



HAL
open science

Analyse démographique des cohortes du cheval pléistocène moyen de Romain-la-Roche (Doubs, France)

Philippe Fernandez, Nicolas Boulbes

► To cite this version:

Philippe Fernandez, Nicolas Boulbes. Analyse démographique des cohortes du cheval pléistocène moyen de Romain-la-Roche (Doubs, France). Claude Guérin & Thierry Malvesy. L'aven pléistocène moyen final de Romain-la-Roche (Doubs, France), Muséum d'histoire naturelle, Genève, pp.771-801, 2010, Revue de Paléobiologie ; 29/2. halshs-00586676

HAL Id: halshs-00586676

<https://shs.hal.science/halshs-00586676>

Submitted on 18 Apr 2011

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Analyse démographique des cohortes du cheval pléistocène moyen de Romain-la-Roche (Doubs, France)

Philippe FERNANDEZ¹ & Nicolas BOULBES²

Résumé

Une analyse démographique de la forme *Equus achenheimensis* correspondant à la biozones MNQ 24 a été menée sur l'aven de Romain-la-Roche à partir de l'abondant matériel dentaire de cet Equidae. Les aspects méthodologiques développés ici sont couramment utilisés en dynamique des populations et sont appliqués en contexte paléobiologique d'aven. Dans cette étude nous présentons d'abord le matériel et les méthodes mises en œuvre pour établir la structure d'âge des chevaux de Romain-la-Roche. Une large part est ensuite faite à une nouvelle approche démographique combinant à la fois les tables de vie et le modèle de base de projection des matrices de Leslie. Ceci nous permet dans un dernier temps de caractériser le statut de la population des chevaux de Romain-la-Roche. Nos résultats montrent clairement une structure d'âge décroissante, en déséquilibre et instable. Les différents paramètres démographiques et le modèle matriciel de projection indiquent aussi que les différentes cohortes de chevaux de Romain-la-Roche n'auraient pas pu constituer une population viable et pérenne dans le temps. La constitution du dépôt fossile reste difficile à appréhender, néanmoins le matériel osseux ne présente pas de trace d'origine anthropique ou animale. Nous ne retenons donc pas l'hypothèse d'une accumulation liée une activité prédatrice de l'Homme ou des carnivores.

Mots-clés

Equus achenheimensis, dynamique, Pléistocène, table de vie, matrices de Leslie.

Abstract

Cohorts demographic analysis of middle Pleistocene horses from Romain-la-Roche (Doubs, France).- A demographic analysis of *Equus achenheimensis* corresponding to biozones MNQ 23 and 24 was carried out on the site of Romain-la-Roche starting from the abundant dental material of this Equid. The methodological aspects developed here are currently used in population dynamic studies and are applied in this particular swallow-hole palaeobiological context. In this study we first present material and methods which allow us to establish age-structure of horses in Romain-la-Roche. We then focus on a new demographic approach which combines life tables and projection matrix of Leslie. This allows us in the last part to characterize the status of the horse population of Romain-la-Roche. Our results clearly show decreasing, unbalanced and unstable age-structure. The different demographic parameters and the matrix model projection also state that the various cohorts of horses from Romain-la-Roche could not have constituted a viable and perennial population in time. The constitution of the fossil deposit is difficult to understand, nevertheless bone material does not show any anthropic or animal trace. We thus do not retain the assumption of an accumulation related to Man or Carnivores predatory activity.

Keywords

Equus achenheimensis, dynamic, Pleistocene, Life-table, Leslie matrix model

MATÉRIEL ET MÉTHODE : TABLES D'ÉRUPTION DENTAIRE ET DEGRÉ D'HYPSONDONTIE POUR L'ÉTABLISSEMENT DES CLASSES D'ÂGE

Chez les mammifères et en particulier les ongulés, de nombreuses méthodes concernant l'estimation de l'âge ont été développées pour associer les différents éléments anatomiques au sein d'intervalles de classes (WILSON *et al.*, 1982 ; PIKE-TAY, 2001 ; RUSCILLO, 2006). Néanmoins les courbes de mortalité sont généralement construites à

partir du matériel dentaire qui est souvent mieux préservé que le matériel post-crânien. Ainsi les aspects méthodologiques développés par les travaux précurseurs de KURTÉN (1953a, b, 1954) concernant la hauteur de la couronne dentaire, le remplacement de la denture lactéale par la définitive et les différents degrés d'usures constituent aujourd'hui les critères principaux employés pour établir les profils de mortalité des ongulés fossiles.

A Romain-la-Roche comme dans de nombreux gisements, les dents permettent de calculer le NISP et d'estimer le NMI (POPLIN, 1976 ; GRAYSON, 1978, 1984 ;

¹ UMR CNRS 6636 Maison Méditerranéenne des Sciences de l'Homme, BP 647, F-13094 Aix-en-Provence, France. E-mail : fernandez@msh.univ-aix.fr

² Université Montpellier 3, UMR 5140 Archéologie des sociétés méditerranéennes, 390 Av. de Pérols, F-34970 Lattes et Centre Européen de Recherches Préhistoriques, 1 av. Léon Jean Grégory, F-66720 Tautavel, France. E-mail : nboulbes@aol.com

RINGROSE, 1993; LYMAN, 1994; STEELE, 2004, 2005). L'annexe 1 regroupe l'ensemble du matériel dentaire déterminable au niveau du rang. Le nombre de dents est relativement élevé (NISP=315) et la conservation différentielle entre éléments droits et gauches est très bonne (93,8%) suggérant un assemblage peu perturbé. Le NMI correspond à la présence d'au moins 21 chevaux d'après les D3/ et P3/ gauches. Celui-ci est sans aucun doute largement sous-estimé car toutes les dents fragmentées, donc non déterminables au niveau du rang dentaire, représentent au moins le triple de notre effectif mais n'ont pas pu être intégrées dans cette étude.

Nous avons estimé l'âge des Equidae juvéniles à partir des tables d'éruption fondées sur le remplacement des dents lactéales par les définitives. Dès la seconde moitié du XIX^e siècle, le rôle économique du cheval associé à une tradition d'étude de cet animal en médecine vétérinaire ont conduit à de nombreux travaux concernant l'établissement de ces tables dentaires (CORNEVIN & LESBRE, 1894; MONTANÉ *et al.*, 1949; TAGAND & BARONE, 1954). Pour les dates d'éruption et de remplacement des dents lactéales par les définitives, nous avons utilisé les données de MONTANÉ *et al.* (1949) comme cela a été fait avec les chevaux fossiles *Equus mosbachensis*, *E. cf. taubachensis* et *E. cf. gallicus* provenant de différents contextes de grottes anthropisées et de repaires de carnivores (FERNANDEZ & LEGENDRE, 2003, Tableau 3). Les hauteurs (en mm) des jugales définitives ont été prises au contact des racines jusqu'à la surface occlusale du mésostyle pour les dents supérieures, et au niveau du pli ptychostylide pour les dents inférieures. Nous avons appliqué le modèle de type curvilinéaire développé par FERNANDEZ & LEGENDRE (2003). Dans ce modèle, l'âge individuel est estimé pour chaque type de dents (ex : P2/, M2...) grâce à une équation polynomiale d'ordre 3 dont les paramètres ont été calculés selon les procédés de *randomization* et de *bootstrapping* (SOKAL & ROHLF, 1981) à partir des intervalles d'âge et de hauteur du référentiel actuel de LEVINE (1979). L'ensemble des dents suffisamment complètes de *E. achenheimensis*, dont les hauteurs ont pu être mesurées pour l'estimation et la répartition de l'âge, est inventorié dans l'Annexe 2, de même que les paramètres des équations (valeurs moyennes des pentes, interceptes, erreurs de prédiction pour chaque type de dents).

TABLES DE VIE ET MATRICES DE LESLIE

Les études archéozoologiques concernant les structures d'âge sont classiquement associées à deux grands types de mortalité : attritionnel et catastrophique (LEVINE, 1979, 1983; KLEIN *et al.*, 1981; KLEIN, 1982a; WILSON *et al.*, 1982; KLEIN *et al.*, 1983; KLEIN & CRUZ-URIBE, 1983; KOIKE & OHTAISHI, 1985; LYMAN, 1987; STINER, 1990, 1991, 1994; GIFFORD-GONZALEZ, 1991; BRUGAL & DAVID, 1993; FERNANDEZ *et al.*, 1998; LU-

BINSKI, 2001; STEELE & WEAVER, 2002). On retiendra que la mortalité attritionnelle affecte le plus souvent et en plus grand nombre les individus les plus jeunes et les plus âgés au sein d'une population (mortalité néo-natale, épizooties, prédation). Le profil prend alors la forme d'un «U». En revanche la mortalité catastrophique souvent induite par des événements naturels (feux, inondations, éruptions volcaniques...) est associée à un profil en «L» qui reflète la distribution décroissante des intervalles de classes des plus jeunes aux plus vieux individus. S'il est parfois possible d'associer ces deux types de mortalité à des populations actuelles dont les facteurs de mortalité sont connus (LYMAN, 1989), l'interprétation reste toujours très difficile lorsqu'il s'agit de faire des comparaisons inter-spécifiques (FERNANDEZ, 2009).

Dans les deux cas, ces profils ne sont corrélés à aucun autre indice de mortalité et ne rendent pas compte de l'équilibre des populations qui constitue une des problématiques fondamentales que les statistiques du vivant se proposent d'évaluer. Dans cette étude nous avons donc combiné les tables de vie (*time-specific model*) et les matrices de Leslie. Les tables de vie ont d'abord été utilisées en démographie humaine et ont été ensuite développées par les biologistes pour déterminer la durée de vie des insectes (PEARL & MINER, 1935). Leur application aux populations de mammifères et d'oiseaux a été largement diffusée à la suite des travaux de DEEVEY (1947) de même que dans différents contextes paléobiologiques (KURTÉN, 1953a, b, 1954, 1983; VAN VALEN, 1963, 1964, 1965; VOORHIES, 1969; KOIKE & OHTAISHI, 1985, 1987; FERNANDEZ & LEGENDRE, 2003; FERNANDEZ *et al.*, 2006; FERNANDEZ, 2009; MONCHOT *et al.*, soumis). En biologie, pour étudier l'évolution démographique de la population d'une espèce animale dans un territoire déterminé, on décompose cette dernière en classes d'âge et périodiquement (tous les jours, tous les mois, ou tous les ans...) on compte le nombre d'individus femelles (si possible) dans chaque classe d'âge. Ainsi la proportion d'individus de chaque classe d'âge successive représente une multitude de cohortes se chevauchant dans le temps, ce qui est probablement le cas à Romain-la-Roche. Sa mise en œuvre implique comme conditions d'applications, des paramètres physiologiques similaires entre les formes fossiles et actuels (*e.g.* sex-ratio, taux de reproduction). De plus, l'échantillon doit correspondre à une population locale (CAUGHLEY, 1966; CAUGHLEY & SINCLAIR, 1994).

La table de vie des Equidae de Romain-la-Roche a été construite à partir de la fréquence (d_x) des individus dans chaque intervalle, et de leur survie à l'intervalle suivant (l_x) (Tableau 1). Grâce à ces données nous avons pu ensuite établir des intervalles d'âge d'un an et obtenir l'ensemble des paramètres démographiques de la population (Tableau 2). Dans ce tableau les taux de reproduction (m_x) correspondent au nombre moyen de jeunes dans chaque intervalle et sont ceux qui ont été publiés par GARROTT & TAYLOR (1990, tableau 2); ils sont très proches de ceux

Tableau 1: Table de vie de *Equus achenheimensis* de Romain-la-Roche. (x) Intervalle d'âge (année); (d_x) Fréquence des individus dans chaque intervalle soit $d_x = (l_x - l_{x+1})$ d'après Annexe 2; (l_x) Proportion des individus qui survivent d'un intervalle à l'autre soit $l_{x+1} = (l_x - d_x)$ par convention la première valeur est égale à 1, 100 ou 1000; (s_x) Taux de survie d'un intervalle à l'autre soit $s_x = l_{x+1}/l_x$; (m_x) Taux de fécondité par individu (d'après GARROTT & TAYLOR, 1990, tableau 2)

Table 1: Life table of *Equus achenheimensis* from Romain-la-Roche. (x) Age interval (in year); (d_x) Frequency of individuals in each interval calculated from Annex 2 as $d_x = (l_x - l_{x+1})$. (l_x) Proportion of individuals surviving in successive age interval, thus $l_{x+1} = (l_x - d_x)$, by convention the first value is equal to 1, 100 or 1000; (s_x) Survival rate from age interval to an another so $s_x = l_{x+1}/l_x$; (m_x) Average number of offspring for each age interval (from GARROTT & TAYLOR, 1990, table 2).

Intervalle d'âge (x) année	d_x	l_x	s_x
0	0.000	1.000	0.707
3	0.293	0.707	0.608
6	0.277	0.430	0.431
9	0.245	0.186	0.638
12	0.067	0.118	0.431
15	0.067	0.051	0.407
18	0.030	0.021	0.000
21 et +	0.021	0.000	0.000

relevés dans d'autres populations naturelles actuelles (WALTER, 2002). Notons que lorsque la diagnose entre mâles et femelles n'est pas réalisable, comme c'est le cas à Romain-la-Roche, les valeurs initiales peuvent être divisées par 2 (voir détails in GAILLARD *et al.*, 2003). Concernant les taux de survie¹ (S'_x) on observe qu'ils sont régulièrement décroissants comme dans la plupart des populations de grands mammifères. Néanmoins le taux de reproduction net R_0 (Net reproductive rate), indique une population en déséquilibre (*i.e.* $R_0=0,90$). Cet indice représente le nombre moyen de descendants par lequel un individu nouveau-né sera remplacé d'ici la fin de sa vie. Autrement dit, R_0 permet d'évaluer le taux d'accroissement de la population à un instant t et donc son équilibre en terme de renouvellement d'une génération à la suivante. On admet ainsi qu'une valeur $R_0 < 1$ caractérise une population en décroissance, en revanche si $R_0 > 1$

Tableau 2: Table de vie standardisée en intervalle d'un an de *Equus achenheimensis* de Romain-la-Roche. Pour le détail du calcul des indices (s'_x) voir Annexe 4; (m_x) Taux de fécondité par individu (d'après GARROTT & TAYLOR, 1990, tableau 2); ($l_x m_x$) Taux de fécondité dans l'intervalle considéré; (R_0) Taux reproductif net soit $R_0 = \sum l_x m_x$

Table 2: Standardized life table in one year age interval of *Equus achenheimensis* from Romain-la-Roche. See Annex 4 for the calculation of (s'_x); (m_x) Average number of offspring for each age interval (from GARROTT & TAYLOR, 1990, table 2); ($l_x m_x$) Fecundity rate in each age interval; (R_0) Net reproductive rate calculated as $R_0 = \sum l_x m_x$

Intervalle d'âge (x) année	l_x	s'_x	m_x	$l_x m_x$
0	1.0000	0.8910	0.000	0.000
1	0.8910	0.8910	0.000	0.000
2	0.7939	0.8910	0.000	0.000
3	0.7073	0.8473	0.211	0.149
4	0.5993	0.8473	0.186	0.111
5	0.5078	0.8473	0.211	0.107
6	0.4302	0.7555	0.271	0.116
7	0.3251	0.7555	0.250	0.081
8	0.2456	0.7555	0.311	0.076
9	0.1856	0.8609	0.391	0.072
10	0.1597	0.8609	0.226	0.036
11	0.1375	0.8609	0.267	0.037
12	0.1184	0.7556	0.304	0.036
13	0.0895	0.7556	0.269	0.024
14	0.0676	0.7556	0.354	0.024
15	0.0511	0.7412	0.106	0.005
16	0.0379	0.7412	0.150	0.006
17	0.0281	0.7412	0.039	0.001
18	0.0208	0.7412	0.238	0.005
19	0.0154	0.7412	0.238	0.004
20	0.0114	0.7412	0.238	0.003
21	0.0085	0.7412	0.238	0.002
22	0.0063	0.7412	0.238	0.001
23	0.0047	0.7412	0.238	0.001
$R_0 = \sum l_x m_x$				0.90

alors la population croît. Lorsque cet indice est égal à 1, la population est alors en parfait état d'équilibre démographique.

À Romain-la-Roche, nous avons choisi d'utiliser parallèlement aux tables de vie un modèle matriciel développé indépendamment par BERNARDELLI (1941) et LEWIS (1942), mais qui est surtout connu par les travaux de

¹ Pour éviter toutes confusions, nous avons dénommé S'_x tous les taux de survie établis à partir de ceux du Tableau 1 et dont le calcul est détaillé en Annexe 4.

LESLIE (1945, 1948, 1959, 1966) et ceux de LEFKOVITCH (1965). Le modèle de Leslie (LESLIE, 1945, 1948) permet de décrire la dynamique d'une population structurée en classes d'âge, non seulement à un instant t en terme de survie, de mortalité et de stabilité, mais aussi de la projeter dans le temps afin de voir les fluctuations d'effectifs et d'équilibre. En écologie, cet outil à haute résolution est largement utilisé pour évaluer le statut démographique des populations, mais aussi dans les analyses prospectives pour la préservation, la conservation et la régulation de la faune et de la flore sauvages. Ce modèle repose sur trois hypothèses fortes (CHARLES-BAJARD, 2004):

- l'âge (noté x comme dans les tables de vie) qui est une variable continue dont la première valeur vaut toujours zéro, est subdivisée en classes numérotées de 1 à n : la classe d'âge i correspond ainsi à l'ensemble des individus d'âge $i - 1 \leq x \leq i$ pour $i = 1 \dots n$. Autrement dit x_i est le nombre d'animaux dont l'âge tombe dans la classe d'âge i . Notons que les intervalles successifs x_i, x_{i+1} peuvent être inégaux;
- le temps est considéré comme une variable discrète. Le pas de temps t est appelé intervalle de projection;
- le pas de temps est exactement égal à la durée de chacune des classes d'âge, impliquant que de t à $t+1$ tous les individus passent de la classe d'âge i à la classe d'âge $i+1$.

Les différents modèles matriciels ont été décrits de manière exhaustive dans deux ouvrages de référence (CASWELL, 2001; KEYFITZ & CASWELL, 2005). Le Tableau 2 fournit avec les taux de reproduction (m_x) et de survie (s'_x) les paramètres fondamentaux à la construction du modèle matriciel (pre-breeding)² que nous avons utilisé et dont l'écriture est la suivante: $n(t+1)=An(t)$.

$$\begin{pmatrix} f_0 & f_1 & f_2 & \dots & f_{12} \\ 50 & 0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & s_1 & 0 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & s_{11} & 0 \end{pmatrix} * \begin{pmatrix} n_0(t) \\ n_1(t) \\ n_2(t) \\ \vdots \\ n_{12}(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} n_0(t+1) \\ n_1(t+1) \\ n_2(t+1) \\ \vdots \\ n_{12}(t+1) \end{pmatrix}$$

A * n(t) = n(t+1)

En d'autres termes, l'état d'une population est décrite à un instant t par un vecteur $n(t)$ dans lequel les entrées $n_i(t)$ donnent le nombre ou la proportion d'individus dans chaque classe d'âge. La matrice A est construite avec les taux de reproduction successifs (m_x) de nos tables de vie qui s'inscrivent sur la première ligne de la matrice (f_0, f_1, \dots). Les taux de survie d'un intervalle d'âge à l'autre

(s'_x) doivent s'inscrire en diagonale (S_1, S_2, \dots). La projection de la matrice A avec la population initiale $n(t)$ va nous donner un autre vecteur $n(t+1)$ qui va nous fournir le nouveau nombre d'individus dans chaque classe d'âge dans un intervalle de projection qui ne peut être inférieur à l'intervalle de classe.

DISCUSSION

La matrice correspondant à la population des Equidae de Romain-la-Roche a été saisie et traitée avec le logiciel PopTools (HOOD, 2008) et est présentée dans le Tableau 3. Dans ce tableau, le calcul matriciel permet de renvoyer le taux de croissance géométrique de la population, noté λ (*geometric growth rate*). Ce taux de croissance dépend du nombre d'individus dans chaque classe d'âge. Par exemple deux populations montrant les mêmes taux de natalité et de mortalité dans les classes d'âge correspondantes auront des taux d'accroissements différents si leur structure d'âge sont différentes (RICKLEFS & MILLER, 2005). Le taux d'accroissement varie dans le temps lorsqu'on projette l'effectif initial de la population, mais converge toujours progressivement vers une valeur stable. Comme pour le R_0 , une valeur strictement égale à 1 indique une population parfaitement stable et en équilibre, en revanche lorsque λ est inférieur ou supérieur à 1 les populations sont respectivement en décroissance ou en augmentation (voir détails in CHARLES-BAJARD, 2004; RICKLEFS & MILLER, 2005). La synthèse des travaux concernant différentes populations actuelles d'Equidae sauvages indique que lorsque celles-ci évoluent dans des conditions optimales, les valeurs λ oscillent entre 1,21 et 1,26 (EBERHARDT, 1987 ainsi que GARROTT *et al.*, 1991 avec $\lambda=1,21$; DUNCAN, 1992 où $\lambda=1,26$; CAMERON *et al.*, 2000 de même que WALTER, 2002 avec $\lambda=1,22$). A Romain-la-Roche le taux de croissance géométrique sur le long terme avec $\lambda = 0,987$ confirme les résultats obtenus avec R_0 qui indiquait une population en décroissance.

Nous avons projeté les cohortes fossiles afin de voir les fluctuations d'effectifs d'*E. achenheimensis* en fonction de leurs paramètres démographiques. L'Annexe 3 montre l'évolution du taux de croissance géométrique d'un intervalle au suivant en fonction des effectifs dans les différentes classes d'âge sur environ 20 générations (t_{461}). Ces données sont synthétisées dans les Figures 1 et 2. La première montre très clairement une décroissance continue et régulière des effectifs de l'ensemble de la population. On voit ainsi qu'après la deuxième génération (environ t_{51}) la proportion d'individus diminue de moitié. Cette réduction d'effectif est ensuite un peu moins rapide mais celle-ci s'oriente inexorablement vers une extinction (Figure 1). On observe ainsi dans la Figure 2 que le taux de croissance géométrique fluctue de façon erratique jusqu'à l'intervalle de projection (t_{20}) à partir duquel il se stabilise définitivement à la valeur indiquée

² Sans entrer plus avant dans le détail des différents modèles, et puisque le temps apparaît comme une variable discrète, il faut distinguer les populations qui se reproduisent en continu tout au long du pas de temps *birth-flow* de celles pour lesquelles la reproduction se déroule pendant une période de temps plus courte à l'intérieur de l'intervalle de projection *birth-pulse*. Nous nous sommes placés dans le second cas de figure de type *pre-breeding* comme c'est d'ailleurs le cas dans la plupart des études concernant les mammifères.

Tableau 3 : Matrice de projection de *Equus achenheimensis* de Romain-la-Roche (d'après HOOD, 2008, *PopTools : Life table to matrix*). Les valeurs (m_x) et (s'_x) se situent respectivement sur la première ligne et la diagonale de la matrice (données d'après le Tableau 2). Voir détail du calcul du taux de croissance géométrique λ dans Annexe 3.

Table 3: Projection matrix of *Equus achenheimensis* from Romain-la-Roche (from HOOD, 2008, *PopTools : Life table to matrix*) Data (m_x) and (s'_x) are located respectively in the first line and in the diagonal of the matrix (data from Table 2). See details of calculation of the geometric growth rate λ in Annex 3.

0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.271	0.250	0.311	0.391	0.226	0.267	0.304	0.269	0.354	0.106	0.150	0.039	0.238	0.238	0.238	0.238
0.891	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
0.000	0.891	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
0.000	0.000	0.891	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
0.000	0.000	0.000	0.847	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
0.000	0.000	0.000	0.000	0.847	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.847	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.756	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.756	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.861	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.861	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.861	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.756	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.756	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.756	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.756	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.741	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.741	0.000	0.000	0.000	0.000
0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.741	0.000	0.000	0.000
0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.741	0.000	0.000
0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.741	0.000
0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.741
0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.741
Taux de croissance géométrique $\lambda=0.987$																				

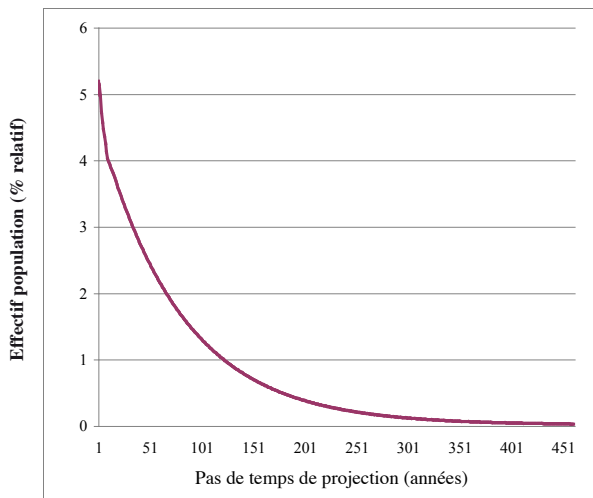


Fig. 1: Projection dans le temps (pas de temps = 1 an) de l'effectif de la population de *Equus achenheimensis* de Romain-la-Roche. Données d'après Annexe 3.

Fig. 1: Projection through time (years) of initial population of *Equus achenheimensis* from Romain-la-Roche. Data from Annexe 3.

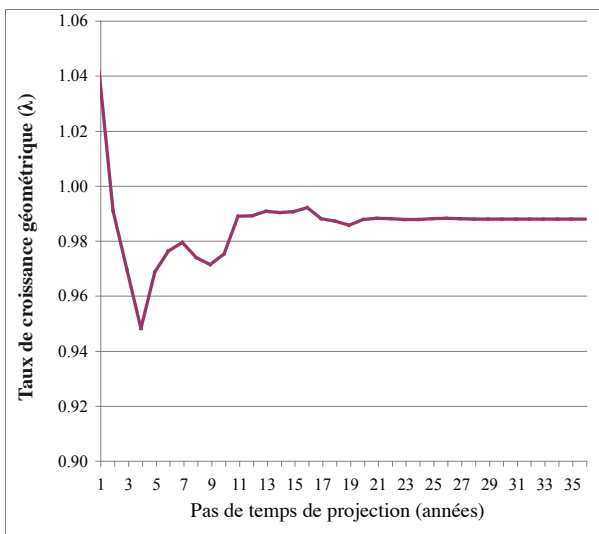


Fig. 2: Projection dans le temps (pas de temps = 1 an) du taux de croissance géométrique λ de la population de *Equus achenheimensis* de Romain-la-Roche. Données d'après Annexe 3.

Fig. 2: Projection through time (time step=1 year) of geometric growth rate of the population λ of *Equus achenheimensis* from Romain-la-Roche. Data from Annexe 3.

précédemment avec $\lambda=0,987$. Ceci implique un taux de croissance de la population insuffisant en terme de renouvellement pour le maintien de la population des Equidae de Romain-la-Roche.

Si les tables de vie et les matrices de Leslie nous permettent de caractériser les paramètres démographiques d'une population à un instant t et de les projeter dans le

temps, l'élasticité nous offre l'opportunité d'identifier les paramètres qui affectent l'équilibre de cette même population. Depuis les travaux de DEMETRIUS (1969) et KEYFITZ (1971), l'élasticité peut être définie comme une procédure de perturbation des paramètres démographiques initiaux ou «*perturbation analysis*» selon CASWELL (2001). Sans entrer dans les aspects méthodologiques développés par ce dernier auteur (1978) et DE KROON *et al.* (2000), l'élasticité³ quantifie les effets de perturbations sur l'estimation du taux de croissance géométrique λ . Les valeurs ainsi obtenues à partir de la matrice de projection A (décrite précédemment) nous permettent d'identifier les paramètres de survie et de reproduction les plus cruciaux pour l'équilibre d'une population. Pour Romain-la-Roche, le calcul a été effectué avec PopTools (HOOD, 2008, *matrix elasticity*) à partir de la matrice initiale laquelle renvoie les valeurs d'élasticité dans le Tableau 4. Ces valeurs sont additives et les contributions aux changements du taux de croissance géométrique beaucoup plus importantes pour les paramètres de survie (0,88) que ceux relatifs à la reproduction (0,12). La Figure 3 montre de façon détaillée que la survie des plus jeunes dans les intervalles (S_1 , S_2 et S_3) implique des effets beaucoup plus importants à la modification du taux de croissance géométrique. On note ensuite que l'élasticité décroît de manière proportionnelle et régulière dans les intervalles successifs à partir de S_4 ; les individus les plus vieux à partir de S_{12} ne contribuant que très peu au changement de λ . Dans la même figure on note que les valeurs d'élasticité concernant la reproduction ont très peu d'effet sur le taux de croissance géométrique des Equidae de Romain-la-Roche. La contribution au changement est toutefois légèrement plus importante dans l'intervalle des toutes premières mises-bas (f_4) et ensuite régulièrement décroissante pour le reste des intervalles (exceptions faites en f_7 , f_{12} et f_{13}). En définitive, à Romain-la-Roche, les taux de survie des jeunes adultes et surtout des adultes en pleine force de l'âge ont largement contribué au taux d'accroissement de la population des chevaux. Ceci a été clairement démontré dans l'actuel pour la plupart des grands herbivores dont les taux de survie des classes d'âge adultes contribuent toujours très fortement au changement de λ (GAILLARD *et al.*, 2000).

³ Dans la littérature écologique on couple en général les analyses de *sensibilité* et *d'élasticité*. Toutes deux mesurent strictement la même chose, c'est-à-dire les effets de perturbations dans la matrice sur le taux de croissance géométrique λ ; de façon absolue pour la première (sensibilité), et de façon relative et proportionnelle pour tenir compte d'ordre de grandeur différents des valeurs de la matrice pour la seconde (élasticité) (*i.e.* les taux de fécondités qui peuvent dépasser 1 et les taux de survie obligatoirement compris entre 0 et 1). C'est donc cette dernière représentation des données que nous avons retenue dans notre étude.

Tableau 4 : Analyse d'élasticité de *Equus achenheimensis* de Romain-la-Roche. Valeurs calculées à partir de la matrice du Tableau 3 (d'après HOOD, 2008, *PopTools : Matrix elasticity*).Table 4 : Elasticity analysis of *Equus achenheimensis* from Romain-la-Roche. Values calculated from the matrix of Table 3 (from HOOD, 2008, *PopTools : Matrix elasticity*).

Fécondité	Valeurs d'élasticité pour chaque intervalle	Survie	Valeurs d'élasticité pour chaque intervalle
Fécondité intervalle 1	0.0000	Survie intervalle 1	0.1209
Fécondité intervalle 2	0.0000	Survie intervalle 2	0.1209
Fécondité intervalle 3	0.0000	Survie intervalle 3	0.1209
Fécondité intervalle 4	0.0190	Survie intervalle 4	0.1019
Fécondité intervalle 5	0.0143	Survie intervalle 5	0.0876
Fécondité intervalle 6	0.0140	Survie intervalle 6	0.0736
Fécondité intervalle 7	0.0154	Survie intervalle 7	0.0583
Fécondité intervalle 8	0.0109	Survie intervalle 8	0.0474
Fécondité intervalle 9	0.0103	Survie intervalle 9	0.0370
Fécondité intervalle 10	0.0099	Survie intervalle 10	0.0271
Fécondité intervalle 11	0.0050	Survie intervalle 11	0.0221
Fécondité intervalle 12	0.0052	Survie intervalle 12	0.0169
Fécondité intervalle 13	0.0051	Survie intervalle 13	0.0118
Fécondité intervalle 14	0.0035	Survie intervalle 14	0.0084
Fécondité intervalle 15	0.0035	Survie intervalle 15	0.0049
Fécondité intervalle 16	0.0008	Survie intervalle 16	0.0041
Fécondité intervalle 17	0.0009	Survie intervalle 17	0.0032
Fécondité intervalle 18	0.0002	Survie intervalle 18	0.0030
Fécondité intervalle 19	0.0008	Survie intervalle 19	0.0023
Fécondité intervalle 20	0.0006	Survie intervalle 20	0.0017
Fécondité intervalle 21	0.0004	Survie intervalle 21	0.0013
Fécondité intervalle 22	0.0003	Survie intervalle 22	0.0010
Fécondité intervalle 23	0.0002	Survie intervalle 23	0.0007
Σ	0.8769	Σ	0.1202

CONCLUSION

Le contexte paléobiologique d'aven de Romain-la-Roche a permis de récolter un échantillon de différentes cohortes que nous avons considéré comme représentatif d'une population. Nous avons montré que l'utilisation combinée des tables de vie (*time-specific model*) et des matrices de Leslie constituait une approche démographique nouvelle en comparaison avec les modèles classiques attritionnel et catastrophique pour une grande part obsolètes. S'il n'est pas possible d'appréhender précisément la ou les phases de dépôt, probablement multiples comme c'est souvent la règle dans le cas d'aven-piège, en revanche l'image d'*E. achenheimensis* indique une structure populationnelle instable et en décroissance. Le modèle matriciel de projection confirme ainsi que dans des conditions naturelles optimales, la population des chevaux de Romain-la-Roche n'aurait pas été viable dans le temps et ce à très court terme. Enfin l'élasticité

qui correspond à la perturbation des paramètres démographiques initiaux indique que ce sont les taux de survie élevés des juvéniles et des jeunes adultes qui ont le plus grandement contribué au déséquilibre de la structure d'âge des Equidae. Si Romain-la-Roche a bien été fréquenté par l'homme comme l'attestent quelques artefacts retrouvés dans l'aven (DETREY & AFFOLTER, ce volume), les restes osseux du cheval ne présentent pas de traces de décarnisation tout comme ceux des plus grands herbivores (*i.e.* Bovidae, Rhinocerotidae, voir VERCOUTÈRE & GUÉRIN et GUÉRIN ce volume). Comme ce dernier auteur, nous ne retenons donc pas l'hypothèse d'une intervention humaine dans la constitution du dépôt, laquelle aurait modifié la structure populationnelle des Equidae de Romain-la-Roche. Une étude taphonomique de tous les taxons s'impose maintenant pour mieux comprendre le fonctionnement de cet aven-piège.

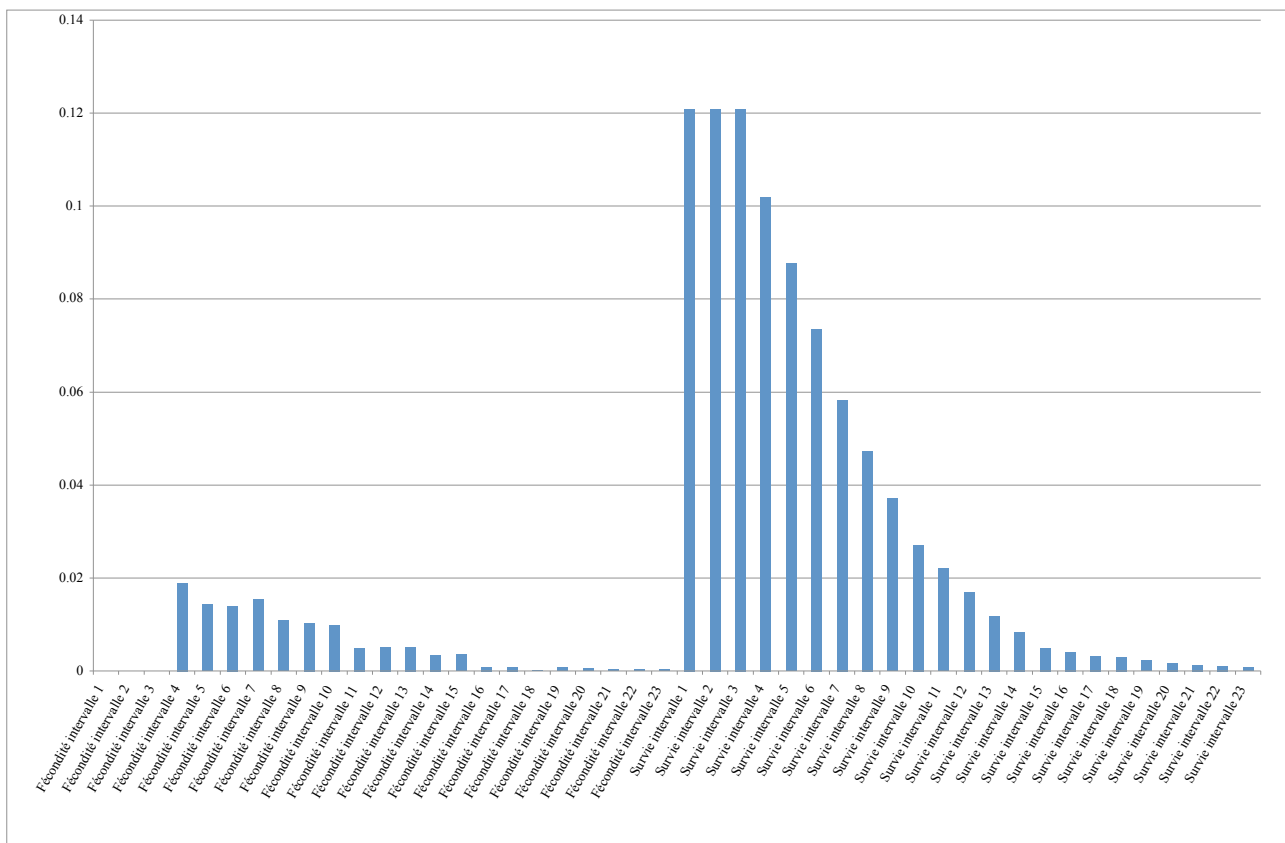


Fig. 3: Analyse d'élasticité de *Equus achenheimensis* de Romain-la-Roche. Données d'après Tableau 4.

Fig. 3: Elasticity analysis of *Equus achenheimensis* from Romain-la-Roche. Data from Table 4.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier Claude GUÉRIN (Maître de Conférences à l'Université Claude Bernard Lyon 1) pour l'étude du matériel des chevaux de Romain-la-Roche qu'il nous a aimablement confié. Nos remerciements s'adressent également à Thierry MALVESY (Responsable des collections d'Histoire Naturelle au Muséum Cuvier du Musée du Château des Ducs de Wurtemberg à Montbéliard) qui a été la pierre angulaire pour la coordination et la diffusion des différentes informations nécessaires à ce travail. Enfin nous adressons aux deux rapporteurs J.-L. GUADELLI (PACEA, UMR 5199 CNRS) et A.M.F. VALLI (78 Rue du pont Ginguet, F-03000, Moulins-sur-Allier) nos plus vifs remerciements pour la révision de ce manuscrit et leurs commentaires judicieux.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BERNARDELLI, H. (1941) - «Population Waves», *Journal of Burma Research Society*, 31: 1-18.
- BRUGAL, J.P. & F. DAVID (1993) - Usure dentaire, courbe de mortalité et «saisonnalité»: les gisements du Paléolithique moyen à Grands Bovidés. Exploitation des animaux sau-

vages à travers le temps, Actes des XIII^{es} rencontres internationales d'Archéologie et d'Histoire d'Antibes et IV^e colloque international de l'Homme et l'Animal, APDCA, Juan-les-Pins: 64-67.

- CAMERON, E.Z., W.L. LINKLATER, E.O. MINOT & K.J. STAFFORD (2000) - Population dynamics 1994-98, and management, of Kaimanawa wild horses. *Science for Conservation*, Department of Conservation, Wellington, New Zealand, 171: 1-165.
- CASWELL, H. (2001) - *Matrix population models: Construction, analysis and interpretation*, 2nd Edition. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts: 1-722.
- CAUGHLEY, G. (1966) - Mortality patterns in mammals, *Ecology*, 47(6): 906-918.
- CAUGHLEY, G. & A.R.E. SINCLAIR (1994) - *Wildlife Ecology and management*. Blackwell Science, Cambridge, Massachusetts, USA: 1-334.
- CHARLES-BAJARD, S. (2004) - Les modèles matriciels de type Leslie: une approche couplée mathématiques et statistiques, *Mémoire d'Habilitation à diriger des recherches*, Université Claude Bernard-Lyon I: 1-169.
- CORNEVIN, C. & X. LESBRE (1894) - *Traité de l'âge des animaux domestiques d'après les dents et les productions épidermiques*. Baillière (édit.), Paris: 1-462.
- DEEVEY, E.S. (1947) - Life tables for natural populations of animals. *The Quarterly Review of Biology*, 22(4): 283-314.

- DEMETRIUS, L. (1969) - The sensitivity of population growth rate to perturbations in life cycle components, *Mathematical Bioscience*, 4: 129-136.
- DETREY, J. & J. AFFOLTER (2010) - Analyse typo-technologique de l'industrie lithique. In : GUÉRIN, C. & Th. MALVESY, L'aven pléistocène moyen final de Romain-la-Roche (Doubs, France). *Revue de Paléobiologie*, 29 (2): 861-879.
- DUNCAN, P. (1992) - *Horses and Grasses. The Nutritional Ecology of Equids and Their Impacts on the Camargue*. Ecological Studies, Verlag, New York: 1-287.
- EBERHARDT, L.L. (1987) - Population projections from simple models. *Journal of Applied Ecology*, 24: 103-118.
- FERNANDEZ, P. (2009) - De l'estimation de l'âge individuel dentaire au modèle descriptif des structures d'âge des cohortes fossiles: l'exemple des Equidae et du *time-specific model* en contextes paléobiologiques pléistocènes. *Bulletin de la Société préhistorique française*, Paris, 106 (1): 5-14.
- FERNANDEZ, P., M. FAURE, C. GUÉRIN & S. LEBEL (1998) - Stratégie de chasse des néanderthaliens du Bau de l'Aubesier (Monieux, Vaucluse): choix et opportunisme. In: BRUGAL, J.P., L. MEIGNEN & M. PATOU-MATHIS (Eds). Économie préhistorique: les comportements de subsistance au Paléolithique. XIII^{es} rencontres internationales d'Archéologie et d'Histoire d'Antibes. Actes des rencontres, 23-25 octobre 1997. APDCA, Sophia Antipolis: 309-323.
- FERNANDEZ, P., J.-L. GUADELLI & P. FOSSE (2006) - Applying dynamics and comparing life tables for Pleistocene Equidae in anthropic contexts (Bau de l'Aubesier, Combe Grenal) and Carnivore (Fouvent) contexts with modern feral Horse populations (Akagera, Pryor Mountain). *Journal of Archaeological Science*, 33: 176-184.
- FERNANDEZ, P. & S. LEGENDRE (2003) - Mortality curves for horses from the Middle Palaeolithic site of Bau de l'Aubesier (Vaucluse, France): methodological, palaeo-ethnological, and palaeo-ecological approaches. *Journal of Archaeological Science*, 30: 1577-1598.
- GAILLARD, J.M., M. FESTA-BIANCHET, N.G. YOCCOZ, A. LOISON & C. TOIGO (2000) - Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31: 367-393.
- GAILLARD, J.M., A. LOISON & C. TOIGO (2003) - Variation in life history traits and realistic population models for wildlife management: the case of ungulates. In: FESTA-BIANCHET, M. & M. APOLLONIO (Eds), *Animal behavior and wildlife conservation*, Island Press, Washington: 115-132.
- GARROTT, R.A. & L. TAYLOR (1990) - Dynamics of feral horse population in Montana. *Journal of Wildlife Management*, 54: 603-612.
- GARROTT, R.A., D.B. SINIFF & L.L. EBERHARDT (1991) - Growth rates of feral horse populations. *Journal of Wildlife Management*, 55: 641-648.
- GIFFORD-GONZALEZ, D. (1991) - Examining and refining the quadratic crown height method of age estimation. In: STINER, M.C. (Eds), *Human predators and prey mortality*, Westview press, Boulder: 41-78.
- GRAYSON, D.K. (1978) - Minimum Numbers and Sample Size in Vertebrate Faunal Analysis. *American Antiquity*, Washington, 43(1): 53-65
- GRAYSON, D.K. (1984) - Quantitative zooarchaeology: topics in the analysis of archaeological faunas, Orlando: 1-202.
- GUÉRIN, C. (2010) - *Coelodonta antiquitatis praecursor* (Rhinocerotidae) du Pléistocène moyen final de l'Aven de Romain-la-Roche (Doubs, France). In : GUÉRIN, C. & Th. MALVESY, L'aven pléistocène moyen final de Romain-la-Roche (Doubs, France). *Revue de Paléobiologie*, 29 (2): 697-746.
- HOOD, G.M. (2008) - PopTools version 3.0.6. Available on the internet. URL <http://www.cse.csiro.au/poptools>
- KEYFITZ, N. (1971) - Linkages of intrinsic to age-specific rates. *Journal of the American Statistical Association*, 66: 275-281.
- KEYFITZ, N. & H. CASWELL (2005) - *Applied mathematical demography*, 3rd edition. Springer, New York: 1-555.
- KLEIN, R.G., C. WOLF, L.G. FREEMAN & K. ALLWARDEN (1981) - The use of dental crown heights for constructing age profiles of Red Deer and similar species in archaeological samples. *Journal of Archaeological Science*, 8: 1-31.
- KLEIN, R.G. (1982a) - Age (mortality) profiles as means of distinguishing hunted species from scavenged ones in Stone Age archaeological sites. *Paleobiology*, 8(2): 151-158.
- KLEIN, R.G. (1982b) - Patterns of Ungulates mortality profiles from Langebaanweg (Early Pliocene) and Elandsfontein (Middle Pleistocene), South Western Cape province, South Africa. *Annals of the South African Museum*, 90: 49-94.
- KLEIN, R.G. & K. CRUZ-URIBE (1983) - The computation of Ungulates age (mortality) profiles from dental crown heights. *Paleobiology*, 9(1): 70-78.
- KOIKE, H. & N. OHTAISHI (1985) - Prehistoric hunting pressure estimated by the age composition of excavated Sika Deer (*Cervus nippon*) using the annual layer of tooth cement. *Journal of Archaeological Science*, 12: 443-456.
- KOIKE, H. & N. OHTAISHI (1987) - Estimation of prehistoric hunting rates based on the age composition of Sika Deer (*Cervus nippon*). *Journal of Archaeological Science*, 14: 251-269.
- KROON DE, H., J. VAN GROENENDAEL & J. EHLÉN (2000) - Elasticities: a review of methods and model limitations. *Ecology*, 81: 607-618.
- KURTÉN, B. (1953a) - Age groups fossil in Mammals, *Societas Scientiarum fennica. Commentationes Biologicae*, Helsinki, 13 (13): 1-6.
- KURTÉN, B. (1953b) - On the variation and population dynamics of fossil and recent mammal populations. *Acta Zoologica fennica*, Helsingfors, 76: 5-122.
- KURTÉN, B. (1954) - Population dynamics: a new method in paleontology. *Journal of Paleontology*, 28(3): 286-292.
- KURTÉN, B. (1983) - Variation and dynamics of a fossil antelope population. *Paleobiology*, 9: 62-69.
- LEFKOVITCH, L.P. (1965) - The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics*, 21 (1): 1-18.
- LESLIE, P.H. (1945) - On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*, 33, 183-212.
- LESLIE, P.H. (1948) - Some further notes on the use of matrices in population mathematics. *Biometrika*, 35(3-4): 213-245.
- LESLIE, P.H. (1959) - The properties of a certain lag type of population growth and the influence of an external random factor on a number of such populations. *Physiological Zoology*, 3 (32): 151-159.
- LESLIE, P.H. (1966) - The intrinsic rate of increase and the overlap of successive generations in a population of Guillemot (*Uria aalge*). *Journal of Animal Ecology*, 2 (35): 291-301.
- LEVINE, M.A. (1979) - Archaeo-zoological analysis of some

- Upper Pleistocene horse bone assemblages in Western Europe. Ph. dissertation, University of Cambridge: 1-372.
- LEVINE, M.A. (1983) - Mortality models and the interpretation of Horse population structure. In: BAILEY, G. (Ed). *Hunter-gatherer economy in Prehistory: a European perspective*. Cambridge University Press, Cambridge: 23-46.
- LEWIS, E.G. (1942) - On the generation and growth of a population. Proceedings of the Indian Statistical Conference 1941. *Sankhya: the Indian Journal of Statistics* (1933-1960), 6 (1): 93-96.
- LUBINSKI, P.M. (2001) - A comparison of methods for evaluating Ungulate mortality distributions. *ArchaeoZoologia*, 11: 121-134.
- LYMAN, R.L. (1987) - On the analysis of Vertebrate mortality profiles: sample size, mortality type and hunting pressure. *American Antiquity*, 52: 125-142.
- LYMAN, R.L. (1989) - Taphonomy of Cervids killed by the 18 May 1980 volcanic eruption of Mount St. Helens, Washington. In: BONNISCHSEN R. & M. SORG (Eds). *Bone modification*, Center for the Study of the First Americans, University of Maine: 149-167.
- LYMAN, R.L. (1994) - *Vertebrate taphonomy*. Cambridge University Press, Cambridge: 1-524.
- MONCHOT, H., P. FERNANDEZ & J.M. GAILLARD (soumis)- Palaeodemographic analysis of a fossil porcupine (*Hystrix flossa* Gervais, 1852) population from the Upper Pleistocene site of Geula Cave (Carmel Mount, Israel). *Biological Journal of the Linnean Society*, London.
- MONTANÉ, L., E. BOURDELLE & C. BRESSOU (1949) - *Anatomie régionale des animaux domestiques: Équidés (Cheval, Âne, Mulet)*. Fascicule II: Tête et encolure. Baillièrre (Ed.), Paris: 200-469.
- PEARL, R. & J.R. MINER (1935) - Experimental studies on the duration, of life. XIV. The comparative mortality of certain lower organisms. *The Quarterly Review of Biology*, (10)1: 60-79.
- PIKE-TAY, A. (2001) - Innovations in assessing season of capture, age and sex of archaeofaunas. *Archaeozoologia*, La Pensée sauvage, Grenoble, 11: 1-238.
- POPLIN, F. (1976) - Remarques théoriques et pratiques sur les unités utilisées dans les études d'ostéologie quantitative, particulièrement en archéologie préhistorique. *Actes du IX^e congrès UISPP*, Nice: 124-141.
- RICKLEFS, R.E. & G.L. MILLER (2005) - *Ecologie*. De Boeck Université, Bruxelles: 1-746.
- RINGROSE, T.J. (1993) - Bone counts and statistics: a critique. *Journal of Archaeological Science*, 20 (2): 121-157.
- RUSCILLO, D. (2006) - Recent advances in ageing and sexing animal bones. Proceedings of the 9th ICAZ conference, Durham, 2002, Oxbow books, Oxford, 8: 1-261.
- SOKAL, R.R. & F.J. ROHLF (1981) - *Biometry, the principles and practice of statistics in biological research*. Freeman and Co, 2nd edition, New-York: 1-859.
- STEELE, T.E. & D. WEAVER (2002) - The modified triangular graph: a refined method for comparing mortality profiles in archaeological samples. *Journal of Archaeological Science*, 29: 317-322.
- STEELE, T.E. (2004) - Variation in mortality profiles of Red Deer (*Cervus elaphus*) in Middle Palaeolithic assemblages from Western Europe. *International Journal of Osteoarchaeology*, 14: 307-320.
- STEELE, T.E. (2005) - Comparing methods for analysing mortality profiles in zooarchaeological and paleontological samples. *International Journal of Osteoarchaeology*, 15: 1-17.
- STINER, M.C. (1990) - The use of mortality patterns in archaeological studies of hominid predatory adaptations. *Journal of Anthropological Archaeology*, New York, 9: 305-351.
- STINER, M.C. (1991) - An interspecific perspective on the emergence of the Modern Human predatory niche. In: STINER M.C. (Ed.), *Human predators and prey mortality*, Westview Press, Boulder: 149-185.
- STINER, M.C. (1994) - *Honour among thieves: a zooarchaeological study of Neandertal ecology*. Princeton University Press: 1-447.
- TAGAND R. & R. BARONE (1954) - *Anatomie des Équidés domestiques*. Tome second: Splanchnologie et angiologie. Fasc. 1: Appareil digestif. École nationale vétérinaire de Lyon: 1-456.
- VALEN, VAN L. (1963) - Selection in natural populations: *Merychippus primus*, a fossil Horse. *Nature*, 4873 (197): 1181-1183.
- VALEN, VAN L. (1964) - Age in two fossil Horse populations. *Acta Zoologica*, 45 (1/2): 93-106.
- VALEN, VAN L. (1965) - Selection in natural populations. III. Measurement and estimation. *Evolution*, 19 (4): 514-528.
- VERCOUTÈRE, C. & C. GUÉRIN (2010) - Les Bovidae (Mammalia, Artiodactyla) du Pléistocène moyen final de l'Aven de Romain-la-Roche (Doubs, France). In: GUÉRIN, C. & Th. MALVESY, L'aven pléistocène moyen final de Romain-la-Roche (Doubs, France). *Revue de Paléobiologie*, 29 (2): 655-696.
- VOORHIES, M.R. (1969) - Taphonomy and population dynamics of an Early Pliocene Vertebrate fauna, Knox County, Nebraska. *Contributions to Geology*, Special Paper n° 1, University of Wyoming, Laramie: 1-69.
- WALTER, M.J. (2002) - The Population Ecology of Wild Horses in the Australian Alps. Phd Thesis, Applied Ecology Research Group, ACT 2601, University of Canberra: 1-179.
- WILSON, B., C. GRIGSON & S. PAYNE (1982) - Ageing and sexing animal bones from archaeological sites, *British Archaeological Reports*, International Series, Oxford, 109: 1-268.

Annexe 1: Inventaire de l'ensemble du matériel dentaire de *Equus achenheimensis* à Romain-la-Roche. *soit $93,8 = [(147+168)*100]/336$

Annex 1: Dental material of *Equus achenheimensis* from Romain-la-Roche. *thus $93,8 = [(147+168)*100]/336$

n°inventaire			Rang		Côté	Hauteur
93	HS.4	1175	inf.	M2	ige	42.5
80	HS.398	68	inf.	M1 ou 2	ige	>50
80	HS.374	42	inf.	M2	ige	78.0
87	P18.17	1057	inf.	M1 ou 2	ige	65.0
89	Q18.24	642	inf.	M1	d	74.0
80	HS.523	133	inf.	M1	ige	76.5
80	HS.442	75	inf.	M1	d	23.5
81	HS.1856	200	inf.	M1	ige	24.0
81	HS.183	181	inf.	M1	d	61.5
89	Q18.24	642	inf.	M2	d	sur mand.
80	HS.2302	163	inf.	M2	ige	85.0
88	O18.10	547	inf.	M1	d	sur mand.
87	P18.27	455	inf.	M2	ige	69.0
80	HS.532	138	inf.	M1	ige	25.0
80	HS.2295	170	inf.	M2	ige	31.0
80	HS.400	72	inf.	M2	ige	30.5
80	HS.525	136	inf.	M2	d	>57
90	P17.35	1173	inf.	M1	ige	sur mand.
80	HS.383	54	inf.	M1	ige	65.3
80	HS.2295	170	inf.	M1	ige	29.0
80	HS.397	70	inf.	M2	d	30.5
88	O18.10	547	inf.	M2	d	67.8
80	HS.382	55	inf.	M2	ige	68.0
80	HS.379	48	inf.	M2	d	72.0
80	HS.527	134	inf.	M1	d	>73
88	P19.10	595	inf.	M2	ige	85.0
88	P19.10	595	inf.	M1	ige	sur mand.
88	Q19.72	556	inf.	M2	d	82.5
88	Q19.72	556	inf.	M1	d	sur mand.
90	P17.36	1191	inf.	M1	ige	83.2
83	Q17.45	272	inf.	M2	d	>80
86	Q18.59	280	inf.	M1	ige	88.0
86	Q18.59	280	inf.	M2	ige	sur mand.
80	HS.466	111	inf.	M1 ou 2	ige	84.0
DAT	Q17.46	273	inf.	M2	ige	>57
DAT	Q17.60	278	inf.	M2	ige	86.0
90	O17.1	1108	inf.	M3	d	67.2
87	P18.27	456	inf.	M3	ige	65.0
80	HS.401	107	inf.	M3	d	19.7
90	P19.7	1164	inf.	M3	d	77.0
81	HS.4996	224	inf.	M3	ige	>46,5
80	HS.2295	170	inf.	M3	ige	20.0
80	HS.399	64	inf.	M3	ige	29.8
80	HS.353	13	inf.	M3	ige	58.0
93	HS.4	1175	inf.	M3	ige	sur mand.
89	Q18.24	642	inf.	M3	d	68.0
80	HS.388		inf.	M3	d	>42
80	HS.351	12	inf.	M3	d	65.2
90	P17.38	1139	inf.	M3	ige	60
86	P14.6	283	inf.	M3	ige	40.5
88	Q19.72	556	inf.	M3	d	63

n°inventaire			Rang		Côté	Hauteur
88	P19.16	448	inf.	M3	ige	65
80	HS.381	58	inf.	P2	ige	48.5
80	HS.380	53	inf.	P2	d	49.5
89	Q18.24	642	inf.	P2	d	48.0
88	O18.10	547	inf.	P2	d	44.0
88	O18.8	546	inf.	P2	ige	44.5
91	K11.19	233	inf.	P2	ige	52.0
91	K11.19	233	inf.	P2	d	50.0
80	HS.395	74	inf.	P2	d	19.0
80	HS.529	135	inf.	P2	ige	>52
91	HS.2633	204	inf.	P2	d	54.0
80	HS.520	132	inf.	P2	ige	45.3
88	N15.34	466	inf.	P2	d	52.5
88	N15.39	468	inf.	P2	ige	51.0
81	K3.19	231	inf.	P2	d	>55
88	P18.18	511	inf.	P2	d	59.2
81	HS.287	180	inf.	P2	d	40.8
88	P19.34	521	inf.	P2	ige	56.7
90	P17.35	1173	inf.	P2	ige	sur mand.
90	P17.36	1191	inf.	P2	ige	sur mand.
89	Q18.24	642	inf.	P4	d	74.5
81	HS.25	235	inf.	P3 ou 4	d	84.0
81	HS.27	253	inf.	P3	ige	81.5
81	HS.5192	222	inf.	P3	d	>34,5
80	HS.375	14	inf.	P4	ige	77.5
80	HS.378	50	inf.	P4	d	78.0
80	HS.377	51	inf.	P3	ige	72.0
80	HS.384	52	inf.	P3	d	66.9
80	HS.376	56	inf.	P3	d	56.7
81	HS.282	175	inf.	P4	d	63.7
81	HS.137	178	inf.	P3	ige	62.5
88	O18.10	547	inf.	P3	d	sur mand.
88	O18.10	547	inf.	P4	d	sur mand.
90	HS.3	1068	inf.	P3 ou 4	ige	88.0
80	HS.521	130	inf.	P4	ige	>61
81	K3.19	239	inf.	P3	d	>72
80	HS.2301	162	inf.	P3	ige	75.0
87	P18.17	672	inf.	P3	ige	62.0
91	K11.19	233	inf.	P3	ige	73.0
91	K11.19	233	inf.	P3	d	70.0
88	N15.50	902	inf.	P4	ige	81.0
90	HS.1	1067	inf.	P3 ou 4	ige	75.6
80	HS.462	60	inf.	P4	d	>60
-	HS.288	176	inf.	P4	d	34.7
80	HS	40	inf.	P3	ige	18.0
81	HS.308	184	inf.	P3	ige	15.0
89	Q18.24	642	inf.	P3	d	sur mand.
90	P17.35	1173	inf.	P3	ige	sur mand.
88	O18.3	497	inf.	P4	ige	71.0
80	HS.443	73	inf.	P3	d	24.5
81	K11.26	240	inf.	P4	ige	>61,7

n°inventaire			Rang		Côté	Hauteur
80	HS.360	10	inf.	P4	d	34.7
80	HS.2295	170	inf.	P4	g	32.2
90	P17.35	1173	inf.	P4	g	sur mand.
80	HS.371	33	inf.	P4	g	>58
80	HS.441	71	inf.	P3	d	24.0
80	HS.528	137	inf.	P4	g	36.0
80	HS.389	59	inf.	P3	g	>61
88	N15.49	470	inf.	P3	d	78.0
88	Q19.75	878	inf.	P3	d	-
90	P17.36	1191	inf.	P3	g	sur mand.
90	P17.36	1191	inf.	P4	g	sur mand.
88	Q19.20	555	inf.	P3 ou 4	g	>60
83	Q17.47	271	inf.	D2	g	19.0
89	N16.1	601	inf.	D2	g	24.5
88	P19.21	886	inf.	D2	d	17.5
80	HS.402	119	inf.	D2	d	15.3
90	O16.45	1106	inf.	D2	g	22.0
89	Q18.25	967	inf.	D2	d	sur mand.
	Q17.43		inf.	D2	d	16.6
86	Q18.59	280	inf.	D2	g	15.4
83	Q17.43		inf.	D4	d	23.0
80	HS.471	110	inf.	D3 ou 4	g	32.0
89	Q18.25	967	inf.	D3	d	23.8
90	P17.36	1191	inf.	D4	g	sur mand.
80	HS.449	117	inf.	D3 ou 4	d	18.0
80	HS.358	358	inf.	D4	g	22.0
81	HS.215	187	inf.	D4	g	26.5
80	HS.496	141	inf.	D3	g	32.0
90	O16.48	1198	inf.	D4	g	30.0
90	O16.48	1197	inf.	D3	g	20.4
80	HS.355	35	inf.	D3 ou 4	g	27.0
83	Q17.43		inf.	D3	d	sur mand.
88	P18.26	826	inf.	D3 ou 4	d	28.0
89	Q18.25	967	inf.	D4	d	26.0
88	P19.10	595	inf.	D4	g	sur mand.
90	P18.34	1155	inf.	D3	g	18.0
90	O16.6	1183	inf.	D3	g	28.0
90	O16.6	1183	inf.	D4	g	29.8
80	HS.472	113	inf.	D3	d	11.0
88	Q19.16	535	inf.	D3 ou 4	d	24.0
83	Q17.57	277	inf.	D3	g	-
86	Q18.59	280	inf.	D3	g	-
86	Q18.59	280	inf.	D4	g	sur mand.
88	N15.8	459	sup.	M1	d	75.9
87	Q20.66	578	sup.	M1	d	39.5
87	Q20.66	582	sup.	M1	g	43
87	Q20.66	577	sup.	M2	d	45.5
87	Q20.66	582	sup.	M2	g	48
80	HS.2304	167	sup.	M2	d	36.4
87	Q19.83	394	sup.	M2	g	72.8
87	R19.100	433	sup.	M2	d	72.5
88	R16.2	563	sup.	M1 ou 2	g	76
80	HS.519	129	sup.	M1	g	74.4
88	N15.13	461	sup.	M2	g	84.8
81	HS.5237	221	sup.	M2	g	81.3

n°inventaire			Rang		Côté	Hauteur
88	N15.42	469	sup.	M2	d	85.8
82	O15.3	256	sup.	M2	g	88
82	O15.3	254	sup.	M2	d	88.7
80	HS.518	127	sup.	M2	d	87.8
80	HS.386	49	sup.	M1	d	87.8
88	P19.88	515	sup.	M1	d	61.7
80	HS.393	66	sup.	M1	d	24.3
80	HS.2394	65	sup.	M1	g	25.2
81	K11.9	238	sup.	M1	d	74.5
80	HS.356	5	sup.	M1	d	32
80	HS.361	19	sup.	M1	g	25.5
80	HS.387	63	sup.	M2	g	41.1
87	S17.18	414	sup.	M1	d	60
87	Q19.85	395	sup.	M1	g	63.7
80	HS.345	31	sup.	M1	g	65
80	HS.344	20	sup.	M1	d	67.6
82	O15.3	259	sup.	M1	g	env80
80	HS.2297	164	sup.	M2	d	74.1
81	K11.5	236	sup.	M1	g	75.8
90	P18.14	1145	sup.	M1?	g	87
80	HS.396	67	sup.	M2	d	23.7
90	Q18.1	1167	sup.	M2	g	84.2
80	HS.385	47	sup.	M1	g	82
90	P18.18	1150	sup.	M1	g	76.5
89	P19.42	979	sup.	M1 ou 2	d	84
90	P18.42	1159	sup.	M2	g	75
88	O15.49	480	sup.	M1	g	76
82	O15.3	257	sup.	M1	d	85
82	O13.7	252	sup.	M2	g	>54,7
88	P20.17	829	sup.	M1	g	86.5
88	P20.17	829	sup.	M2	g	92
88	P20.17	829	sup.	M1	d	84.2
88	P20.17	829	sup.	M2	d	sur max.
DAT	O13.7	245	sup.	M2	d	>60,5
81	HS.1853	202	sup.	P4	g	-
90	P17.18	1130	sup.	P3	d	59.5
88	R16.2	564	sup.	P3	g	>50
89	P20.1	630	sup.	P3	d	78
80	HS.390	57	sup.	P3	g	>66
80	HS.2299	166	sup.	P3	d	>58
89	R18.4	658	sup.	P3	d	80
82	O15.3	258	sup.	P3 ou 4	g	>70
82	O15.3	260	sup.	P4	d	>63,5
88	R16.2?	563	sup.	P4	g	>40
80	HS.392	62	sup.	P4	g	>50
81	K11.7	232	sup.	P4	g	72.5
87	Q18.16	375	sup.	P4	d	67.1
87	Q19.76	393	sup.	P4	g	66.8
81	K11.8	237	sup.	P3	d	75
87	Q19.70	389	sup.	P3	g	63.5
87	Q19.72	390	sup.	P3	d	60.4
88	O15.14	477	sup.	P3	g	70
88	N15.12	460	sup.	P3	d	74.2
80	HS.373	32	sup.	P3	d	71.6
80	HS.2300	168	sup.	P4	d	74

n°inventaire			Rang		Côté	Hauteur
81	HS.4141	217	sup.	P3	d	77.1
81	K3.4+ K3.11	229	sup.	P3 ou 4	g	76
88	O15.46	478	sup.	P4	d	85.2
80	HS.370	15	sup.	P3	g	70.8
87	Q20.66	582	sup.	P4	g	50
80	HS.368	17	sup.	P4	g	74.9
87	Q20.66	575	sup.	P4	d	46.3
87	Q20.66	581	sup.	P3	d	41
87	Q20.66	579	sup.	P3	g	47
80	HS.349	16	sup.	P4	d	30.2
80	HS.2303	169	sup.	P4	g	30.3
80	HS.359	39	sup.	P3	d	23
80	HS.367	38	sup.	P3	d	34.8
80	HS.348	36	sup.	P4	d	37.5
88	P19.32	520	sup.	P3	g	-
90	Q18.5	1205	sup.	P4	g	63.5
90	P18.18	1149	sup.	P4	g	75
82	O15.3	262	sup.	P3 ou 4	d	>62
82	O15.3	255	sup.	P4	g	>60
87	T18-19	354	sup.	Pm ou Dp	d	>22
88	P20.17	829	sup.	P4	g	78.5
88	P20.17	829	sup.	P3	d	sur max.
88	Q15.14	526	sup.	M3	g	64.4
88	O17.33	496	sup.	M3	g	65.4
87	Q19.74	392	sup.	M3	d	65.6
81	HS.2621	203	sup.	M3	d	72.2
80	HS.369	18	sup.	M3	g	69.6
80	HS.524	131	sup.	M3	g	68.8
88	O15.49	681	sup.	M3	g	76
81	HS.3271	209	sup.	M3	d	68
87	Q20.66	580	sup.	M3	d	43
87	Q20.66	582	sup.	M3	g	47
81	HS.3266	208	sup.	M3	d	20
81	HS.1	183	sup.	M3	d	72.7
80	HS.352	8	sup.	M3	d	34.9
80	HS.372	25	sup.	M3	d	70.4
89	Q18.31	649	sup.	M3	g	>38
80	HS.526	128	sup.	M3	d	57.3
90	HS.13	1071	sup.	M3	d	70
88	P20.17	829	sup.	M3	d	66.4
88	P20.17	829	sup.	M3	g	67
80	HS.2296	165	sup.	P2	g	57
80	HS.391	61	sup.	P2	d	62.3
81	HS.138	182	sup.	P2	d	53.7
80	HS.366	34	sup.	P2	g	24.8
87	P18.18	444	sup.	P2	d	46.1
80	HS.346	5	sup.	P2	d	56.5
80	HS.342	21	sup.	P2	d	54
89	P17.25	627	sup.	P2	d	47.9
88	R18.15	565	sup.	P2	g	63.3
87	N15.5	671	sup.	P2	d	62
	HS.354	6	sup.	P2	g	25
80	HS.343	3	sup.	P2	g	55.5

n°inventaire			Rang		Côté	Hauteur
81	K3.14	234	sup.	P2	g	62.6
81	K3.20	230	sup.	P2	d	60
87	P18.32	447	sup.	P2	g	65.5
89	R16.2	653	sup.	P2	g	70.3
88	Q19.18	536	sup.	P2	d	65
	Q20.66	576	sup.	P2	d	31
80	HS.357	9	sup.	P2	d	23
87	Q20.66	584	sup.	P2	g	30.6
DAT	O15.3	265	sup.	P2	g	>57.5
81	HS.4991	226	sup.	D2	g	26.7
92	O13.7	247	sup.	D2	d	27
87	T18.19	353	sup.	D2	d	18
87	Q19.51	387	sup.	D2	d	22.8
88	Q20.33	596	sup.	D2	g	24.5
89	P16.19	612	sup.	D2	g	27
81	HS.227	188	sup.	D2	d	16.6
90	P18.18	1148	sup.	D3	g	10
80	HS.453	121	sup.	D3	g	10.4
80	HS.452	118	sup.	D3	g	14
81	HS.4157	214	sup.	D3	g	25.8
88	R16.2	567	sup.	D3	g	7.8
87	T18.19	352	sup.	D3	d	19
82	O15.3	264	sup.	D3	g	18
89	P16.19	612	sup.	D3	g	31
83	Q15.1	768	sup.	D3	g	9.2
82	O15.3	263	sup.	D3	g	13
81	HS.221	186	sup.	D3	d	17.6
89	Q18.22	647	sup.	D3	g	17
88	Q20.33	596	sup.	D3	g	-
82	O13.7	246	sup.	D3	d	26.8
82	O13.7	249	sup.	D3	g	26.3
80	HS.475	122	sup.	D3	d	9.5
87	M13.138	1045	sup.	D3	d	31.2
88	Q19.24	882	sup.	D4	d	24
87	HS.114	350	sup.	D4	d	29
81	HS.5187	227	sup.	D4	d	27.5
90	P19.10	1165	sup.	D3	d	10
90	P18.22	1152	sup.	D3	d	19.5
90	P18.15	1147	sup.	D3	g	15.5
86	O12.17	306	sup.	D3	g	32
81	HS.4151	215	sup.	D4	d	33
89	P16.19	612	sup.	D4	g	38
81	HS.4147	218	sup.	D4	d	28.5
82	O13.7	248	sup.	D4	d	28.6
82	O13.7	250	sup.	D4	g	30
81	HS.226	185	sup.	D4	d	21.8
88	Q20.33	596	sup.	D4	g	-
87	Q18.24	404	sup.	D4	d	>23
86	O12.17	305	sup.	D4	g	34
88	P20.17	829	sup.	D3	d	sur max.

NISP = 315
NMI = 21 (D3/ gauches) + (P3/ gauches)
Dents droites = 147
Dents gauches = 168
Total dents attendues = 336
*Conservation dentaire = 93,8 %

Annexe 2: Inventaire des dents de *Equus achenheimensis* de Romain-la-Roche utilisées pour l'estimation et la répartition de l'âge et paramètres des équations pour chaque type de dents. Valeurs médianes des coefficients de pente (a_0), et d'interceptes (a_1, a_2, a_3) associées à l'erreur moyenne de prédiction (E). Selon la hauteur de la couronne (H, en mm) l'équation prédictive est la suivante: Age = $a_0 + a_1H + a_2H^2 + a_3H^3$ (d'après FERNANDEZ, 2009, figure 1). NR = Nombre de restes.

Annex 2: Dental material sample of *Equus achenheimensis* from Romain-la-Roche used for age estimation and age distribution with equations parameters for each tooth category. Median values of the regression coefficients of slope (a_0) and intercept (a_1, a_2, a_3) associated with mean prediction error (E). Given a crown height (H, in mm) the equation for age (in year) is: Age = $a_0 + a_1H + a_2H^2 + a_3H^3$ (from FERNANDEZ, 2009, figure 1). NR = Number of identified specimens.

N°	Dents	n° Inventaire	Côté	Hauteur (m)	(E) min.	Age moyen	(E) max.	0-3	3-6	6-9	9-12	12-15	15-18	18-21	21 et +	a_0	a_1	a_2	a_3	(E)
HS.2296	P2/	80	165	g	57	6.69	7.77	0.00	0.18	0.82	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	28.290625	-1.028377	0.019429	-0.000141	0.544
HS.391	P2/	80	61	d	62.3	4.45	6.63	0.00	0.71	0.29	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	28.290625	-1.028377	0.019429	-0.000141	0.544
HS.138	P2/	81	182	d	53.7	6.17	7.26	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	28.290625	-1.028377	0.019429	-0.000141	0.544
HS.366	P2/	80	34	g	24.8	11.50	13.67	0.00	0.00	0.00	0.23	0.77	0.00	0.00	0.00	28.290625	-1.028377	0.019429	-0.000141	0.544
P18.18	P2/	87	444	d	46.1	7.27	8.36	0.00	0.00	0.79	0.21	0.00	0.00	0.00	0.00	28.290625	-1.028377	0.019429	-0.000141	0.544
HS.346	P2/	80	5	d	56.5	5.69	6.78	0.00	0.14	0.86	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	28.290625	-1.028377	0.019429	-0.000141	0.544
HS.342	P2/	80	21	d	54	6.12	7.21	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	28.290625	-1.028377	0.019429	-0.000141	0.544
P17.25	P2/	89	627	d	47.9	7.03	8.11	0.00	0.00	0.91	0.09	0.00	0.00	0.00	0.00	28.290625	-1.028377	0.019429	-0.000141	0.544
R18.15	P2/	88	565	g	63.3	4.19	5.28	0.00	0.83	0.17	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	28.290625	-1.028377	0.019429	-0.000141	0.544
N15.5	P2/	87	671	d	62	4.52	5.61	0.00	0.68	0.32	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	28.290625	-1.028377	0.019429	-0.000141	0.544
HS.354	P2/	6		g	25	11.43	12.52	0.00	0.00	0.00	0.26	0.74	0.00	0.00	0.00	28.290625	-1.028377	0.019429	-0.000141	0.544
HS.343	P2/	80	3	g	55.5	5.87	6.96	0.00	0.06	0.94	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	28.290625	-1.028377	0.019429	-0.000141	0.544
K3.20	P2/	81	230	d	60	4.99	6.08	0.00	0.46	0.54	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	28.290625	-1.028377	0.019429	-0.000141	0.544
P18.32	P2/	87	447	g	65.5	3.58	4.66	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	28.290625	-1.028377	0.019429	-0.000141	0.544
R16.2	P2/	89	653	g	70.3	1.94	3.03	0.00	0.51	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	28.290625	-1.028377	0.019429	-0.000141	0.544
Q19.18	P2/	88	536	d	65	3.72	4.81	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	28.290625	-1.028377	0.019429	-0.000141	0.544
Q20.66	P2/	80	9	d	23	12.11	13.20	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	28.290625	-1.028377	0.019429	-0.000141	0.544
Q20.66	P2/	87	584	g	30.6	9.89	10.97	0.00	0.00	0.00	0.97	0.03	0.00	0.00	0.00	28.290625	-1.028377	0.019429	-0.000141	0.544
P17.18	P3/	90	1130	d	59.5	7.28	7.80	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	28.290625	-1.028377	0.019429	-0.000141	0.544
P20.1	P3/	89	630	d	78	4.18	4.69	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	33.658749	-1.041913	0.015383	-0.000087	0.257
R18.4	P3/	89	658	d	80	3.70	4.21	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	33.658749	-1.041913	0.015383	-0.000087	0.257
K11.8	P3/	81	237	d	75	4.83	5.34	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	33.658749	-1.041913	0.015383	-0.000087	0.257
Q19.70	P3/	87	389	g	63.5	6.74	7.25	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	33.658749	-1.041913	0.015383	-0.000087	0.257
Q19.72	P3/	87	390	d	60.4	7.16	7.68	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	33.658749	-1.041913	0.015383	-0.000087	0.257
O15.14	P3/	88	477	g	70	5.75	6.26	0.00	0.25	0.75	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	33.658749	-1.041913	0.015383	-0.000087	0.257
N15.12	P3/	88	460	d	74.2	4.99	5.50	0.00	0.99	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	33.658749	-1.041913	0.015383	-0.000087	0.257
HS.373	P3/	80	32	d	71.6	5.47	5.99	0.00	0.51	0.49	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	33.658749	-1.041913	0.015383	-0.000087	0.257
HS.4141	P3/	81	217	d	77.1	4.38	4.90	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	33.658749	-1.041913	0.015383	-0.000087	0.257
HS.370	P3/	80	15	g	70.8	5.61	6.12	0.00	0.38	0.62	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	33.658749	-1.041913	0.015383	-0.000087	0.257
Q20.66	P3/	87	581	d	41	10.29	10.80	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	33.658749	-1.041913	0.015383	-0.000087	0.257
Q20.66	P3/	87	579	g	47	9.12	9.64	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	33.658749	-1.041913	0.015383	-0.000087	0.257
HS.359	P3/	80	39	d	23	16.26	16.77	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	33.658749	-1.041913	0.015383	-0.000087	0.257
HS.367	P3/	80	38	d	34.8	11.85	12.36	0.00	0.00	0.00	0.15	0.85	0.00	0.00	0.00	33.658749	-1.041913	0.015383	-0.000087	0.257
K11.7	P4/	81	232	g	72.5	4.62	5.61	0.00	0.70	0.30	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	40.59378	-1.318328	0.018488	-0.000096	0.494
Q18.16	P4/	87	375	d	67.1	5.38	6.37	0.00	0.31	0.69	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	40.59378	-1.318328	0.018488	-0.000096	0.494

Annexe 4: Il est possible de standardiser des intervalles de classes différents à partir des taux de survie s_x et l_x . A Romain-la-Roche, nous avons choisi de ramener les intervalles de trois ans à l'année à partir des valeurs de survie (s_x) fournies dans le Tableau 1. Par exemple sachant que $S_{0.3} = 0,707$, alors la valeur de survie correspondant à une année au sein de cet intervalle se calcule de la manière suivante :

$S'_{0.1} = \sqrt[3]{0,707} = \mathbf{0,891}$. On retrouve donc cette valeur dans la table de vie standardisée du Tableau 2 pour $S'_{0.1}$, $S'_{1.2}$, $S'_{2.3}$.

De la même manière connaissant les valeurs fournies dans le Tableau 1 pour l'intervalle $S_{3.6} = 0,608$, alors la valeur de survie correspondant à une année au sein de cet intervalle se calcule de la manière suivante :

$S'_{3.4} = \sqrt[3]{0,608} = \mathbf{0,847}$. On retrouve donc cette valeur dans le Tableau 2 pour $S'_{3.4}$, $S'_{4.5}$, $S'_{5.6}$. Le calcul s'applique ensuite de la même manière dans le reste de la colonne.

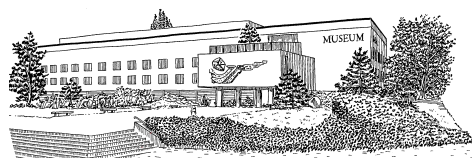
Annex 4: It is possible to standardize different age intervals from survival rates s_x et l_x . At Romain-la-Roche, we transformed age intervals of 3 years to 1 year starting from survivorship values (s_x) from Table 1. For example, knowing that $S_{0.3} = 0,707$, then survivorship value corresponding to 1 year within this interval is calculated as : $S'_{0.1} = \sqrt[3]{0,707} = \mathbf{0,891}$. One can find this value in the standardized life table of the Table 2 for $S'_{0.1}$, $S'_{1.2}$, $S'_{2.3}$. In the same way, knowing survivorship values in the Table 1 for the interval $S_{3.6} = 0.608$, then survivorship value corresponding to 1 year within this interval is calculated as :

$S'_{3.4} = \sqrt[3]{0,608} = \mathbf{0,847}$. One can find this value in the standardized life table of the Table 2 for $S'_{3.4}$, $S'_{4.5}$, $S'_{5.6}$. Then the same way of calculation is used for the rest of the entire row.

R E V U E D E PALÉOBIOLOGIE

ISSN 1661-5468

VOL. 29, N° 2, 2010



Muséum d'Histoire Naturelle • Ville de Genève • Suisse