

**ADAPTATIONS BIOLOGIQUE ET CULTURELLE DES PRENEANDERTALIENS  
ET DES NEANDERTALIENS AUX MODIFICATIONS PALEOECOLOGIQUES ET  
FAUNIQUES EN FRANCE SEPTENTRIONALE.**

Patrick AUGUSTE\*

**RESUME**

Les modalités du peuplement et de l'évolution des Hommes fossiles en Europe sont à l'heure actuelle l'objet d'un important débat où interviennent des arguments d'ordre biologique (évolution physique) et culturel (évolution des industries lithiques). De récentes études et des recherches en cours sur des faunes de grands mammifères provenant de gisements paléolithiques inférieurs et moyen du Nord de la France nous permettent d'apporter des éléments à ce débat. En effet, un cadre biostratigraphique et paléoécologique peut être établi pour une période comprenant le Pléistocène moyen et supérieur, cadre qui permet de suivre plus ou moins précisément les principales étapes du peuplement humain en France septentrionale. Il apparaît ainsi que les modalités des occupations humaines dans cette région sont indépendantes du stade évolutif atteint par les Hommes fossiles, mais que les facteurs paléoécologiques de type climatique et environnemental jouent un rôle prépondérant. L'évolution culturelle semble également être plutôt distincte des modifications des paramètres paléoécologiques mis en évidence par différentes méthodes. Par ailleurs, une révision des reconstitutions des paysages et des climats traditionnellement proposées pour ces périodes montre que le cadre paléoécologique des occupations humaines au Pléistocène était très probablement différent des modèles biogéographiques actuels.

Mots-clés: Pléistocène moyen et supérieur; France septentrionale; Europe du Nord-Ouest; Paléoécologie; Grands mammifères; Biogéographie.

**ABSTRACT**

The modalities of the human settlement and evolution in Europe are actually the object of animated debates where biological (physical evolution) and cultural (lithic technology modifications) are used. Recent studies and current researches with large mammals faunas coming from Lower and Middle Paleolithic sites from Northern France give us some elements for this debate. Indeed, a biostratigraphical and paleoecological framework is established for the Middle and Upper Pleistocene, which allow to follow sometimes very precisely the main

\* (\*) Laboratoire de Préhistoire du Muséum national d'Histoire naturelle, Institut de Paléontologie Humaine, 1 rue René Panhard, 75013 Paris, France.

stages of human settlement of Northern France. So, it seems that the modalities of human occupations in this geographical area are independent with the evolutionary stage of the Hominid, but that paleoecological factors like climate and environment have a preponderant effect. The cultural evolution seems also to be rather distinct from modifications of paleoecological parameters, which are put in evidence by several methods of ecological reconstitution. In other respects, a reexamination of landscape and climate reconstruction traditionally admitted for these periods shows that the paleoecological framework of human settlement during Pleistocene was probably different from actualistic biogeographical patterns.

Key-words: Middle and Upper Pleistocene; Northern France; North-Western Europe; Paleoecology; Large Mammals; Biogeography.

## 1. INTRODUCTION

L'Europe du Pléistocène moyen et de la première moitié du Pléistocène supérieur peut se caractériser par deux faits majeurs: d'une part par la présence d'une entité anthropologique tout à fait spécifique, en l'occurrence les Néandertaliens (et les Prénéandertaliens); d'autre part par l'importance des modifications climatiques qui vont entraîner la transformation des paysages de façon singulière, plus particulièrement dans les contrées septentrionales. De nombreux chercheurs se sont posés la question d'un éventuel lien de causalité entre ces deux traits marquants, mais peu d'entre eux ont examiné en détail quel était réellement le cadre paléoécologique de l'évolution humaine en Europe durant le Pléistocène. Le but de ce présent article est ainsi d'apporter des éléments au débat concernant la nature de ce cadre paléoenvironnemental et paléoclimatique, et de tenter de discerner d'éventuelles relations de causalité entre les modifications climatiques et les modalités du peuplement humain en Europe au cours du Pléistocène. Dans cette optique de recherche, le champ d'application que nous utiliserons sera chronologiquement celui du Pléistocène moyen et supérieur, et géographiquement celui de la France septentrionale en particulier, et de l'Europe du Nord-Ouest en général. Le matériel pris en compte est celui constitué par les faunes de grands mammifères provenant des gisements préhistoriques ou paléontologiques; quand la faune n'est pas présente, le cadre climatostratigraphique établi par d'autres chercheurs est seul pris en considération.

## 2. HYPOTHESES DE TRAVAIL

Le problème posé est donc le suivant: la spécificité anthropologique qui existe en Europe par rapport à l'Afrique et à l'Asie est cette présence d'un groupe humain aux caractères morphologiques propres, les Néandertaliens (*Homo neandertalensis* ou *H. sapiens neandertalensis* suivant les auteurs). L'origine et l'évolution de cette forme fait à l'heure actuelle l'objet d'un âpre débat où interviennent en particulier le problème du premier peuplement humain en

Europe, et l'origine de l'Homme "anatomiquement moderne", *H. sapiens* (ou *H. sapiens sapiens*). Les travaux les plus récents semblent montrer qu'il est possible de distinguer en Europe deux espèces différentes présentes durant le Pléistocène (Stringer, 1993) : *H. neandertalensis* pour le Pléistocène moyen et la première partie du Pléistocène supérieur, correspondant au Paléolithique inférieur et moyen; *H. sapiens* pour la seconde partie du Pléistocène supérieur et le Paléolithique supérieur. Notre propos n'étant pas de rentrer dans ce débat anthropologique, nous retiendrons seulement qu'une seule entité taxinomique est présente durant la période qui nous intéresse, et que celle-ci va évoluer depuis des formes "archaïques" (Prénéandertaliens) vers des formes "terminales" (Néandertaliens) caractéristiques de ce taxon. Deux questions se posent alors (fig. 1): l'origine et l'évolution de ces Hominidés dépendent-elles directement des modifications d'ordre climatique qui surviennent au cours du Pléistocène? Dans quelle mesure les transformations des biocénoses végétales et animales, consécutives à ces variations du climat, influent-elles sur leur évolution biologique et culturelle? Nous allons tenter de répondre à ces interrogations dans les lignes qui suivent.

### 3. CORRELATIONS ENTRE L'EVOLUTION CLIMATIQUE ET L'EVOLUTION DES NEANDERTALIENS.

La spécialisation et l'endémicité humaine en Europe est manifeste dès le milieu du Pléistocène moyen, et celle-ci va perdurer jusqu'au milieu du Pléistocène supérieur où vont apparaître les premiers Hommes modernes (Hublin, 1988, 1990). Une des explications proposées pour interpréter cet état de fait est une adaptation anatomique des Néandertaliens aux conditions périglaciaires plus sensibles que dans les autres parties du globe. Un argument militant pour cette interprétation est celui de la proportion des membres des Néandertaliens qui s'apparente à celle que l'on observe chez les Eskimos et les Lapons (Trinkaus, 1981). Par contre, des traits anatomiques spécifiques aux Néandertaliens, classiquement attribués à une adaptation biologique à des climats froids, s'avèrent être indépendants d'une contrainte climatique (Tillier, 1977; Hublin, 1990). Un effet direct du climat glaciaire sur l'évolution humaine en Europe est donc difficilement soutenable, compte-tenu par ailleurs des nombreuses périodes tempérées qui ont malgré tout jalonné le Pléistocène et où ces Hommes sont présents. Un effet indirect des climats glaciaires est en contrepartie une hypothèse plus étayée (Hublin, 1990): l'Europe occidentale, et dans une moindre mesure l'Europe centrale, forme une péninsule à l'extrémité de l'Eurasie, et constitue ce que l'on nomme le "cul-de-sac" ouest-européen; celle-ci se trouve isolée au sud par une série de chaînes montagneuses qui durent réduire fortement les voies de migration durant les maxima glaciaires, individualisant ainsi les populations européennes du reste du monde. Cet isolement géographique se traduit alors par un isolement génétique, entraînant l'évolution et la spéciation à partir d'une population archaïque. Cette explication globale sur l'origine et l'évolution des Néandertaliens apparaît cohérente dans l'état actuel de nos connaissances.

#### 4. RELATIONS ENTRE LES VARIATIONS CLIMATIQUES, LES MODIFICATIONS BIOCÉNOTIQUES, ET L'ÉVOLUTION DES NÉANDERTALIENS.

##### 4.1 Cadre chronoclimatique des occupations humaines en France septentrionale durant le Pléistocène moyen et supérieur.

L'interprétation précédente peut-elle suffire à elle seule pour expliquer l'évolution de la lignée néandertalienne, ou bien d'autres paramètres externes physiques et biologiques entrent-ils également en ligne de compte? En d'autres termes, quels peuvent être les effets des modifications des peuplements végétaux et animaux en liaison avec les variations climatiques sur les spécificités anatomiques et culturelles des Néandertaliens? Une tentative de réponse est apportée par l'étude des gisements paléolithiques inférieurs et moyens situés en France septentrionale. En effet, les effets des variations du climat au cours du Pléistocène ont été particulièrement sensibles dans cette aire géographique comprenant entre autre la Bretagne, la Normandie, la Picardie, le Nord/Pas-de-Calais, et l'Alsace; de fait, cette spécificité du Nord de la France par rapport aux régions plus méridionales contribue à rendre plus claire l'analyse des relations de causalité existant entre les facteurs climatiques, biocénétiques, et humains. Les travaux de différents chercheurs concernant les gisements paléolithiques de la France septentrionale ont permis d'établir un cadre climatostratigraphique cohérent à l'échelle régionale, en Bretagne (Monnier, 1980), en Normandie (Lautridou *et al.*, 1983), en Picardie et Nord/Pas-de-Calais (Sommé, 1977; Tuffreau, 1987; Antoine, 1990; Laurent, 1993), en Alsace (Lautridou *et al.*, 1985); des corrélations interrégionales ont été par ailleurs effectuées (Lautridou *et al.*, 1986). Une étude en cours (Auguste, 1995b) nous a permis de positionner dans ce cadre climatostratigraphique les gisements paléolithiques de France septentrionale ayant livré de la faune (fig. 2). La lecture de ce cadre nous permet de voir qu'il existe une position climatostratigraphique dominante pour tous les gisements, c'est à dire les périodes interglaciaires, interstadias ou début glaciaires; les occupations humaines durant les phases glaciaires semblent très réduites mais sont néanmoins indéniables. Cette constatation rejoint celle que nous avons effectué par ailleurs dans une approche paléoécologique de certains de ces gisements (Auguste, 1993). Signalons ici que seuls deux gisements ont livré des vestiges humains, Biache-Saint-Vaast dans le Pas-de-Calais (niveau IIa, interglaciaire; Tuffreau et Sommé, 1988), et la Cotte de St-Brelade à Jersey (ensemble V, contexte pléniglaciaire; Callow et Cornford, 1986).

L'interprétation qu'il est possible de proposer pour cette répartition climatostratigraphique non aléatoire des occupations humaines en France septentrionale fait actuellement l'objet d'une controverse. Deux explications fondamentales sont en effet avancées pour tenter de justifier ces faits. La première théorie est celle soutenue en particulier par Gamble (1986, 1987) et Tuffreau (1984, 1987, 1990, 1993). Celle-ci peut se résumer de la façon suivante: il n'y a pas d'occupation humaine en Europe du Nord-Ouest durant les maxima glaciaires et les pléniglaciaires, ni durant les optima interglaciaires, ceci à cause des conditions trop drastiques des périodes glaciaires et de la trop grande densité de la couverture végétale durant les périodes interglaciaires. Par conséquent, durant ces périodes,

les Hommes sont amenés à migrer vers des régions plus méridionales, l'évolution biologique et culturelle s'effectuant alors dans ces zones "refuges"; le retour dans les régions septentrionales survient lors des améliorations climatiques. La deuxième théorie émise pour expliquer la répartition climatostratigraphique des occupations humaines en France septentrionale est celle récemment proposée par Roebroeks, Conard, et Kolfschoten (1992). Ces auteurs pensent en effet que les Hominidés présents durant le Pléistocène moyen et supérieur possédaient une grande capacité d'adaptation à des conditions écologiques peu favorables, tout comme *H. sapiens*, et qu'ils ont occupé l'Europe du Nord-Ouest durant toute cette période sans discontinuité. L'absence de documents durant certaines phases climatiques s'explique d'après ces auteurs par des phénomènes taphonomiques (pédogénèse, érosion). Des études récentes et nos propres travaux sur des gisements pléistocènes de France septentrionale nous permettent d'apporter des éléments nouveaux à ce débat, arguments importants que nous allons examiner plus en détail.

#### 4.2 Apports des gisements de France septentrionale.

Des découvertes très récentes de gisements paléolithiques moyens situés dans le Nord de la France permettent, grâce en particulier à leur faune de grands mammifères, d'étendre le champ des connaissances concernant les occupations humaines durant des périodes climatiques peu favorables. Il s'agit des gisements d'Hénin-sur-Cojeul (Pas-de-Calais; Marcy *et al.*, 1993), de Mutzig (Bas-Rhin; Sainty *et al.*, 1993), et de Beauvais (Oise; Loch *et al.*, 1995). Dans ces trois gisements en effet, des occupations en contexte pléniglaciaire sont observées et confirmées par les différents spécialistes: dans le niveau loessique J à Hénin; dans les niveaux 3 et 4 de Mutzig I et à Mutzig II; dans les deux niveaux de sables soufflés à Beauvais. Il apparaît donc ainsi de façon indubitable que les Néandertaliens étaient présents en France septentrionale durant les phases pléniglaciaires, ce qui tendrait à infirmer la théorie soutenue par Gamble et Tuffreau.

Une autre source d'arguments provient de l'examen des paramètres écologiques qui existaient durant les phases interglaciaires et interstadières en France septentrionale au cours du Pléistocène. En effet, la convergence d'approches pluridisciplinaires sur la reconstitution des paléomilieus et des paléoclimats pléistocènes du Nord de la France (et plus généralement d'Europe du Nord-Ouest) permet de mettre en évidence des conditions écologiques différentes des modèles biogéographiques actuels. Ainsi, les analyses palynologiques effectuées par Munaut dans de nombreux gisements montrent de façon récurrente, dans des niveaux interglaciaires et interstadières, des mélanges de taxons arborés et non arborés qui ne sont comparables avec aucune zonation végétale actuelle en Europe occidentale; les équivalences sont par contre très marquées avec les milieux de type sylvo-steppe d'Europe orientale, mosaïques caractéristiques des zones tempérées continentales (Munaut, 1988a et b, 1989); la végétation n'est pas constituée d'une forêt décidue tempérée comme c'est le cas en Europe occidentale à climat océanique, mais d'une mosaïque de forêts, de fourrés et de steppes (Walter, 1968). Parallèlement à ces observations, les travaux d'Antoine (1990) sur le cadre géologique et géomorphologique des gisements du Bassin de la Somme montre que les dépôts sédimentaires attribuables à des phases interglaciaires pourraient s'être formés sous des conditions plus continentales que

celles actuellement en vigueur dans la même région. Cette interprétation est tout à fait compatible avec les analyses palynologiques effectuées dans ces niveaux. L'analyse des mollusques terrestres des gisements d'Europe du Nord-Ouest amène également Rousseau (1987) à caractériser une association malacologique très particulière composée de taxons forestiers et semi-forestiers, ceci dans des niveaux interglaciaires formés apparemment sous un climat tempéré océanique. Ce biome forestier incluant des taxons à biotopes différents correspond bien à la mosaïque végétale décrite ci-dessus, et s'apparente à ce qui est observable dans les régions plus continentales en période tempérée.

Nos propres recherches sur la faune de grands mammifères du gisement de Biache-Saint-Vaast nous permettent aussi de remettre en cause les interprétations classiques sur les associations mammaliennes des phases tempérées du Pléistocène (Auguste, 1995b). En effet, le cortège des grands mammifères contemporain de l'optimum climatique observé dans le niveau IIa montre une association complexe de taxons à affinités forestières, steppiques, et de paysages de type prairie-parc boisé (Auguste, 1995a). Cette situation n'est pas un cas isolé parmi les spectres fauniques des niveaux tempérés des gisements d'Europe du Nord-Ouest, et ceci nous amène à confirmer l'interprétation biogéographique proposée par Munaut sur les conditions écologiques des périodes interglaciaires et interstadias du Pléistocène, à savoir un milieu en mosaïque de type sylvo-steppe sous un climat tempéré continental.

Les conséquences d'une telle interprétation ne sont pas sans intérêt quant au problème posé par une éventuelle absence d'Hominidés durant les optima climatiques. Si les périodes interglaciaires et interstadias pléistocènes sont bien caractérisées par ce milieu en mosaïque et ce climat plus continental que l'actuel, la couverture végétale devait donc être plus clairsemée que ce qui est observable à partir du début de l'Holocène, et devait permettre une occupation humaine continue.

En résumé, les données provenant de l'étude des gisements de France septentrionale éclairent d'un jour nouveau la question du peuplement humain pléistocène: d'une part, une présence anthropique durant les périodes pléniglaciaires apparaît indubitable; d'autre part, les milieux en mosaïque interglaciaires et interstadias, comparables aux sylvo-steppes d'Europe orientale sous climat continental, permettent une occupation humaine durant les phases tempérées même au cours des optima climatiques, ceci grâce à l'absence d'une couverture végétale dense et continue.

#### 4.3 Apports des gisements d'Europe du Nord-Ouest.

Un certain nombre de gisements pléistocènes d'Europe du Nord-Ouest récemment étudiés livre également des éléments permettant de préciser le cadre écologique des occupations humaines. Ainsi, certains niveaux de la Cotte de St-Brelade montrent une présence humaine en contexte pléniglaciaire (Callow et Cornford, 1986). Les gisements du bassin de Neuwied en Allemagne fournissent une série intéressante de niveaux d'occupations lors de périodes froides, comme à Kärlich, Ariendorf, Schweinskopf, Tönchesberg, Plaidter-Hummerich (Turner, 1989; Kolfschoten, 1990; Conard, 1992; Gaudzinski, 1992; Roebroeks *et al.*, 1992).

Dans le même ordre d'idée, le gisement de Mesvin IV en Belgique (Neer, 1986), le niveau du "sol 74" d'Achenheim en Alsace (Lautridou *et al.*, 1985), le gisement de Salzgitter-Lebenstedt en Allemagne (Staesche, 1983), et plus à l'est le gisement de Zwolen en Pologne (Schild et Sulgostowska, 1988), montrent une présence humaine importante durant des phases froides à très froides du Pléistocène moyen et supérieur. Ces données corroborent donc les observations et les interprétations concernant les gisements de France septentrionale, et soulignent l'aspect généralisé de la présence humaine durant les périodes glaciaires dans des zones septentrionales à caractère périglaciaire.

#### 4.4 Du désert glacé à la "Mammoth Steppe": apport des travaux de Guthrie.

L'image traditionnelle que nous avons des milieux situés en contexte arctique ou périglaciaire est celle d'un vaste désert glacé laissant peu ou aucune place à une vie végétale et animale macroscopique. De fait, lorsque des conditions de type glaciaire ou périglaciaire sont mises en évidence dans un niveau archéologique ou stratigraphique, cette vision est latente à toute interprétation concernant une présence éventuelle ou confirmée d'Hominidés dans ces contextes peu favorables. Cette conception *a priori* cohérente avec ce qu'il est possible d'observer actuellement doit toutefois être reconsidérée à la lumière des travaux de Guthrie sur le cadre environnemental et climatique du Pléistocène. Ce chercheur a en effet émis l'hypothèse que les milieux pléistocènes différaient totalement des modèles biogéographiques actuels, tant d'un point de vue végétal qu'animal. Ses recherches l'amènent ainsi à caractériser un ensemble écologique basé sur une unité végétale, la steppe, et sur une association faunique spécifique dominée en particulier par le Mammouth; cet ensemble écologique est dénommé "Mammoth Steppe" ou "Steppe à Mammouth" (Guthrie, 1968, 1982, 1984, 1990). Cette "Steppe à Mammouth" serait apparue au début du Pléistocène inférieur à la suite de la collision des plaques indiennes et africaines avec la plaque eurasiatique, collision qui entraîna la surrection de chaînes de montagnes de l'Atlantique au Pacifique, et le blocage du flux d'air humide venant de l'hémisphère sud; au nord de ces chaînes de montagnes, le climat devenant ainsi plus sec, provoque l'extension des zones steppiques d'Eurasie continentale dans toute la partie nord du continent eurasiatique, d'Espagne jusqu'en Sibérie (Guthrie, 1990). La "Steppe à Mammouth" se caractérise par un milieu en mosaïque dominé par les formations herbacées, mais où existent également des formations arborées. Les variations saisonnières y sont importantes de par l'aspect continental du climat. Les hôtes de cette steppe comprennent de nombreuses espèces mammaliennes comme le Mammouth, le Rhinocéros laineux, l'Antilope saïga, le Cheval, le Bison et le Renne; ce cortège faunique a été décrit par ailleurs sous le dénominateur de "Mammoth fauna" ou "Faune à Mammouth" (Vereshchagin et Baryshnikov, 1984, 1991).

Les conséquences de l'existence même d'un tel complexe écologique sont fondamentales pour notre propos: en effet d'après Guthrie, la Steppe à Mammouth est constamment présente durant le Pléistocène et va disparaître à la fin de cette période; celle-ci va fluctuer toutefois en fonction des variations saisonnières et des modifications climatiques à plus large échelle, mais en gardant toujours une certaine intégrité de caractères. Ainsi pendant les périodes glaciaires, elle est présente sous sa forme type avec son cortège faunique caractéristique;

durant les périodes interglaciaires ou interstadias, les zones arborées vont s'étendre mais sans jamais devenir denses, et garder des espaces découverts de type prairie ou steppe suivant les conditions. Dans tous les cas le climat reste à dominante continentale. Ceci implique donc que les conditions considérées classiquement comme peu favorables à une présence humaine sont extrêmement réduites géographiquement et chronologiquement, et qu'au contraire les milieux sont beaucoup plus propices à une abondance faunique et humaine. La confrontation des interprétations de Guthrie avec les données précédemment analysées, montre une convergence et une complémentarité singulière. Nous avons en effet mis en évidence qu'en Europe du Nord-Ouest les milieux pléistocènes semblaient avoir permis des occupations humaines durant les périodes pléniglaciaires et interglaciaires; par ailleurs, la richesse faunique et l'hétérogénéité très souvent rencontrée quant aux exigences écologiques induites, peut s'expliquer par la diversité des biotopes ou plus exactement par la présence d'un biome diversifié. Un tel biome comparable à un écosystème réduit est parfaitement assimilable avec la Steppe à Mammouth. Il nous est enfin apparu que le cadre écologique de l'Europe pléistocène différait sensiblement de ce qu'il est actuellement, avec une continentalisation plus marquée et une zonation biogéographique plus complexe; ceci est parfaitement illustré par l'image que donne Guthrie (1984) de la "Steppe à Mammouth", un milieu en mosaïque d'espaces découverts et forestiers permettant la présence d'une faune riche et diversement adaptée (représenté sous la forme de "*plaids*"), image en opposition avec le modèle actuel de la zonation stricte des biomes très spécialisés avec une faune moins abondante et moins diversifiée (représenté sous la forme de "*stripes*" ou bandes).

#### 4.5 Apports de l'approche systémique du cadre écologique pléistocène.

Telles que nous les avons présentées, les données et les interprétations précédentes peuvent apparaître partielles et n'être après tout que des hypothèses, intéressantes certes, mais difficilement transposables dans d'autres situations. Ceci nous a amené à intégrer ces travaux au sein d'une analyse systémique globale permettant une approche plus "universelle". L'écologie des systèmes ou écologie systémique décrit en effet un écosystème comme étant l'ensemble des relations qui existent entre les être vivants (la biocénose) et le milieu abiotique (le biotope), en prenant en considération les flux d'énergie et de matière au sein de ce système ou en interaction avec d'autres systèmes (Hardesty, 1980). Cette notion fondamentale de transfert énergétique a été développée à partir des années 1950 par l'écologiste Odum, et celle-ci permet de quantifier les échanges de matière et donc d'énergie (Odum, 1971). Cette quantification objective élimine ainsi les interprétations courantes plus subjectives, et rend compte de la réalité écologique d'un point de vue macroscopique.

L'utilisation d'une telle approche systémique appliquée au cadre écologique du Pléistocène, nous a ainsi permis de clarifier et de percevoir de manière plus cohérente le fonctionnement de cet écosystème particulier. La Terre comprend actuellement plusieurs grands écosystèmes que l'on nomme biomes, qui sont des unités biogéographiques caractérisées par les formes biologiques et les espèces dominantes qui la constituent (espèces végétales et animales). Ces biomes sont représentés par plusieurs formations végétales qui sont entre autres les forêts

(denses, claires), les fourrés, les savanes, les steppes, et les prairies; chaque formation est elle même caractérisée par un type de végétation dominant associé à d'autres formes (Lemée, 1967). La communauté animale présente dans chacune de ces formations est très spécifique et adaptée aux conditions écologiques qui y règnent. Par conséquent, les flux de matière au sein de chaque biome vont être différents. Plusieurs unités de quantification sont utilisables, mais nous n'en retiendrons que deux: la biomasse, qui est la masse de matériel vivant par unité de surface; la productivité, qui est la quantité de matière vivante produite dans un temps donné, et indépendante de la biomasse. La comparaison des biomasses et des productivités primaires de chaque formation végétale nous fournis dans un premier temps une source d'information importante (tabl. 1). Il apparaît ainsi que la biomasse végétale est plus importante en forêt, alors que la biomasse animale est maximale dans l'espace semi-découvert que constitue la savane arborée; par contre, la productivité primaire est équivalente en forêt tempérée et dans les espaces découverts de type prairie. Il faut néanmoins nuancer ces valeurs brutes par la notion de disponibilité alimentaire. En effet, chaque type de formation produit une biomasse plus ou moins accessible pour un transfert d'énergie: les tiges, graines, feuilles et en partie les racines sont très facilement exploitables, avec un temps de délivrance énergétique rapide (saisonnier ou annuel); par contre, les bois et troncs ne sont pas adaptés à un transfert rapide de leur matière. Ce fait est renforcé lorsque l'on prend le cas des mammifères herbivores qui sont spécialisés dans la consommation d'herbes ou de feuilles: ceux-ci nécessitent une source alimentaire riche, abondante, et rapidement renouvelable, variable suivant les saisons. De ce point de vue, la forêt apparaît donc comme un biotope moins efficace que la steppe par exemple, qui pour une biomasse moindre fournit une énergie disponible proportionnellement bien supérieure. A titre d'exemple, il faut 70 kg d'herbes fraîches ou 13 kg d'herbes séchées (cas de la steppe à la fin de l'été) pour produire 1,5 kg de viande, alors qu'il faudrait plusieurs centaines de kg de biomasses d'origine arborée pour une même production (Duvigneaud, 1980).

Les conséquences biologiques d'une telle situation sont d'un grand intérêt pour notre propos. En effet, les forêts tempérées ou boréales présentent un peuplement mammalien peu dense et constitué essentiellement d'individus isolés ou de très petits groupes; il y a peu ou pas de gros animaux. Par contre, la steppe, présente sous un climat continental, se caractérise par l'abondance de la vie animale, liée à la densité du tapis végétal qui peut nourrir une faune très riche et diversifiée d'herbivores, de rongeurs et d'insectes; chaque espèce est de plus spécialisée dans un type d'alimentation variable suivant les saisons et la nature de la végétation (herbes basses et hautes, arbustes, feuillages). La présence de cours d'eau ou de plans d'eau entraîne localement le développement de zones plus boisées (forêts galeries). Un facteur essentiel réside en la saisonnalité très marquée, caractéristique des climats continentaux, phénomène qui modifie annuellement le couvert végétal et par voie de conséquence le peuplement mammalien. Le biome "Steppe à Mammouth", tel qu'il a été défini par Guthrie (*op. cit.*), et tel qu'il nous apparaît au travers des reconstitutions paléoécologiques, présente donc de fortes affinités avec les formations steppiques, avec une différence notable résidant peut être en un été plus humide entraînant une croissance végétale accrue. Ce milieu très particulier, dominé par les herbacées, avec intercalations de buissons et d'arbustes et d'espaces boisés autour des zones humides, va donc se modifier en fonction des saisons et des variations climatiques à grande échelle; il

va constamment garder son intégrité, mais montrer une prédominance d'une végétation particulière suivant les cas, les herbacées durant les phases glaciaires, les forêts durant les phases interglaciaires, sans qu'aucune de ces formations végétales ne disparaisse. Par ailleurs, les modifications saisonnières vont entraîner une migration des populations animales vers des zones plus clémentes ou plus adaptées à leurs besoins. C'est cette diversité végétale et animale qui est traduite par ce que nous avons nommé les milieux en mosaïque lors des périodes tempérées.

#### 4.6 Conclusions sur le cadre paléoécologique des occupations humaines en Europe du Nord-Ouest.

L'analyse des gisements pléistocènes de France septentrionale, et plus généralement d'Europe du Nord-Ouest, montre que les Prénéandertaliens et les Néandertaliens semblent avoir été présents durant les phases froides et tempérées de cette période, ceci contrairement à l'idée classiquement admise. Nos interprétations, ainsi que celles d'autres chercheurs comme Roebroeks, Conard et Kolfschoten (*op. cit.*), tendent à prouver que les milieux véritablement défavorables à une occupation humaine sont probablement assez restreints dans le temps et dans l'espace, peut être les maxima glaciaires. Cette hypothèse est en particulier confirmée par l'existence probable de ce biome sans équivalent actuel qu'est la "Steppe à Mammouth" décrite par Guthrie (*op. cit.*), et qui permet d'expliquer la persistance de conditions écologiques favorables même lors de périodes extrêmes (pléniglaciaires et optima interglaciaires). L'analyse systémique de ce biome confirme la haute efficacité énergétique d'une telle unité écologique, et sa richesse mammalienne. Ce constat nous permet d'avancer l'idée d'une persistance du peuplement humain pendant de très longues périodes en France septentrionale et en Europe du Nord-Ouest, à l'exception des maxima glaciaires. L'absence ou la rareté des documents durant certaines périodes peut aisément s'expliquer par des phénomènes taphonomiques.

### 5. CONCLUSIONS SUR L'ADAPTATION BIOLOGIQUE ET CULTURELLE DES HOMINIDES PLEISTOCENES EN FRANCE SEPTENTRIONALE ET EN EUROPE DU NORD-OUEST.

L'analyse qui précède, et qui doit bien entendu être considérée comme une approche préliminaire, nous permet donc d'avancer quelques hypothèses concernant l'adaptabilité biologique et culturelle des Prénéandertaliens et des Néandertaliens.

Il apparaît ainsi que ces Hominidés présentent une large capacité d'adaptation biologique à des conditions écologiques très variables, peut être équivalente à celle des Hommes du Paléolithique supérieur. Leur intégration à ce milieu très particulier que constitue la "Steppe à Mammouth" semble assez bien réussie, ceux-ci exploitant l'abondante biomasse animale disponible. Les variations saisonnières ont du jouer un rôle aussi important que les modifications climatiques à plus grande échelle, ce qui peut se traduire par des déplacements des populations ou des groupes humains en fonction des impératifs

alimentaires. Par conséquent, une évolution biologique comparable à celle que l'on peut suivre dans le reste de l'Europe est fort probable dans ces régions septentrionales, soulignant l'indépendance de cette évolution par rapport aux facteurs climatiques ou environnementaux.

L'aspect culturel n'a pas fait l'objet ici d'une analyse, mais les travaux de différents préhistoriens montrent que les types d'industries lithiques rencontrés en Europe du Nord-Ouest sont tout à fait comparables à ce qu'il est possible d'observer dans les autres régions d'Europe occidentale et centrale. Une indépendance de l'évolution culturelle vis à vis du cadre écologique et de ses modifications semble donc une hypothèse cohérente actuellement, mais ceci doit faire l'objet d'une analyse plus fine. Il apparaît malgré cela que l'adaptabilité culturelle des Hominidés du Paléolithique inférieur et moyen soit assez développée pour permettre l'utilisation de techniques particulières dans des milieux très diversifiés, et pour des fonctions différentes.

#### BIBLIOGRAPHIE

- ANTOINE P., 1990,  
Chronostratigraphie et environnement du Paléolithique du Bassin de la Somme. *Publ. C.E.R.P.*, 2, p. 1-231.
- AUGUSTE P., 1993,  
Acquisition et exploitation du gibier au Paléolithique moyen dans le nord de la France. Perspectives paléoécologiques et palethnographiques. In *Exploitation des animaux sauvages à travers le temps*, XIII Renc. intern. Archéol. Hist. Antibes, IV Coll. intern. H.A.S.R.I., APDCA, p. 49-62.
- AUGUSTE P., 1995A,  
De la taphocénose à la paléobiocénose: reconstitution des paléoenvironnements pléistocènes de la France septentrionale à l'aide des mammifères. *Geobios*, Mém. spé. (sous-presse).
- AUGUSTE P., 1995B,  
*Cadre biostratigraphique, paléoécologique et aspects palethnographiques du peuplement humain en France septentrionale durant le Pléistocène. Apports de l'étude archéozoologique du gisement de Biache-Saint-Vaast (Pas-de-Calais)*. Thèse Doct. Mus. natn. Hist. nat. Paris (en préparation).
- CALLOW P. & CORNFORD J.M., (EDS.) 1986,  
*La Cotte de St-Brelade 1961-1978- Excavations by C.B.M. Mc Burney*. Geo Books Norwich, p. 1-433.
- CONARD N.J., 1992,  
*Tönchesberg and its position in the Paleolithic prehistory of Northern Europe*. Monogr. Romish-Germanisches Zentralmuseum, Bd. 20, p. 1-176.

- DUVIGNEAUD P., 1980,  
*La synthèse écologique*. Doin.
- GAMBLE C., 1986,  
*The Paleolithic Settlement of Europe*. Cambridge Univ. Press, p. 1-471.
- GAMBLE C., 1987,  
Man the shoveler: Alternative models for Middle Pleistocene colonization and occupation in northern latitudes. In O. Soffer (Ed.) *The Pleistocene Old World: Regional Perspectives*, Plenum Press, p. 81-98.
- GAUDZINSKI S., (ORG.) 1992,  
*Chronostratigraphie et archéologie du Pléistocène dans le Bassin de Neuwied*. Livret-Guide de l'Excursion de l'A.F.E.Q. (Neuwied, mai 1992), p. 1-81.
- GUERIN C., 1982,  
Première biozonation du Pléistocène européen, principal résultat biostratigraphique de l'étude des *Rhinocerotidae* (*Mammalia*, *Perissodactyla*) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur d'Europe occidentale. *Geobios*, 15 (4), p. 593-598.
- GUTHRIE R.D., 1968,  
Paleoecology of the Large Mammal Community in Interior Alaska During the late Pleistocene. *Amer. Midl. Natur.*, 79, p. 346-363.
- GUTHRIE R.D., 1982,  
Mammals of the Mammoth Steppe as paleoecological indicators. In D.M. Hopkins et al. (Eds.) *Paleoecology of Beringia*, Academic Press, p. 307-326.
- GUTHRIE R.D., 1984,  
Mosaics, allelochemics and nutrients: an ecological theory of late Pleistocene extinctions. In P.S. Martin & R.G. Klein (Eds.) *Quaternary Extinctions*, Univ. Arizona Press, p. 259-298.
- GUTHRIE R.D., 1990,  
Late Pleistocene Faunal revolution. A New Perspective on the Extinction Debate. In L.D. Agenbroad et al. (Eds.) *Megafauna & man: Discovery of America's Heartland*, Mammoth Site of Hot Spring, South Dakota, Inc., Sci. Pap., vol. 1, p. 42-60.
- HARDESTY D.L., 1980,  
The use of general ecological principles in Archaeology. In M.B. Schiffer (Ed.) *Advances in Archaeological Method and Theory*, Vol. 3, Academic Press, p. 157-187.

- HUBLIN J.J., 1988,  
 Les plus anciens représentants de la lignée prénéandertalienne. In E. Trinkaus (Ed.) *L'Homme de Néandertal*, 3: l'anatomie, E.R.A.U.L., 30, p. 75-80.
- HUBLIN J.J., 1990,  
 Les peuplements paléolithiques de l'Europe: un point de vue paléobiogéographique. In *Paléolithique moyen récent et Paléolithique supérieur ancien en Europe*, Coll. intern. Nemours (mai 1988), *Mém. Mus. Préhist. Ile-de-France*, 3, p. 29-37.
- IMBRIE J. et al., 1984,  
 The orbital theory of Pleistocene climate: support from a revised chronology of the marine delta O18 record. In A.L. Berger et al. (Eds.) *Milankovitch and Climate, Part I*, Reidel Publish. Cie, p. 269-305.
- KOLFSCHOTEN T. VAN, 1990,  
 The evolution of the Mammal fauna in the Netherlands and the Middle Rhine area (Western Germany) during the late middle Pleistocene. *Meded. Rijks Geol. Dienst*, 43 (3), p. 1-69.
- LAURENT M., 1993,  
*Datation par résonance de spin électronique (ESR) de quartz de formations quaternaires: comparaison avec le paléomagnétisme*. Thèse Doct. Mus. natn. Hist. nat. Paris, p. 1-103.
- LAUTRIDOU J.P. et al., 1983,  
*Le Quaternaire de Normandie*. Centre de Géomorpho. CNRS, Caen, p. 1-160.
- LAUTRIDOU J.P., SOMME J., HEIM J., PUISSEGUR J.J., ROUSSEAU D.D., 1985,  
 La stratigraphie des loess et formations fluviales d'Achenheim (Alsace): Nouvelles données bioclimatiques et corrélations avec les séquences pléistocènes de la France du Nord-Ouest. *Bull. Ass. fr. Ét. Quat.*, ser. 2, 22, p. 125-132.
- LAUTRIDOU J.P., MONNIER J.L., MORZADÉC M.T., SOMMÉ J., TUFFREAU A., 1986,  
 The Pleistocene of Northern France. *Quat. Sci. Rev.*, 5, p. 387-393.
- LEMEE G., 1967,  
*Précis de Biogéographie*- Masson, p. 1-358.
- LOCHT J.L. et al., 1995,  
 Le gisement paléolithique moyen de Beauvais (Oise). *Bull. Soc. préhist. fr.*, 92 (sous-pressé).

- MARCY J.L., AUGUSTE P., FONTUGNE M., MUNAUT A.V., VAN VLIET-LANOË B., 1993,  
Le gisement moustérien d'Hénin-sur-Cojeul (Pas-de-Calais). *Bull. Soc. préhist. fr.*, 90 (4), p. 251-256.
- MONNIER J.L., 1980,  
*Le Paléolithique de la Bretagne dans son cadre géologique*. Trav. Labo. Anthropo. préhist. Rennes, p. 1-607.
- MUNAUT A.V., 1988A,  
Etude palynologique. In A. Tuffreau & J. Sommé (Dir.) *Le gisement paléolithique moyen de Biache-Saint-Vaast (Pas-de-Calais)*. Volume I, *Mém. Soc. préhist. fr.*, 21, p. 77-88.
- MUNAUT A.V., 1988B,  
L'environnement végétal de quelques dépôts quaternaires du Bassin de la Somme (France). *Rev. Archéol. Picardie*, 1-2, p. 45-56.
- MUNAUT A.V., 1989,  
(diverses contributions) In A. Tuffreau (Dir.) *Livret-Guide de l'excursion dans la vallée de la Somme*, Coll. intern. *L'Acheuléen dans l'Ouest de l'Europe* (Saint-Riquier, juin 1989), p. 1-115.
- NEER W. VAN, 1986,  
La faune saalienne du site pléistocène moyen de Mesvin IV (Hainaut, Belgique). *Bull. Ass. fr. Ét. Quat.*, suppl. 26, p. 103-111.
- ODUM E.P., 1971,  
*Fundamentals of Ecology*. Saunders.
- ROEBROEKS W., CONARD N.J., KOLFSCHOTEN T. VAN, 1992,  
Dense Forests, Cold Steppes, and the Paleolithic Settlement of Northern Europe. *Curr. Anthropol.*, 33 (5), p. 551-586.
- ROUSSEAU D.D., 1987,  
Les associations malacologiques forestières des tufs "holsteiniens" de la France septentrionale. Une application du concept de biome. *Bull. Centre Géomorpho. CNRS*, 32, p. 9-18.
- SAINTY J. et al., 1993,  
*Mutzig. Les chasseurs de mammoths dans la vallée de la Bruche*. Fouilles récentes en Alsace, 2, Musées de la ville de Strasbourg, p. 1-67.
- SCHILD R. & SULGOSTOWSKA Z., 1988,  
The Middle Paleolithic of the Northern European plain at Zwolen: preliminary results. In *L'Homme de Néandertal, Vol. 8: la Mutation*, *E.R.A.U.L.*, 35, p. 149-167.

- SOMME J., 1977,  
 Les plaines du Nord de la France et leur Bordure, étude géomorphologique. Thèse Doct. État, Paris, 2 vol., p. 1-810.
- STAESCHE U., 1983,  
 Aspects of the life of Middle Paleolithic hunters in the N.W. German Lowlands based on the site Salzgitter-Lebenstedt. In J. Clutton-Brock & C. Grigson (Eds.) *Animals and Archaeology, Vol. I, B.A.R.*, 163, p. 173-181.
- STRINGER C.B., 1993,  
 Secrets of the Pit of the Bones. *Nature*, 362, p. 501-502.
- TILLIER A.M., 1977,  
 La pneumatisation du massif crânio-facial chez les hommes actuels et fossiles. *Bull. et Mém. Soc. Anthropol. Paris*, 4, ser. XIII: 177-189, p.287-316.
- TRINKAUS E., 1981,  
 Neandertal limb proportions and cold adaptation. In C.B. Stringer (Ed.) *Aspects of Human Evolution*, Taylor and Francis, p. 187-224.
- TUFFREAU A., 1984,  
 Le Paléolithique dans le Nord de la France et en Picardie. *Cah. Géogr. Phys.*, 5, p. 7-29.
- TUFFREAU A., 1987,  
 Le Paléolithique inférieur et moyen du Nord de la France (Nord, Pas-de-Calais, Picardie) dans son cadre stratigraphique. Thèse Doct. État Univ. Sci. Techni. Lille Flandres Artois, 2 tomes, p. 1-609.
- TUFFREAU A. & SOMME J., (DIR.) 1988,  
 Le gisement paléolithique moyen de Biache-Saint-Vaast (Pas-de-Calais). Vol. I: Stratigraphie, environnement, études archéologiques (1ère partie). *Mém. Soc. préhist. fr.*, 21, p. 1-338.
- TUFFREAU A., 1990,  
 Le Paléolithique moyen récent dans le Nord de la France. In *Paléolithique moyen récent et Paléolithique supérieur ancien en Europe*, Coll. intern. Nemours (mai 1988), *Mém. Mus. Préhist. Ile-de-France*, 3, p. 159-165.
- TUFFREAU A., (DIR.) 1993,  
 Rencourt-lès-Bapaume (Pas-de-Calais). Un gisement du Paléolithique moyen. *Doc. Archéol. fr.*, 37, p. 1-128.
- TURNER E., 1989,  
 Middle and Late Pleistocene Macrofaunas of the Neuwied Basin Region (Rhineland-Palatinate) of West Germany. Ph. D. Diss. Univ. Birmingham, p. 1-480.

- VERESHCHAGIN N.K. & BARYSHNIKOV G.F., 1984,  
Quaternary mammalian extinctions in northern Eurasia. In P.S. Martin &  
R.G. Klein (eds.) *Quaternary Extinctions*, Univ. Arizona Press, p. 483-516.
- VERESHCHAGIN N.K. & BARYSHNIKOV G.F., 1991,  
The ecological Structure of the "Mammoth fauna" in Eurasia. *Ann. Zool.*  
*Fennici*, 28, p. 253-259.
- WALTER H., 1968,  
*Die Vegetation des Erde in öko-physiologischer Betrachtung, Band II: Die*  
*gemässigten und arctischen Zonen.* G. Fisher, p. 1-1001.
- ZAGWIJN W.H., 1985,  
An outline of the Quaternary stratigraphy of the Netherlands. *Geol. Mijn.*,  
64, p. 17-24.

		FORMATIONS VÉGÉTALES					
		Savane arborée	Chênaie-Hêtraie	Steppe aride	Prairie à grandes herbes	Prairie marécageuse	Prairie à Graminées
B I O M	Mammifères (kg de mat. fraîche/ha)	195	7	0,35			
A S S E	Végétaux (tonnes de mat. sèche /ha)		275		6,55		
PRODUCTIVITÉ PRIMAIRE  (tonne/ha)			4 à 14		4,46	4 à 6,3	5 à 15,5

Tabl. 1 : Comparaisons des biomasses et des productivités primaires nettes de différentes formations végétales (d'après Lemée, 1967).

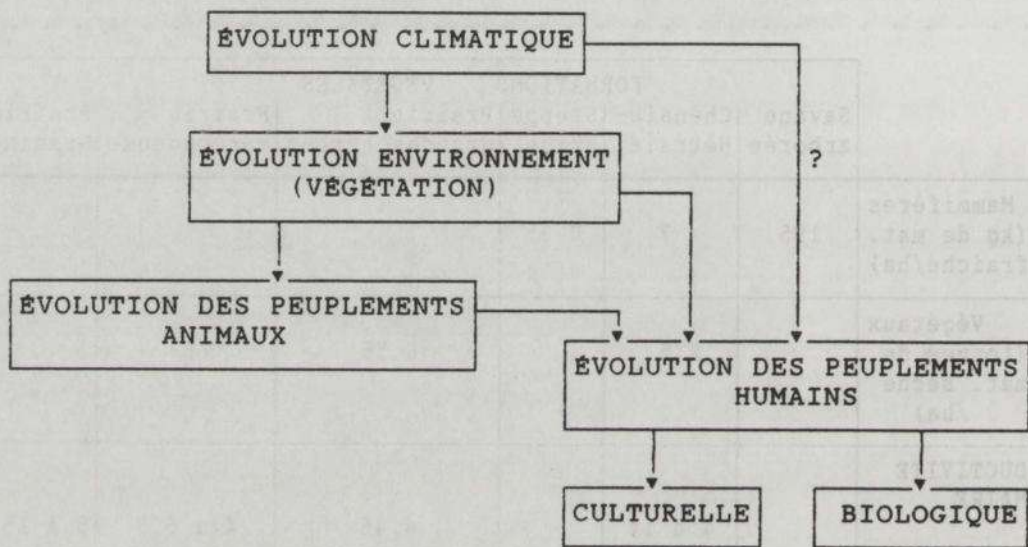


Fig. 1 : Relations de causalité entre les facteurs écologiques et l'évolution humaine.

AGE en Ka (1)	STADE ISO. (1)	STRATI-GRAPHIE (2)	BIO-ZONES (3)	INDUS-TRIE (4)	POSITION BIO-CHRONO-STRATIGRAPHIQUE DES GISEMENTS (CORRÉLATION GRANDS MAMMIFÈRES STRATIGRAPHIE, GEOCHRONOLOGIE) VALLÉE DE LA SOMME /FRANCE SEPTENTRIONALE	
10	1	HOLOCÈNE				
25	2	P L E I S T O	26		PALEO. SUP.	Hénin/Cojeul Cotte Ste Brelade(V)* Achenheim (LR) Mützig Beauvais
60	3					
70	4					
		WEICHSE- LIEN				
	.1	S U P	25		PALEO. MOYEN	Etouvie  St-Sauveur Caours
110	5					
130	5.5	EEMIEN				Mont-Dol Sempigny
190	6	<i>Drente</i>	24			Achenheim (LAS) Cotte Ste Brelade(II-III) Tourville-la-Rivière Piégu Biache-Saint-Vaast* Achenheim (LAM)
	.1	P L E				
245	7					
	.3	<i>Bantéga SAALIEN Hoogeveen</i>				
	8	I	23			St-Acheul Cagny- l'EpINETTE
305	9	S				
340	10	HOLSTEIN				
360	10	T	22			Cagny-la- Garenne
420	11	O CrIV				
470	12	C CrC				
520	13	È CrIII C	21		PALEO. INF.	Abbeville(Carières Carpentier et léon)
560	14	N CrB O				
620	15	E CrII É				
660	16	CrA				
690	17		20			Grâce
730	18	M				
740	19	O CrI				
760	20	Y				
790	21	E <i>Leerdam</i>				
900	22	N BAVELIEN				
950	23	<i>Bavel</i>				
		MÉNAPIEN				

Fig. 2 : Position climatostratigraphique des gisements de France septentrionale/ L'astérisque "\*" indique la présence de restes humains (1) : Imbrie *et al.*, 1984; (2) : Zagwijn, 1985; (3) : Guérin, 1982; (4) : Tuffreau, 1987.