mook, 1982) et des recherches sur les pourcentages des isotopes de l'oxygène (Shackleton et Opdyke, 1973 et 1976; Zubakov et Borzenkova, 1990). Les paléomammalogistes mettent particulièrement bien en évidence l'intensité du climat glaciaire durant les phases les plus froides. Ainsi, en Belgique et dans le nord de la France, au cours du début du Tardiglaciaire (Dryas I, environ 14.000 ans B.P.), le climat de type continental polaire était tel que la microfaune mammalienne était dominée à 85% par le Lemming à collier, *Dicrostonyx gulielmi*, et la macrofaune par le Renne, *Rangifer tarandus*, qui était accompagné par le Boeuf musqué, *Ovibos moschatus*, et le Renard Polaire, *Alopex lagopus* (Cordy, 1984 et 1991). Il est évident qu'une telle faune témoigne du développement d'un milieu toundroïde de type arctique. La rigueur du climat durant les deux phases du pléniglaciaire (stades isotopiques 4 et 2) était telle qu'elle explique l'absence totale de données archéologiques dans la moitié septentrionale de l'Europe durant une part de l'époque moustérienne et durant le Solutréen (Cordy, 1984 et 1988). Cette sorte de désertification culturelle serait liée à la migration des populations humaines dans les régions plus méridionales. La répartition des populations humaines et animales a donc subi des flux et des reflux de direction nord-sud en fonction des oscillations paléoclimatiques. En outre, la structure des populations a pu subir d'importantes contraintes. Ainsi, au cours du maximum glaciaire

du stade isotopique 2, une sorte de confinement des troupeaux de Rennes dans le sud-ouest de la France a même pu être évoqué sur la base de la réduction de la stature de ce cervidé et sur la diminution de ses effectifs (Delpech, 1988).

D'un point de vue biogéographique, il est clair que le développement d'un climat de type polaire dans les plaines septentrionales de l'Europe constituait une barrière climatique déterminante pour le mouvement des espèces adaptées à un climat tempéré et plus particulièrement de l'Homme (fig. 4). En effet, en dessous du 50^e parallèle, les Alpes, les Carpathes et les différents monts du sud de l'Allemagne et de l'ouest de la Tchécoslovaquie sont autant de barrières géographiques encore plus efficaces en période glaciaire. Ainsi, la moitié sud de l'Europe, qui n'était pas soumise aux conditions toundroïdes, était néanmoins isolée du reste de l'Eurasie et se trouvait compartimentée en plusieurs régions, elles-mêmes relativement isolées les unes des autres : l'Ukraine, le bassin du Danube, la péninsule balkanique, le bassin du Pô, l'Italie péninsulaire et insulaire, le sud de la France et la péninsule ibérique. Pendant des milliers d'années, les populations animales et humaines qui vivaient dans chacune de ces régions pouvaient rester relativement isolées les unes des autres et du reste des populations eurasiatiques. Le flux génique réduit et la relative petitesse des populations pouvaient favoriser une dérive génétique. De plus, les modifications du climat pouvaient induire une augmentation des pressions sélectives du milieu et favoriser des phénomènes de microévolution biologique. L'individualisation d'un type humain particulier, *Homo sapiens neanderthalensis*, est peut-être liée à ces données biogéographiques et paléoécologiques propres à l'Europe occidentale. L'influence de phénomènes d'isolement sur les peuplements pléistocènes d'Europe a d'ailleurs déjà été évoquée par Howell (1960) et discutée par Hublin (1990).

Il est encore important de noter que ce modèle décrit dans le cadre de la dernière glaciation a pu se répéter à l'occasion de chaque cycle glaciaire. D'autre part, ce modèle est compliqué

par l'existence de périodes de rémission climatique au sein de chaque glaciation. Ainsi, durant la dernière glaciation, l'interpléniglaciaire qui correspond globalement au stade isotopique 3, est marqué par le complexe interstadiaire d'Hengelo-les-Cottés qui se réplique quelque peu avec le complexe d'Arcy-Kesselt. Durant ces phases, l'amélioration climatique est telle que les Lemmings peuvent disparaître de la microfaune en Belgique et que le Renne devient minoritaire par rapport au Cerf et au Cheval (Cordy, 1988). A la faveur de ces épisodes interstadiiaires, les voies de passages entre les différents compartiments d'Europe occidentale et d'Eurasie ont pu se rouvrir. L'immigration de l'Homme moderne, *Homo sapiens sapiens*, en Europe occidentale en est un beau témoignage.

Parallélisme entre l'histoire des grandes faunes et l'histoire humaine

En fonction de l'évolution des associations mammaliennes au cours du dernier million d'années, il est possible de dégager de grandes étapes dans l'histoire de la faune continentale (fig. 5). Ces grandes étapes et leur corrélation avec des phénomènes paléoclimatiques particuliers peuvent trouver leurs correspondants dans le cours de l'évolution biologique et culturelle de l'Homme. Le parallélisme entre l'évolution des faunes de grands mammifères en Europe et l'évolution paléoclimatique apparue au travers des courbes isotopiques a d'ailleurs déjà été tenté par M.-F. Bonifay (1978 et 1980). D'autre part, Hublin (1990) a proposé de rattacher quelques aspects de l'évolution humaine en Europe à certaines séquences particulières des courbes isotopiques. Nous nous efforcerons ici de relier ces différents thèmes et d'affiner l'analyse en rapport avec notre propre approche biochronologique.

Comme cela a déjà été souligné ci-avant sur la base du modèle de la dernière glaciation, il semble que ce soit au cours des phases pléniglaciaires que logiquement les faunes ont subi le plus de contraintes sélectives et que les phénomènes d'extinction ont eu lieu. Par la suite, lors de l'interglaciaire suivant, des espèces

migrantes venant principalement des régions orientales de l'Eurasie ont pu occuper les niches écologiques devenues vacantes. C'est pourquoi nous avons choisi d'utiliser les phases pléniglaciaires comme limites principales.

1. Dégradation de la biocénose villafranchienne et apparition de l'Homme en Europe

De nombreux auteurs ont décrit l'évolution progressive des grandes faunes du Villafranchien (3 à 1 million d'années). Les gisements du Massif central français et ceux d'Italie sont particulièrement démonstratifs à ce propos (Azzaroli, 1977 et 1983; Bonifay, 1980; Bonifay *et al.*, 1988). Au départ, la faune est caractérisée entre autres par des Mastodontes (dont *Anancus arvernensis*), un Tapir (*Tapirus arvernensis*), des Antilopinés (*Gazella borbonica*, *Gallogoral meneghini*, *Gazellospira torticornis*) et une grande variété de Cervidés (*Cervus pardinensis*, *Croizetoceros ramosus*, *Cervus perrieri*, *Arvernoceros ardei*, *Eucladoceros*). Ensuite, on assiste à la disparition progressive des espèces tempérées chaudes et forestières comme le Tapir et les Mastodontes, secondairement des Antilopinés, et à l'appauvrissement des Cervidés. Ces espèces sont remplacées par de nouveaux migrants venus principalement de l'est eurasiatique et dans une moindre mesure de l'Afrique. Ces nouveaux mammifères sont plus adaptés aux biotopes ouverts (prairies arborées, steppes herbeuses, grandes prairies ...) comme le premier vrai Eléphant d'Europe (*Mammuthus meridionalis*), le Rhinocéros étrusque (*Dicerorhinus etruscus*), les premiers vrais Chevaux européens (dont *Equus stenonis* et *Equus bressanus*). Sur le plan des micromammifères, les "Campagnols" primitifs (dont le genre *Mimomys*) évoluent graduellement et augmentent relativement en importance; à la fin du Villafranchien, la migration du genre *Allophaiomys* sera déterminante puisque ce rongeur sera à la base de la cladogenèse des lignées de Campagnols modernes. Tous ces faits et d'autres attestent de toute évidence la dégradation globale et progressive du climat et conséquemment du paléoenvironnement, où les

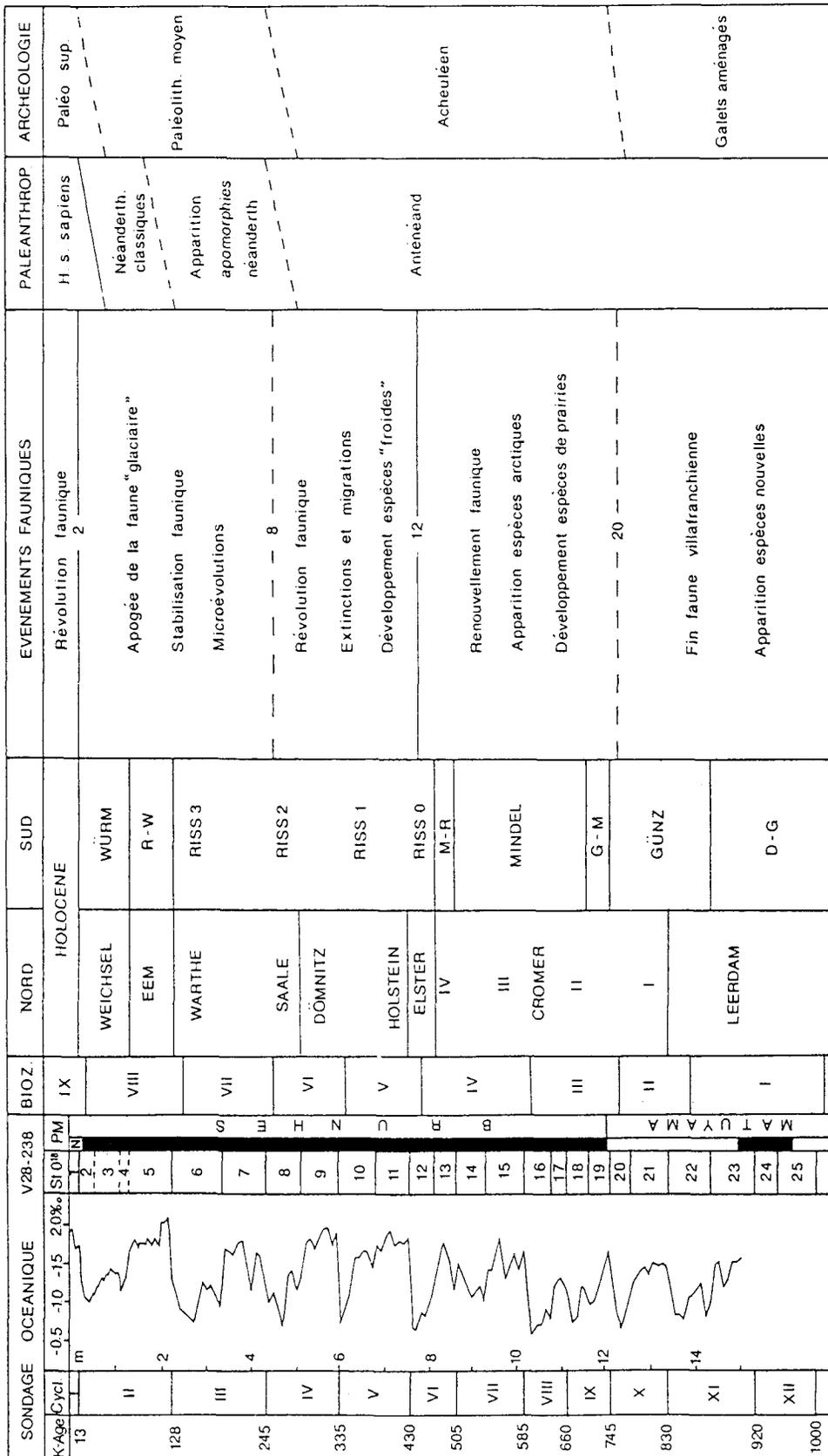


Fig. 5 Synthèse des grands évènements fauniques et des étapes de l'évolution biologique et culturelle de l'Homme en Europe. Corrélation diverse comme dans la figure 3.

milieux forestiers cèdent le pas aux milieux ouverts.

L'arrivée de l'Homme en Europe, qui s'est produite au moins à partir de 1.000.000 d'années et d'une manière hypothétique à des périodes plus anciennes (1.500.000 pour Chilhac), correspond donc chronologiquement à la fin de l'époque villafranchienne. Les Hominidés étant fondamentalement des Primates adaptés à un milieu de "savane" (Coppens, 1983), il est bien sûr tentant de considérer que l'Homme a migré en Europe à la faveur de la dégradation de l'environnement villafranchien.

Les biozones I et II (1.000.000 à 750.000 ans) correspondent au terme final des faunes villafranchiennes, en relation probable avec les premières glaciations de grande amplitude (stades isotopiques 22 et 20). Ces faunes épivillafranchiennes peuvent conserver encore quelques représentants de lignées villafranchiennes comme *Mammuthus meridionalis*, *Equus stenorhinus*, *Leptobos*, *Libralces gallicus*, *Eucladoceros tetraceros*, *Dama nestii*, *Canis etruscus* et *Ursus etruscus*. Toutefois, elles s'individualisent par des évolutions spécifiques de taxons typiques du Pléistocène moyen ancien, tels que *Canis mosbachensis* et *Ursus deningeri*. En outre, des migrants caractéristiques font leur apparition comme les formes ancestrales du Cerf et du Chevreuil, *Cervus acoronatus* et *Capreolus süssenbornensis*, ainsi que l'ancêtre du Lion des cavernes, *Panthera leo fossilis* et une forme primitive du Renard, *Vulpes praeglacialis*. Enfin, au niveau de la microfaune, la cladogenèse à partir d'*Allophaiomys pliocaenicus* constitue un repère marquant, qui engendre l'apparition de *Pitymys gregaloïdes* et des premières espèces de *Microtus*.

2. Les faunes du Pléistocène moyen ancien et le développement de l'Acheuléen

Les biozones III et IV (750 à 440.000 ans) correspondent approximativement aux faunes que certains auteurs dénomment "faunes de transition" (Bonifay, 1978). Les ultimes

représentants des espèces villafranchiennes y survivent, comme *Dicerorhinus etruscus*, *Cervus elaphoides*, *Xenocyon*, *Cuon stehlini*, *Homotherium*, *Pachycrocuta*, *Acinonyx pardinensis* et *Panthera gombaszoegensis*. Toutefois, la faune est surtout caractérisée par des taxons apparus dans l'Epivillafranchien, comme *Equus süssenbornensis*, qui est encore un cheval de type sténonien, *Cervus acoronatus*, *Capreolus süssenbornensis*, *Praemegaceros verticornis*, *Ursus deningeri*, *Canis mosbachensis*, *Cuon priscus* et *Vulpes praeglacialis*. D'autre part, ces biozones sont caractérisées par des spéciations caractéristiques qui se concrétisent par l'avènement du *Mammuthus trogontherii*, d'un *Dicerorhinus etruscus* évolué et de *Alces latifrons*. Enfin des migrants achèvent d'individualiser nettement ces faunes du Pléistocène moyen ancien : le premier Cheval caballin, *Equus caballus mosbachensis*, le Bison typique, *Bison priscus*, un Mouflon (*Ovis antiqua*), une Hyène évoluée (*Crocuta praespelaea*) et le Renard commun (*Vulpes vulpes*). Parmi les migrants, il en est qui sont moins communs mais néanmoins très informatifs d'un point de vue paléoclimatique : le Renne (*Rangifer articus*), un Boeuf musqué (*Praeovibos priscus*) et un Glouton (*Gulo schlosseri*); l'avènement de ces trois espèces, d'affinités arctiques, est à mettre en parallèle avec l'amplification des phases glaciaires, qui s'amorce à partir du stade isotopique 22, mais qui se poursuit par les glaciations correspondant aux stades 20, 18 et 16. Dans le même ordre d'idées, la prépondérance des milieux de prairies liés à la dégradation des biotopes tempérés forestiers se traduit par la représentativité croissante des Herbivores tels que *Equus mosbachensis*, *Bison priscus* et l'adaptation évolutive des lignées des genres *Mammuthus* et *Dicerorhinus*.

Dès le début de cette période, avec par exemple le gisement d'Abbeville en France, on observe le déploiement des industries acheuléennes à bifaces. Il est intéressant de noter que ce nouveau courant technologique, qui tranche par rapport aux industries à galets aménagés, correspond à une période de

changements plus drastiques du milieu en fonction de l'amplification des fluctuations climatiques glaciaires et, par conséquent, de pressions sélectives plus importantes. D'autre part, il faut se demander si, à la manière des autres mammifères, des populations humaines du Moyen-Orient possédant la technologie des bifaces n'ont pas migré en Europe à la faveur d'une "recolonisation interglaciaire".

C'est à la seconde moitié du Pléistocène moyen ancien qu'appartiennent les premiers fossiles humains (Mauer, Vertesszöllös, Vergranne). Il serait abusif d'affirmer que ces découvertes sont fonction d'une augmentation relative des populations humaines en Europe. L'évocation de cette hypothèse reste toutefois possible, d'autant que la biozone IV correspond à une période climatique qui, dans son ensemble, apparaît moins rigoureuse par l'allure des courbes isotopiques (stades isotopiques 15 à 13).

3. La grande coupure faunique du stade isotopique 12

Il semble bien que la glaciation correspondant au stade isotopique 12 ait eu des conséquences drastiques au niveau de la faune. En effet, le passage de la biozone IV à la biozone V est marqué par une phase d'extinction, qui est particulièrement explicitée chez les Carnivores (fig. 2). Ainsi, tous les représentants ultimes de la faune villafranchienne ou épivillafranchienne disparaissent définitivement, comme *Cervus elaphoides*, *Soergelia elisabethae*, *Homotherium latidens*, *Acinonyx pardinensis*, *Panthera gombaszoegensis*, *Pachycrocuta perrieri*, *Pachycrocuta brevirostris* et *Xenocyon lycaonoides*. Cette phase d'extinction doit sans doute être mise en liaison avec l'ampleur de la glaciation du stade 12, qui semble bien correspondre avec l'Anglien de Grande-Bretagne, caractérisé par une période de froid très intense et par une extrême aridité (Bowen *et al.*, 1986). Outre cette phase d'extinction, de nouveaux taxons semblent faire leur première apparition comme l'Auroch, *Bos primigenius*, de nouveaux caprinés, le Bouquetin (*Capra ibex*) et le Chamois (*Rupicapra rupicapra*), ainsi que l'Ours brun

(*Ursus arctos*) parmi les Carnivores. Enfin, des phénomènes de spéciation président à l'avènement d'espèces modernes comme le Cerf élaphe (*Cervus elaphus*), le Chevreuil (*Capreolus capreolus*), le Renne (*Rangifer tarandus*) et d'une espèce plus évoluée de Rhinocéros, le *Dicerorhinus hemitoechus*. En définitive, tous ces changements fauniques font de la limite entre les biozones IV et V une coupure déterminante qui permet de distinguer, sans grandes difficultés, les faunes mammaliennes du Pléistocène moyen ancien de celles du Pléistocène moyen récent.

Par la suite, même si la glaciation du stade isotopique 10 semble moins sélective, le mouvement amorcé se prolonge malgré tout, principalement sous la forme de nouvelles spéciations : transition vers le Mammouth (*Mammuthus intermedius*), avènement du Cheval germanique (*Equus caballus germanicus*), de l'Ours des cavernes (*Ursus spelaeus*), de l'Hyène des cavernes (*Crocota crocuta spelaea*) et du Chien sauvage européen (*Cuon alpinus*). En outre, le Rhinocéros laineux sous une forme archaïque (*Coelodonta antiquitatis praecursor*) apparaît comme un dernier migrant d'importance.

Les biozones V et VI sont donc marquées par des phénomènes importants d'extinction, de migration et de spéciation. Les forces sélectives qui ont présidé à cette "révolution faunique" sont sans doute liées d'une part à l'intensité de la glaciation "elsterienne" ou "anglienne" (stade isotopique 12), mais aussi à l'augmentation de l'amplitude des fluctuations climatiques qui se décèlent sur beaucoup de courbes isotopiques à partir du stade 12. D'ailleurs, les espèces arctiques, en particulier le Renne, *Rangifer tarandus*, qui étaient assez sporadiques dans les biozones précédentes, peuvent être très bien représentées dans les faunes à partir de la biozone V.

Il n'y a aucune raison pour que l'Homme ait échappé à ces pressions sélectives imposées avant tout par le paléoclimat. Les phénomènes biogéographiques d'isolement et de compartimentage de l'Europe évoqués ci-avant se sont probablement intensifiés également.

Néanmoins, la description de l'évolution biologique des Anténéandertaliens de cette époque par rapport à ceux qui les précèdent reste délicate compte tenu de la rareté des vestiges paléoanthropologiques. Certains auteurs ont souligné la grande hétérogénéité de tous ces fossiles (de Lumley-Woodyear, 1973; Thoma, 1985) qui semble exclure une simple évolution locale et implique plutôt des immigrations successives de populations humaines d'origine différente, venues de l'est (Ukraine ou Turquie) ou même peut-être du sud-ouest (Gibraltar; Thoma, 1985). Il faut en tous cas remarquer que cette hypothèse du remplacement de populations humaines à ces époques est en parfaite harmonie avec l'existence de la phase d'extinctions et de migrations reconnue dans l'évolution des grandes faunes de la biozone IV à la V et, dans une moindre mesure, de la biozone V à la VI.

4. L'apogée de la faune "glaciaire" et l'apparition des apomorphies néandertaliennes

Avec les biozones VII et VIII, la faune dite "glaciaire" atteint une sorte de pallier évolutif idéal, un "climax" évolutif. Cette période d'apogée est caractérisée avant tout par le couple du Mammouth (*Mammuthus primigenius*) et du Rhinocéros laineux (*Coelodonta antiquitatis*), représentés par des formes typiques et non plus par des formes transitoires ou primitives. En outre, ces biozones sont définies par les formes terminales de plusieurs lignées caractéristiques du Pléistocène moyen dont l'origine remonte parfois au Pléistocène inférieur. Il en est ainsi de *Palaeoloxodon antiquus*, *Dicerorhinus mercki*, *Dicerorhinus hemitoechus*, *Equus caballus germanicus* et *Equus caballus gallicus* (pour la fin de la dernière glaciation), *Bison priscus*, *Ovibos moschatus*, *Hemitragus cedrensis*, *Alces latifrons postremus*, *Megaloceros giganteus*, *Dama clactoniana*, *Panthera leo spelaea*, *Ursus spelaeus*, *Crocota crocota spelaea* et *Cuon alpinus*.

Cette période d'apogée semble marquée également par une sorte de stabilisation évolutive. Très peu de formes nouvelles apparaissent

(*Hemitragus cedrensis*, *Ovibos moschatus*) et les extinctions semblent rares (*Bubalus murrensis* et *Equus steinheimensis* à l'interbiozones VI/VII), de même que les migrations ou apparitions de formes nouvelles (*Equus piveteaui*, *Lutra lutra*, *Alopex lagopus*). Dans son ensemble, la faune reste pareille à elle-même, apparemment en équilibre avec les conditions climatiques et l'environnement de l'époque. Il est d'ailleurs parfois très difficile de distinguer les faunes des biozones VII et VIII, qui ne diffèrent que par quelques taxons mineurs ou par quelques phénomènes microévolutifs.

C'est avec l'installation de cette sorte de "climax faunique glaciaire" que l'on observe l'apparition des premières apomorphies néandertaliennes sur les fossiles humains et l'apparition concomitante de la standardisation des outils et de la technique levallois dans les industries lithiques propres au Paléolithique moyen. Ces correspondances ne sont pas nécessairement aléatoires et pourraient fort bien être expliquées par le développement du complexe glaciaire saalien s.l. (stades isotopiques 8 à 6) qui débute d'ailleurs par une glaciation, géologiquement fort bien attestée (Saale s.s., stade isotopique 8) (fig. 4). La spécialisation morphologique endémique (puisqu'elle est propre à l'*Homo sapiens neanderthalensis* européen) et l'évolution culturelle pourraient être considérées comme des adaptations à des conditions climatiques froides et à un environnement nécessairement particulier.

5. La grande coupure du Tardiglaciaire

Avec le second pléniglaciaire de la dernière glaciation (stade isotopique 2), qui est suivi rapidement par les interstades tardiglaciaires et puis par le début de l'Holocène, la faune quaternaire subit une seconde phase d'extinction déterminante. Tous les taxons typiques de la faune glaciaire disparaissent : *Mammuthus primigenius*, *Coelodonta antiquitatis*, *Equus caballus germanicus* et *gallicus*, *Bison priscus*, *Alces latifrons*, *Panthera leo spelaea*, *Crocota spelaea* et *Ursus spelaeus*. A ces espèces s'ajoute la disparition anticipée d'autres espèces comme

Palaeoloxodon antiquus, *Dicerorhinus mercki*, *Dicerorhinus hemitoechus*, *Dama clactoniana* et *Cuon alpinus*. L'impact de l'Homme sur la nature et la brièveté géologique de l'Holocène ne nous permet pas aujourd'hui de dire ce qu'aurait pu être et ce que sera la nouvelle faune européenne. Toutefois, on peut déjà noter les migrations avortées ou entravées de *Equus przewalskii*, *Bison bonasus*, *Alces alces*, *Dama dama*, *Martes foina* et *Mustela lutreola*. De toute façon, il est évident que la grande faune ne sera jamais plus comme avant.

Les archéologues préhistoriens ont souligné l'incidence de l'évolution du milieu, et par conséquent du paléoclimat qui en est responsable, sur l'évolution culturelle de l'*Homo sapiens sapiens* ; c'est en particulier le cas pour l'Épipaléolithique et le Mésolithique, à la transition du Pléistocène supérieur et de l'Holocène. Quant à l'évolution paléoanthropologique, il est admis que le remplacement de l'Homme de Neandertal par l'Homme de Cro-Magnon s'est produite par migration à partir du sud-est de l'Europe à la faveur d'un interstade marqué de l'interpléniglaciaire, donc légèrement antérieur à la coupure faunique des biozones VIII et IX.

Microévolutions

Les études de microévolutions, de variations géographiques et chronologiques des espèces de mammifères, peuvent également éclairer la variabilité des populations humaines. Ainsi, les recherches sur les variations géographiques ou sur les clines suivant un axe est-ouest pourraient conduire à des modèles de référence dans le cadre des problèmes de flux géniques et de migrations entre les populations de l'Europe occidentale et de l'Eurasie orientale. La variation géographique graduelle de certains caractères morphologiques est perçue par exemple chez l'Homme de Neandertal. Malheureusement, aucune espèce de mammifère fossile n'a vraiment été étudiée d'une manière détaillée de ce point de vue malgré l'abondance relative des gisements et des restes paléontologiques pour le Pléistocène supérieur.

Il serait sans doute fort intéressant de développer ce type d'approche dans l'avenir.

Quant aux phénomènes de micro-évolutions temporelles, ils commencent à être étudiés pour des périodes récentes et, plus particulièrement, pour le Quaternaire supérieur. Néanmoins, les problèmes apparaissent complexes et la datation précise des différents gisements utilisés et de leurs strates restent difficile à établir. Parmi les phénomènes déjà décrits dans la littérature, il en est un qui me paraît intéressant de signaler dans le cadre de cet article. Il s'agit de l'existence de phénomènes assez rapides de microévolutions ou de remplacements significatifs de populations distinctes entre l'interglaciaire émien (stade isotopique 5) et les populations mammaliennes de l'interpléniglaciaire (stade 3). Ces phénomènes s'observent aussi bien chez les Arctiodactyles que chez les Carnivores. Dans le cas de l'Ours des cavernes par exemple, les paléontologues reconnaissent facilement la forme "classique" de la dernière glaciation par ses dimensions extrêmes et par l'accentuation des caractères spéléoïdes, en particulier la multituberculie des dents jugales. Il est frappant de constater que l'accentuation des caractères apomorphes chez l'*Homo sapiens neanderthalensis* semble se produire d'une manière analogue et aboutit à la morphologie typique des Néandertaliens classiques de la dernière glaciation. Il est possible qu'un même phénomène ou que les mêmes circonstances ont produit des pressions sélectives particulières qui ont favorisé l'accentuation de tendances évolutives intrinsèques et une certaine spécialisation morphologique chez différents types de mammifères.

Conclusion

Il paraît fort utile de replacer l'évolution de l'Homme dans sa dimension naturelle et dans son contexte paléoécologique. En outre, les échanges interdisciplinaires, quels qu'ils soient, peuvent ouvrir des perspectives nouvelles et permettent d'entrevoir la dimension systémique des différents phénomènes. En particulier,

l'évolution biologique et culturelle de l'Homme semble bien présenter d'étroites analogies ou parallélismes avec l'évolution des faunes mammaliennes, les deux phénomènes étant soumis à l'évolution de l'environnement et en définitive du paléoclimat quaternaire.

Bibliographie

- AGUIRRE, E., ARSUAGA, J.L., BERAUDEZ DE CASTRO, J.M., CARBONELL, E., CEBALLOS, M., DIEZ, C., ENAMORADO, J., FERNANDEZ, Y., GIL, E., MARTIN NAJERA, A., MARTINEZ, I., ROSAS, A., SANCHEZ, A. et SANCHEZ, B., 1987, Occupations humaines au Pléistocène moyen dans la Sierra d'Atapuerca (Ibeas, Burgos, Espagne), *l'Anthropologie*, 91, pp. 29-44.
- AZZAROLI, A., 1977, The Villafranchian Stage in Italy and Plio-Pleistocene Boundary, *Giorn. Geologia*, 41 (2), pp. 61-79.
- AZZAROLI, A., 1983, Quaternary Mammals and the "End-Villafranchian" Dispersal Events - a Turning Point in the History of Eurasia, *Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoécol.*, 44, p. 117-139.
- BONIFAY, E., 1983, La préhistoire du Velay (Massif Central français) et le problème des origines de l'Homme (de 2 millions d'années à 200.000 ans avant le présent), dans *La Recherche archéologique en Haute-Loire. Histoire et Préhistoire*, Ann. Centre Rég. Docum. Pédag. Clermont-Ferrant, pp. 9-16.
- BONIFAY, E., 1991, Les premières industries du sud-est de la France et du Massif-Central, in BONIFAY, E. et VANDERMEERSCH, B. (éds), *Les premiers Européens*, Actes du 114^e Congrès national des Sociétés savantes, Editions du Comité des Travaux Historiques et Scientifiques, pp. 63-80.
- BONIFAY, E. et BONIFAY, M.-F., 1981, Le gisement préhistorique de Soleilhac (Blanzac, Haute-Loire), in *Le Bassin du Puy aux temps préhistoriques*, Musée Crozatier, Le Puy en Velay, pp. 18-36.
- BONIFAY, E., DAUGAS, J.P., DELPORTE, H. et TIXIER, L. (éds), 1988, *Les peuplements paléolithiques du Massif Central*, Livret-guide Excurs. Soc. Préh. Franç., Le Puy en Velay, 42 p.
- BONIFAY, E. et VANDERMEERSCH, B. (éds), 1991, *Les premiers Européens*, Actes du 114^e Congrès national des Sociétés savantes, Editions du Comité des Travaux Historiques et Scientifiques, 322 p.
- BONIFAY, M.-F., 1978, Faune de transition du Pléistocène moyen de France, *Bull. Musée Anthropol. Préh. Monaco*, 22, pp. 5-18.
- BONIFAY, M.-F., 1980, Relations entre les données isotopiques océaniques et l'histoire des grandes faunes européennes plio-pléistocènes, *Quaternary Research*, 14, pp. 251-262.
- BOWEN, D.Q., ROSE, J., McCABE, A.M. et SUTHERLAND, D.G., 1986, Correlation of Quaternary Glaciations in England, Ireland, Scotland and Wales, in V. SIBRAVA, D.Q. BOWEN et G.M. RICHMOND (eds), *Quaternary Glaciations in the Northern Hemisphere*, Quat. Sc. Reviews, 5, pp. 299-340.
- CAMPY, M., (éd.), 1983, L'Aven de Vergranne (Doubs), *Ann. Sc. Univ. Besançon, Géol.* 4e sér., 5, 137 p.
- COPPENS, Y., 1983, *Le singe, l'Afrique et l'Homme*, Paris, Fayard.
- CORDY, J.-M., 1982, Biozonation du Quaternaire postvillafranchien continental d'Europe occidentale à partir des grands mammifères, *Ann. Soc. Géol. Belg.*, 105, pp. 303-314.
- CORDY, J.-M., 1984, Evolution des faunes quaternaires en Belgique, in D. CAHEN et P. HAESAERTS (éds), *Peuples chasseurs de la Belgique préhistorique dans leur cadre naturel*, Patrim. Inst. r. S. Nat. Belg., Bruxelles, pp. 67-77.

- CORDY, J.-M., 1988, Apport de la paléozoologie à la paléoécologie et à la chronostratigraphie en Europe du nord-occidental, in *L'Homme de Néanderthal*, vol. 2, *L'environnement*, E.R.A.U.L., 33, pp. 55-64.
- CORDY, J.-M., 1991, Palaeoecology of the Late Glacial and Early Postglacial of Belgium and Neighbouring Areas, in N. BARTON, A.J. ROBERTS et D.A. ROE (eds), *The Late Glacial in North-West Europe*, CBA Research Report, 77, pp. 40-47.
- CORDY, J.-M. et HENROTTIN, P.-J., 1984, Apports de la Paléontologie animale à l'étude des gisements spéléologiques, in DECLEER, S. (éd.), *Spéléologie Lascaux*, Catalog. Expo. Mus. R. Art Hist. Brux., pp. 33-35.
- CREGUT-BONOURE, E., 1981, Données de la faune de grands mammifères pour la biostratigraphie et l'environnement du gisement Pléistocène moyen de la Caune de l'Arago à Tautavel, in H. de LUMLEY et J. LABEYRIE (Dir.), *Datations absolues et analyses isotopiques en préhistoire. Méthodes et limites*, Coll. Int. CNRS, Tautavel, pp. 223-242.
- DELPECH, F., 1988, Les réponses des Ongulés du Pléistocène supérieur aux changements climatiques en Aquitaine (Sud-ouest de la France) : quelques exemples, *Géobios*, 21, 4, pp. 495-503.
- de LUMLEY, H., FOURNIER, A., KRZEPKOWSKA, J. et ECHASSOUX, A., 1988, L'industrie du Pléistocène inférieur de la grotte du Vallonet Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes, *L'Anthropologie*, 92, pp. 501-614.
- de LUMLEY-WODYEAR, M.-A., 1973, Anténéanderthaliens et Néanderthaliens du bassin méditerranéen occidental européen, *Etudes Quaternaires*, Mém. 2, 626 p.
- FLINT, R.F., 1957, *Glacial and Pleistocene Geology*, J. Wiley & Sons Inc., New York, 553 p.
- FOSSE, Ph. et BONIFAY, M.-F., 1991, Les vestiges osseux de Soleilhac : approche taphonomique, in E. BONIFAY et B. VANDERMEERSCH (éds), *Les premiers Européens*, Actes du 114^e Congrès national des Sociétés savantes, Ed. du Comité des Travaux Historiques et Scientifiques, pp. 115-133.
- GUERIN, C., 1980, *Les Rhinocéros (Mammalia, Perrisodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale. Comparaison avec les espèces actuelles*, Docum. Lab. Géol. Lyon, 79 (3 vol.), 1185 p. et 21 pl.
- GUTH, C., 1974, Découverte dans le Villafranchien d'Auvergne de galets aménagés, *C.R. Séances Acad. Sc. Paris*, 279, pp. 1071-1072.
- HEDBERG, H.D. (Dir.), 1979, *Guide stratigraphique international*, Doin Ed., Paris, 233 p.
- HOWELL, F.C., 1960, European and North West African Middle Pleistocene Hominids, *Cur. Anthrop.*, I, pp. 195-232.
- HUBLIN, J.J., 1990, Les peuplements paléolithiques de l'Europe : un point de vue paléobiogéographique, *Mém. Musée Préh. Ile-de-France*, 3, pp. 29-37.
- KAHLKE, H.D., 1975, The Macro-Faunas of Continental Europe during the Middle Pleistocene : Stratigraphic Sequence and Problems of Interrelation, in K. BUTZER and G. ISAAC (eds) *After the Australopithecines*, Mouton Publ., Paris, pp. 309-374.
- KRAATZ, R., 1992, La mandibule de Mauer, *Homo erectus heidelbergensis*, in M. TOUSSAINT (éd.), Actes du symposium *Cinq millions d'années, l'aventure humaine*, Bruxelles 12-14 sept. 1990, E.R.A.U.L., 56, pp. 95-109.
- KURTEN, B., 1968, *Pleistocene Mammals of Europe*, Weidenfeld et Nicolson, London, 317 p.
- KURTEN B., 1983, Faunal Sequence in Petralona Cave, *Anthropos*, 10, pp. 53-59.
- KURTEN, B. et POULIANOS, A.N., 1981, Fossil Carnivora of Petralona Cave: Status of 1980, *Anthropos*, 8, p. 9-50.
- MANIA, D., 1983, *Homo erectus* aus dem mittelpleistozänen Travertin von Bilzingsleben (DDR), *Schriftenr. geol. Wiss.*, Berlin, 19/20, pp. 281-302.

- MORLEY, J.-J. et HAYS, J.D., 1981, Towards High-Resolution Global, Deep-Sea Chronology for the Last 750.000 Years, in *Earth and Planet, Sci. Lett.*, 53, pp. 279-295.
- SHACKLETON, N.J. et OPDYKE, N.D., 1973, Oxygen Isotope and Palaeomagnetic Stratigraphy of Equatorial Pacific Core V 28-238 : Oxygen Isotope Temperatures and Ice Volumes on a 10^5 and 10^6 Year Scale, *Quatern. Research.*, 3, pp. 39-55.
- SHACKLETON, N.J. et OPDYKE, N.D., 1976, Oxygen Isotope and Palaeomagnetic Stratigraphy of Pacific Core V 28-239, Late Pliocene to Latest Pleistocene, *Geol. Soc. Am. Mem.*, pp. 449-464.
- STUART, A.J., 1982, *Pleistocene Vertebrates in the British Isles*, Longman Ed., London, 212 p.
- TAVOSO, A., GREGUT-BONOURE, E., GUERIN, C., PERNAUD-ORLIAC, J. et CAMMAS, R., 1990, La Grotte de La Niche à Montmaurin (Haute-Garonne, France). Nouvelles données biostratigraphiques et approche taphonomique, *C.R. Acad. Sci. Paris*, 310, II, pp. 95-100.
- THOMA, A., 1985, *Éléments de paléanthropologie*, Inst. sup. Archéol. Hist. Art, Louvain, 18, 229 p et 32 planches.
- WOILLARD, G. et MOOK, W.G., 1982, Carbon-14 Dates at Grande Pile : Correlation of Land and Sea Chronologies, *Science*, 215, pp. 159-161.
- ZUBAKOV, V.A. et BORZENKOVA, I.I., 1990, *Global Palaeoclimate of the Late Cenozoic*, in *Development in Palaeont. and Stratigr.*, Elsevier, 12, 456 p.