



**HAL**  
open science

# Évolution morphométrique et Biogéographie des Léporidés dans les environnements méditerranéens au Pléistocène. Implications socio-économiques pour les sociétés humaines.

Maxime Pelletier

► **To cite this version:**

Maxime Pelletier. Évolution morphométrique et Biogéographie des Léporidés dans les environnements méditerranéens au Pléistocène. Implications socio-économiques pour les sociétés humaines.. Archéologie et Préhistoire. Aix-Marseille Université, 2018. Français. NNT: . tel-01951363

**HAL Id: tel-01951363**

**<https://theses.hal.science/tel-01951363>**

Submitted on 22 Jun 2020

**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.

**Discipline : Préhistoire**

**THÈSE**

présentée pour obtenir le grade de

**DOCTEUR**

par Maxime PELLETIER

---

**Évolution morphométrique et Biogéographie des Léporidés  
dans les environnements méditerranéens au Pléistocène  
Implications socio-économiques pour les sociétés humaines**

---

Sous la codirection de : Jean-Philip BRUGAL

Co-directeur : Arturo MORALES-MUÑIZ

**Soutenue le 07/09/2018 devant le jury :**

<b>Jean-Philip BRUGAL</b> , Directeur de recherche, CNRS, LAMPEA	Directeur
<b>Thomas CUCCHI</b> , Chargé de recherche, CNRS, MNHN	Rapporteur
<b>Gloria CUENCA-BESCÓS</b> , Professeure, Université de Saragosse, Dpto. Ciencias de la Tierra	Rapporteuse
<b>Emmanuel DESCLAUX</b> , Archéologue départemental, Conseil Départ. Alpes-Maritimes, CEPAM	Invité
<b>Sophie MONTUIRE</b> , Directrice d'études, EPHE, Biogéosciences	Examinatrice
<b>Arturo MORALES-MUÑIZ</b> , Professeur, Université Autonome de Madrid, Dpto. de Biología	Co-directeur
<b>Alfred SANCHIS SERRA</b> , Conservateur, Musée de Préhistoire de Valence	Examineur
<b>Montserrat SANZ</b> , Chercheuse postdoctorante, Université Complutense de Madrid	Invitée





# Remerciements

---

Au travers ces quelques lignes, je tiens à remercier l'ensemble des personnes ayant contribué de près ou de loin à l'aboutissement de ce travail.

Je tiens tout d'abord à remercier mes deux directeurs de thèse Jean-Philip Brugal et Arturo Morales-Muñiz d'avoir accepté de codiriger ce travail. Arturo, merci pour votre disponibilité, vos corrections et pour ces discussions très enrichissantes. Jean-Philip, merci d'avoir cru en moi et en ce sujet dès notre première rencontre. Merci pour votre soutien, votre encadrement et vos encouragements. Je vous remercie tous les deux de m'avoir fait confiance sur cet ambitieux projet et j'espère sincèrement que nous pourrons continuer cette fructueuse collaboration dans le futur.

Je souhaite remercier l'Université d'Aix-Marseille et la fondation A\*MIDEX pour leur soutien financier sans quoi ce projet n'aurait pu voir le jour.

Je suis profondément reconnaissant envers les membres du jury, Thomas Cucchi, Gloria Cuenca-Bescós, Emmanuel Desclaux, Sophie Montuire, Alfred Sanchis et Montserrat Sanz, qui me font l'honneur de juger ce travail. Je remercie, par ailleurs, les membres de mon comité de suivi de thèse pour leurs conseils : Christiane Denys et Jean-Luc Guadelli.

Je remercie l'ensemble des membres du LAMPEA de m'avoir soutenu durant ces quelques années. Je tiens à remercier en premier lieu Yvette Barnier d'avoir assuré les lourdes tâches administratives que je lui ai imposé lors de mes très nombreux déplacements. Un grand merci à Philippe Fernandez, Pierre Magniez et Vincent Ollivier, pour vos conseils et votre bienveillance. Je remercie les différents directeurs Jean-Pierre Bracco puis Estelle Herrscher de leur accueil. Enfin, je suis très reconnaissant envers Sandrine Cabut pour les questions statistiques et Dominique Commelin pour son aide très précieuse à la bibliothèque de l'unité.

J'adresse toute ma reconnaissance à Allowen Evin qui a été d'une aide inestimable dans l'élaboration de ma méthodologie de travail. Merci de m'avoir reçu à Montpellier, d'avoir consacré énormément de ton temps pour répondre à mes questions, pour tes relectures et tes conseils.

Je tiens d'autre part à remercier (pêle-mêle !) toutes les personnes que j'ai eu l'occasion de rencontrer au sein des différentes structures dans lesquelles j'ai eu la chance d'étudier des collections actuelles et fossiles. Mes remerciements concernent Cécile Callou et Aurélie Verguin du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, ainsi que Jean-Christophe Castel, Jacqueline Studer et Manuel Ruedi du Muséum d'Histoire Naturelle de Genève, qui m'ont permis d'accéder (parfois à plusieurs reprises) aux collections de léporidés actuels. Je remercie Alain Mante et Lidwine Le Mire Pecheux de m'avoir permis d'organiser une journée de collecte de squelettes de lapins sur l'île de Riou. À cet égard, un grand merci à Marie Matu, Angela Fuggi, Simone Mulazzani, Antigone Uzunidis et aux gardes-moniteurs du parc national des Calanques de m'avoir accompagné lors de cette (belle) journée. Je tiens également à remercier Roland et Catherine Nony pour m'avoir accordé l'accès à leur terrain lors du chantier de fouille de la Garenne à Gensac-la-Pallue, ainsi que l'ensemble des personnes ayant participé à cette mission.

Mes pensées vont également à Laurence Bourguignon, Jean-Yves Crochet et toute l'équipe scientifique du Bois-de-Riquet. Merci de m'avoir accordé votre confiance pour l'étude des léporidés depuis toutes ces années. L'étude de cette collection constitue la pierre angulaire et le point de départ de mon travail de thèse. Je remercie très chaleureusement Emmanuel Desclaux, Sylvie de Galleani et le Conseil Départemental des Alpes-Maritimes de m'avoir si bien accueilli lors de mon séjour au Laboratoire Départemental de Préhistoire du Lazaret. Merci Emmanuel, je te dois

---

beaucoup dans l'avancée de mon travail. Je n'oublie pas non plus les quelques allers-retours entre le laboratoire et Villefranche... par la Corniche !

J'exprime toute ma gratitude au Professeur Henry de Lumley, directeur de l'Institut de Paléontologie Humaine, d'avoir répondu favorablement à ma demande d'accès à de nombreuses collections. À ce sujet, je tiens également à remercier Khalid El Guennouni et Samir Khatib pour leur accueil au Laboratoire de Préhistoire Nice-Côte d'Azur, Pierre-Elie Moullé et Almudena Arellano du Musée de Préhistoire Régionale de Menton, Bertrand Roussel du Musée de Terra Amata à Nice, ainsi qu'Anne-Marie Moigne et l'ensemble des membres du Centre Européen de Recherches Préhistoriques de Tautavel.

Une grande part de mes remerciements s'adressent à Jean-Jacques Cleyet-Merle et à toute l'équipe du Muséum National de Préhistoire des Eyzies-de-Tayac-Sireuil, en particulier Stéphane Madeleine, Bernard Nicolas, Peggy Jacquement, André Morala et Alain Turq pour leur grande gentillesse et leur disponibilité. Je remercie aussi Pierre-Jean Texier de m'avoir confié les collections de Pié Lombard et de la Combette, Liliane Meignen pour celle des Canalettes, ainsi qu'Evelyne Crégut-Bonnoure au Musée Reqien d'Avignon pour celles de la Grotte des Cèdres, de l'aven des Planes et du Coulet des Roches. Merci Evelyne de m'avoir également proposé d'intégrer les équipes scientifiques de ces deux derniers gisements. Un immense merci à Jean-Philip Brugal d'avoir, aussi, participé activement aux demandes pour accès à de nombreuses collections fossiles. Je souhaite également remercier Emmanuel Robert et Pierre Mein de l'Université Claude Bernard à Lyon I pour l'accès aux collections de Perrier, Saint-Vallier, Jaurens et Balaruc I.

J'adresse mes remerciements à Montserrat Sanz et Joan Daura de m'avoir confié les lapins de Canyars et de la Cova del Rinoceront. À cet égard, je remercie João Zilhão d'avoir accepté de partager son bureau à l'Université de Barcelone lors de l'étude et pour ses conseils avisés. Également à Barcelone, je remercie Vicent Vicedo et Jaume Gallemi pour l'accès à la série de Cueva Victoria au Musée de Sciences Naturelles. Merci à Alfred Sanchis et Helena Bonet Rosado pour l'accueil au Musée de Préhistoire de Valence. Cher Alfred, un grand merci pour m'avoir confié toutes ces collections, ainsi que pour votre gentillesse et votre disponibilité. Je remercie Bertila Galván et Leopoldo Pérez Luis pour les lapins d'El Salt, ainsi que Valentín Villaverde, Manuel Pérez Ripoll et Cristina Real pour la collection de la Cova de les Cendres. Enfin, je tiens à remercier Jonathan Haws et Nuno Bicho pour ce beau séjour à l'Université de l'Algarve autour de la collection de Picareiro. Merci à Miguel Ramalho du Musée de Géologie de Lisbonne de m'avoir permis d'accéder à la série de Furninha, et merci à Anthony E. Marks de m'avoir confié les lapins de Galeria Pesada. Bien sûr, je n'oublie pas l'extrême gentillesse de Claudio Berto et Marta Arzarello lors de mon séjour à l'Université de Ferrare.

Merci à Oumar Akerraz de l'Institut National des Sciences de l'Archéologie et du Patrimoine de Rabat de m'avoir accueilli pour l'étude de léporidés marocains. Un merci tout particulier à Bouchra Bougariane à qui je dois beaucoup pour ma venue et Émilie Campmas d'être à l'initiative de ces premiers contacts au Maroc. Merci aussi à Roland Nespoulet, Mohamed Abdeljalil El Hajraoui et Emmanuelle Stoetzel de m'avoir reçu à El Mnasra et à Samir Zouhri de m'avoir permis l'accès à Tamaris I. Je remercie également Jean-Paul Raynal et Denis Geraads pour l'accès aux restes de la grotte des Rhinocéros et de la grotte des Félines.

Je tiens également à remercier les membres de PACEA à Bordeaux qui ont également grandement contribué à ce travail. Un grand merci à, Myriam Boudadi-Maligne et Jean-Baptiste

---

---

Mallye pour l'Igüe du Gral notamment (et Jean-Christophe Castel !), mais aussi pour votre soutien sans failles et votre confiance depuis mon master. Merci pour vos conseils, vos relectures, sans oublier votre amitié. Des remerciements tout particuliers à Éric Pubert et Catherine Morel-Chevillet pour leur entière disponibilité, leur gentillesse et leur bonne humeur. Merci à Dominique Armand pour l'accès aux collections de Camp de Peyre et de Gavaudun, ainsi qu'à Mathieu Langlais et Sandrine Costamagno pour m'avoir permis d'intégrer le projet de l'abri Murat. Je tiens également à remercier Yann Heuzé, Ronan Ledevin et Frédéric Santos pour leur inestimable aide tant en morphométrie géométrique qu'en statistiques. Et merci à Arnaud Lenoble qui m'a beaucoup appris... sur les chauves-souris !?! mais pas seulement.

Difficile de trouver les mots pour Bruno Maureille, qui m'a toujours accompagné, depuis le début... Des premiers chantiers de fouilles aux premières publications en passant par les huitres des Pradelles jusqu'aux cochons grillés de Regourdou. En fait, merci tout simplement. Il est plus qu'évident que sans toi, je n'aurai jamais écrit ces quelques lignes...

Finalement, ce travail ne serait jamais arrivé à son terme sans le soutien des potes. Merci Antho, pour tes tutos c'est évident, mais surtout pour ces bons moments passé ensemble. Sois en assuré, ce n'est que le début ! Merci Caro et Chap, pour vos relectures et encouragements bien évidemment, mais surtout pour tout le temps passé à vos côtés. Aaaaah Manu ! Merci d'être aussi dégénéré (surtout ne changes pas !) et, entre autre, pour la semaine « studieuse » en Ariège, ça m'a beaucoup aidé. Merci Brad et pas seulement parce que tu relis mes abstracts, mais avant tout parce que tu es un super mec ! Plus qu'un clin d'œil à mes complices Jean-Phi et Sylvain, vous êtes au top ! Mention spéciale Umami aux camarades Selim et Alex, évidemment. J'ai failli oublier Mr Muth !? Merci aux amis « aixois » : Simone, Angela, Alessandra, Antigone et « bordelais » : Ely, Léa, Sofia, Marion, Monica, M-C, Antoine, Laure et Erwan (j'aurai pu faire une catégorie « breton »). Bien sûr, merci aux coéquipiers de l'UST et de l'ECOS ! Et comment ne pas remercier les meilleurs amis de la Terre, mes véritables piliers : Simon, Samuel, Marion, Alexis, Maud (et Luce !). Merci d'avoir toujours été là !

Un immense merci (mais pas quinze !) à ma famille. Merci à mes parents et à Pauline de m'avoir sans cesse encouragé et d'y avoir cru (bien plus que moi, c'est certain). Il est trop compliqué de coucher sur ce papier les mots pour vous dire à quel point vous êtes importants. Un grand merci aussi à mes grands-parents, à tatie Zabou, à jolie-maman et toute ma belle-famille pour vos petits messages d'encouragements si importants. Enfin, un énorme big up à Margot (le titus) pour ton aide à la garenne, au nettoyage de lapins morts et pour ton soutien.

Marie, je ne te remercierai jamais assez pour tout ce que tu représentes et pour ce que tu fais pour moi. Merci pour tout...

---



*à Marie,*

*à ma famille,*

*à la mémoire de mon grand-père...*



# Sommaire

---

## Chapitre 1 - Contexte d'étude et Problématique

---

Introduction générale.....	13
I. Contexte systématique des Léporidés.....	15
II. Problématiques.....	19

## Chapitre 2 - Matériel et Méthodes

---

I. Matériel.....	25
II. Méthodes.....	34

## Chapitre 3 - Eco-éthologie et Variabilité des léporidés actuels

---

I. Eco-éthologie générale.....	47
II. Référentiel actualiste : de nouveaux résultats.....	58
III. Conclusions.....	70

## Chapitre 4 - Les populations fossiles

---

I. Les léporidés du Pléistocène inférieur.....	75
II. Les léporidés du Pléistocène moyen.....	86
III. Les léporidés du Pléistocène supérieur.....	116
IV. Conclusions.....	148

## Chapitre 5 – Synthèse et discussion générale

---

I. L'apport des populations actuelles.....	153
II. Évolution des Léporidés au cours du Pléistocène.....	156
III. Paléobiogéographie des Léporidés.....	164
IV. Données paléoenvironnementales.....	178
V. Paléoécologie des léporidés : implications et conséquences.....	185
VI. Conclusion générale et perspectives.....	189

<b>Bibliographie.....</b>	<b>193</b>
---------------------------	------------

<b>Table des matières.....</b>	<b>225</b>
--------------------------------	------------

<b>Annexes.....</b>	<b>243</b>
---------------------	------------

---





---

# **Chapitre 1 :**

## **Contexte d'étude et Problématique**

---

« Mélancolie du temps qui passe  
et surtout, du temps qui est passé  
et ne reviendra plus »

« *Vieux* » - *Du simple au néant* (2007),  
*Les Ogres de Barback*

---



## Introduction générale

---

Le Pléistocène, époque géologique comprise entre 2,58 millions d'années (Ma) et 11 700 ans, est avec l'Holocène l'une des deux subdivisions du Quaternaire (Gibbar et Head, 2009). Cette période est caractérisée par la diversification biologique et culturelle des sociétés humaines, ainsi que par l'alternance de cycles climatiques glaciaires et interglaciaires. Ces derniers vont, particulièrement dans la partie septentrionale de l'Ancien Monde, non seulement modifier les paysages mais également jouer un rôle prépondérant dans l'histoire évolutive et la démographie des communautés fauniques et des populations humaines.

Cela peut-être plus particulièrement marqué en Europe de l'Ouest, cul-de-sac géographique de l'Eurasie, marquant le « bout de course » de migrations. Ce territoire relativement restreint contient plusieurs grandes chaînes de montagnes (de plus de 1000 m d'altitude), de grands cours d'eau et des péninsules (e.g., ibérique, italique, balkanique) qui en font un paysage hétérogène conditionnant les déplacements et les peuplements des faunes et des groupes humains selon les différentes régions. S'ajoutant à ces particularités d'ordre géographique, l'impact climatique est au centre des débats, non seulement afin de comprendre les phénomènes d'extinctions, de migrations ou de différenciations des espèces, mais également car il joue un rôle dans les innovations des cultures matérielles et les comportements des groupes paléolithiques.

Une des manières d'appréhender l'impact des changements climatiques sur les écosystèmes terrestres, ayant ainsi rythmé la distribution et la dispersion des hominés sur le Vieux Continent, consiste en l'étude paléontologique et paléoécologique des associations fauniques. Parmi les espèces communes de ces paysages, on trouve principalement les communautés de grands herbivores telles que les rennes, les chevaux ou encore les bisons, qui composaient probablement l'essentiel de la subsistance des populations paléolithiques (e.g., Richards et Trinkaus, 2009), des prédateurs en concurrence directe comme les grands carnivores (e.g., hyènes des cavernes, loups ; Boudadi-Maligne, 2010 ; Discamps, 2011), mais aussi des espèces de tailles plus modestes très présentes sur le pourtour méditerranéen telles que les léporidés.

Les léporidés sont des animaux que l'on trouve fréquemment, et parfois en grand nombre, dans les gisements paléontologiques et archéologiques du Quaternaire européen. Paradoxalement, ces espèces ont par le passé très souvent été délaissées dans les études paléontologiques et paléoenvironnementales, du fait de la grande variabilité de ce groupe et de leur capacité à s'adapter aisément aux changements environnementaux (López-Martínez, 1989 ; De Marfa, 2009). Plus récemment, ils ont fait l'objet d'un renouveau des recherches en archéozoologie, suite au débat sur l'exploitation des petits gibiers au Pléistocène supérieur, complété par des travaux en taphonomie (Cochard, 2004a ; Sanchis, 2010 ; Lloveras, 2011).

Le constat est tout autre en paléontologie. Bien que le Pléistocène soit une époque clef pour l'évolution de ces animaux, durant laquelle apparaissent entre autres les lièvres et les lapins européens actuels (Donard, 1982 ; López-Martínez, 1989 ; De Marfa, 2009 ; Pelletier et al., 2015a), la systématique et la phylogénie des léporidés pléistocènes reste actuellement mal connue, au regard de données extrêmement dispersées dans le temps (2,5 Ma d'évolution) et l'espace (Europe occidentale).

Ce travail vise donc à mieux cerner les dynamiques évolutives de cette famille, ainsi que les facteurs pouvant en être à l'origine. Ces résultats seront replacés dans leur contexte paléoenvironnemental et paléoécologique, dans la perspective d'être ensuite mis en parallèle avec les dynamiques humaines, qu'elles soient biologiques ou culturelles (*sensu lato*).



## I. Contexte systématique des Léporidés

Les léporidés (*Leporidae*) sont, avec les ochotonidés (*Ochotonidae*), de petits mammifères appartenant à un ordre relativement restreint : les lagomorphes (*Lagomorpha*). Cet ordre se divise actuellement en 12 genres, répartis en près de 90 espèces à travers le monde (Figure 1). La famille des léporidés est composée de 11 genres et 62 espèces (Hoffmann et Smith, 2005 ; IUCN, 2017), principalement représentés en Europe par les lapins (genre *Oryctolagus*) et les lièvres (genre *Lepus*).

Avant le Pliocène, plusieurs genres de léporidés, aujourd'hui disparus, étaient présents sur le Vieux Continent, notamment *Alilepus*, *Hypolagus*, *Trischizolagus* et, de façon plus discutable, *Serengetilagus* (López-Martínez, 2008 ; Flynn *et al.*, 2014). Alors qu'*Alilepus* est actuellement considéré comme l'ancêtre commun le plus probable à la plupart des genres de léporidés, *Trischizolagus* est vraisemblablement l'ancêtre le plus récent aux *Oryctolagus* et *Lepus* (Averianov et Tesakov, 1997 ; Patnaik, 2002 ; López-Martínez, 2008). En outre, les données moléculaires placent la divergence de ces derniers entre 12 et 11 Ma en Asie ou en Amérique du Nord (Matthee *et al.*, 2004 ; Ge *et al.*, 2013). Mais cela est en revanche loin d'être corroboré avec ce qui est actuellement connu dans le registre paléontologique. En effet, ces deux genres ne sont enregistrés que bien plus tard dans le registre fossile : il y a environ 3,5 Ma pour *Oryctolagus* en Europe occidentale et il y a environ 2,5 Ma pour *Lepus* en Amérique du Nord (López-Martínez, 2008).

### 1. Origine des lapins européens

La première mention du genre *Oryctolagus* est signalée dans les niveaux pliocènes du gisement de Layna à Soria, Espagne. L'espèce décrite, *O. laynensis* (López-Martínez, 1977), est essentiellement présente en Espagne entre 3,5 et 2 Ma (López-Martínez, 2008) et montre des caractères morphologiques « archaïques », parmi lesquels une tubérosité deltoïde bien développée, un ischium court et robuste ainsi qu'un trochanter fémoral médial marqué. La troisième prémolaire inférieure (p3) est décrite comme possédant un antéroconide vestibulaire de plus grande taille que l'antéroconide lingual, et de taille similaire au protoconide (Figure 2B ; López-Martínez, 1989).

Au début du Pléistocène (il y a environ 2,5 Ma), une autre espèce de lapin apparaît en France nommée *O. lacosti*. Elle est présente dans les gisements de Perrier en Auvergne (De Marfà et Mein, 2007), Saint-Vallier dans la Drôme (Guérin *et al.*, 2004 ; Martín-Suárez et Mein, 2004) et Montoussé-5 dans les Hautes-Pyrénées (Clot, 1975 ; Chaline *et al.*, 2000). Sa distribution géographique s'est élargie, autour de 2 Ma, jusqu'en Italie à Monte Peglia dans la région de l'Ombrie (van der Meulen, 1973 ; López-Martínez, 1980). Cette espèce se distingue d'*O. laynensis* principalement par sa grande taille, similaire aux lièvres européens actuels (De Marfà et Mein, 2007). Mais elle partage bien des caractéristiques morphologiques typiques du genre *Oryctolagus* telles qu'une échancrure acétabulaire de l'os coxal relativement fermée, un foramen mentonnier large et positionné très près de la p3, cette dernière étant caractérisée par deux grands antéroconides et un antéroflexide profond aux bords convergents vers l'intérieur de la dent (Figure 2C). D'après López-Martínez (2008), *O. laynensis* et *O. lacosti* ont évolué indépendamment l'un de l'autre, respectivement

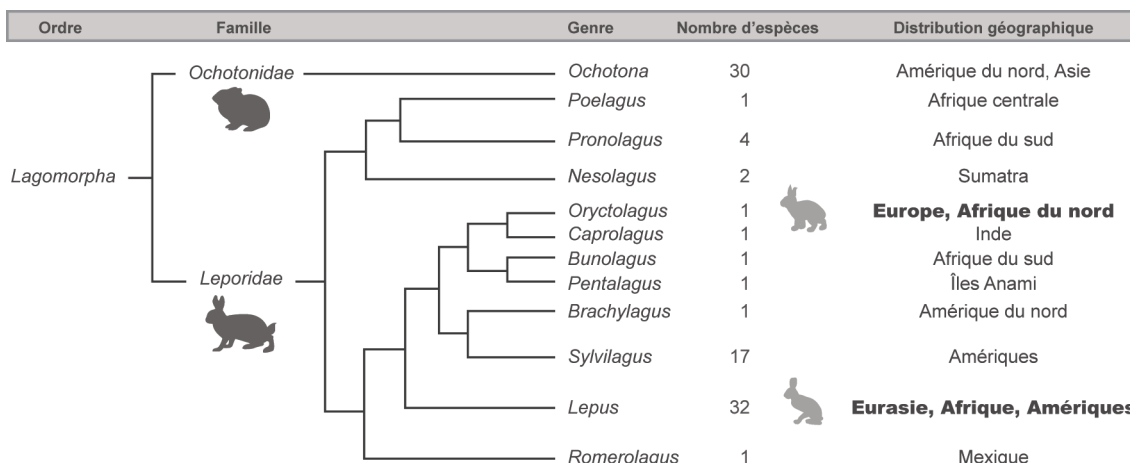
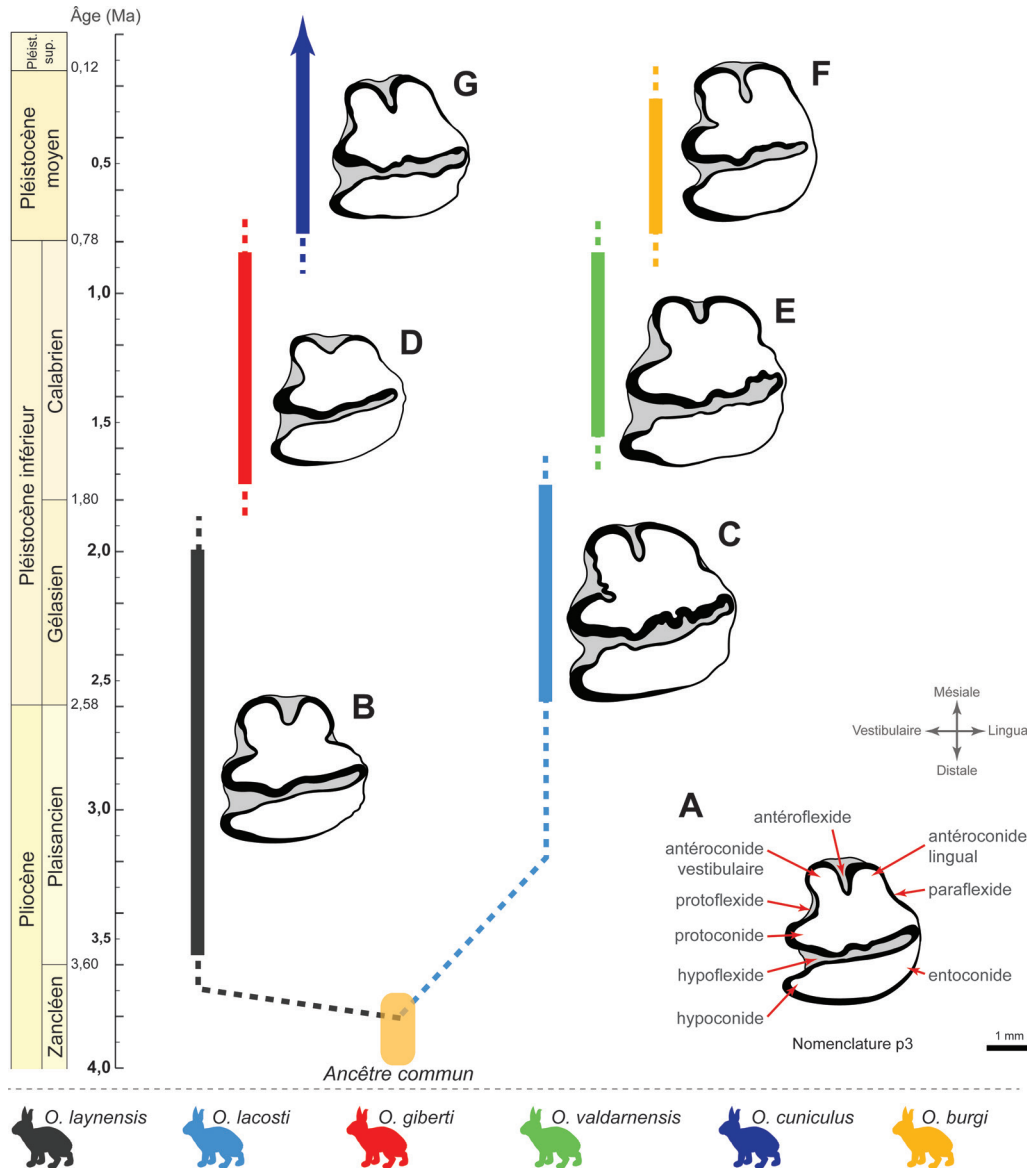


Figure 1 : Composition et phylogénie de l'ordre des lagomorphes (modifié d'après Robinson et Matthee, 2005).



**Figure 2 :** Schéma évolutif actuellement proposé pour le genre *Oryctolagus* en Europe occidentale (modifié d'après Pelletier *et al.*, 2015a). A : Terminologie dentaire de la p3 (Palacios et López-Martínez, 1980) ; B : p3 d'*O. laynensis* de Fonelas P-1 (Laplana et Blain, 2007) ; C : p3 d'*O. lacosti* de Perrier (*ce travail*) ; D : p3 d'*O. giberti* de la Cueva Victoria (De Marfà, 2008) ; E : p3 d'*O. valdamensis* de Valdarno (Angelone et Rook, 2012) ; F : p3 d'*O. burgi* de Valdemino (Nocchi et Sala, 1997a) ; G : p3 d'*O. cuniculus* de Pont d'Ambon (Donard, 1982).

dans la péninsule Ibérique et dans le Sud-Est de la France et en Italie, depuis un ancêtre commun ayant occupé plus largement l'Europe au Pliocène.

Deux nouvelles espèces, rapportées à la seconde moitié du Pléistocène inférieur, ont été récemment décrites, respectivement dans les péninsules ibérique et italique. D'un côté en Espagne, *O. giberti*, est identifiée dans les niveaux de la Cueva Victoria (Murcia), datés autour de 0,9 Ma, et pourrait potentiellement être une espèce de transition entre *O. laynensis* et le lapin sauvage actuel, *O. cuniculus* (De Marfà, 2008). Cette espèce semble s'étendre géographiquement à la fin de cette période, notamment dans le Sud-Est de la France. Elle est notamment identifiée dans les gisements de

Bois-de-Riquet dans l'Hérault ou encore à la grotte du Vallonnet dans les Alpes-Maritimes (Pelletier *et al.*, 2015a). *O. giberti* est décrit comme étant plus petit que les lapins actuels, possédant à la fois plusieurs caractères morphologiques modernes (e.g., morphologie de la p3 se rapprochant de celle de *O. cuniculus* ; Figure 2D) et ancestraux (e.g., tubérosité deltoïde prononcée, ischion court et robuste, trochanter fémoral médial très développé comme chez *O. laynensis*).

Parallèlement, une autre espèce distincte, *O. valdamensis*, est présente simultanément, mais uniquement en Italie durant la seconde moitié du Pléistocène inférieur. Elle est décrite à partir du matériel issu du gisement de Valdarno (Angelone et

Rook, 2012) et se trouverait à Montagnola Senese en Toscane (Fondi, 1972), à Pietrafitta dans la région de l'Ombrie (Argenti et Kotsakis, 2009) et à Pirro Nord dans la région des Pouilles (Angelone, 2013). Ce lapin de grande taille, proche de celle des lièvres en Europe, possède une p3 avec un antéroconide lingual plus large que l'antéroconide vestibulaire, un antéroflexide profond ainsi qu'un paraflexide marqué (Figure 2E). Cette forme pourrait être phylogénétiquement liée à *O. lacosti* et *O. burgi*, lapin du Pléistocène moyen d'Italie.

Cette dernière espèce apparaît à Valdemino en Ligurie vers 0,6 Ma (Nocchi et Sala, 1997a ; Sala et Masini, 2007). Elle ne serait présente qu'au Pléistocène moyen, entre 0,8 et 0,1 Ma, et limitée à cette région de la péninsule italienne (López-Martínez, 2008), bien qu'elle n'ait été retrouvée que sur ce seul et unique gisement. Morphologiquement similaire à *O. lacosti*, *O. burgi* est en revanche de taille intermédiaire entre ce dernier et *O. cuniculus*. L'une des principales caractéristiques de ces lapins est la morphologie de la p3, qui possède des antéroconides de même taille et un antéroflexide avec des bords intérieurs non convergents vers l'intérieur de la dent (Figure 2F ; Nocchi et Sala, 1997a).

Le Pléistocène moyen est également marqué par l'apparition du lapin de Garenne, *O. cuniculus*, dernier représentant actuel du genre, il y a environ 0,6 Ma. Sa première occurrence est connue en Andalousie sur le gisement de Cúllar de Baza (López-Martínez, 1989), puis cette espèce va rapidement se répandre dans toute l'Europe occidente-méridionale (Callou, 2003 ; Pelletier *et al.*, 2015a). Bien que soumis aux oscillations climatiques du Pléistocène, sa répartition géographique actuelle est en grande partie due à des déplacements récents réalisés ou favorisés par l'Homme durant les temps historiques (Callou, 1995, 2003 ; Irving-Pease *et al.*, 2018).

Au sein de cette espèce, Donard (1982) distingue quatre sous-espèces pléistocènes : 1) *O. c. lunellensis* découverte dans la grotte de Lunel-Viel I dans l'Hérault (probablement datée du stade isotopique 9) ; 2) *O. c. grenalensis* décrite dans plusieurs gisements du Sud de la France entre les stades isotopiques 6 et 5 ; 3) *O. c. algirus* (= *O. c. huxleyi*), datée du stade isotopique 3 et aujourd'hui toujours présente dans le Sud-Est de la péninsule Ibérique ; et enfin 4) *O. c. cuniculus*, qui désigne les populations actuelles du reste de l'Europe. Des analyses génétiques ont montré que ces deux dernières sous-espèces appartiennent à

deux lignées mitochondriales distinctes (Biju-Duval *et al.*, 1991), appelées respectivement A (pour *O. c. algirus*) et B (pour *O. c. cuniculus*). D'après Donard (1982), la filiation linéaire entre *O. c. lunellensis*, *O. c. grenalensis* et *O. c. algirus* est hautement probable, alors que la séparation génétique entre *O. c. algirus* et *O. c. cuniculus* ne se serait effectuée qu'à l'Holocène. En outre, Crégut-Bonnourre (1995) distingue les populations de la fin du Pléistocène moyen du Sud-Est de la France de celles du Sud-Ouest en définissant une sous-espèce distincte, *O. c. baumensis*, dérivant de la forme *O. c. grenalensis*.

Deux lignées distinctes auraient donc évolué en Europe au cours du Pléistocène (Figure 2) : d'un côté une lignée originaire de la péninsule Ibérique et ayant abouti à l'espèce actuelle de lapin (*O. laynensis* - *O. giberti* - *O. cuniculus*), et de l'autre une lignée principalement identifiée en Italie, aujourd'hui éteinte (*O. lacosti* - *O. valdarnensis* - *O. burgi*).

L'origine de la présence du lapin en Afrique du Nord est également une question sujette à discussions. Au vu de la rareté des données paléontologiques pléistocènes et du manque de fiabilité des contextes taphonomiques, deux hypothèses sont privilégiées. La première hypothèse avance une dispersion naturelle de l'espèce au Pléistocène moyen ou supérieur par le détroit de Gibraltar (Callou, 2003). Les fluctuations du niveau marin lors des changements climatiques pléistocènes ont régulièrement raccourci la distance séparant les deux continents, bien qu'il n'y ait jamais eu de pont entre l'Europe et l'Afrique durant le Quaternaire (e.g., Collina-Girard, 2001 ; Gibert *et al.*, 2003). L'arrivée naturelle du lapin en Afrique du Nord n'aurait alors pu se faire que de manière accidentelle, par un processus de dispersion passive\*. La seconde possibilité résulterait d'une introduction par l'Homme au cours de l'Holocène, comme cela a été démontré pour de nombreux petits mammifères (e.g., Cucchi *et al.*, 2002 ; Cosson *et al.*, 2005). Selon les études de Bougariane *et al.* (2013) sur de nombreux restes de léporidés du Pléistocène supérieur à l'Holocène au Maroc, le lièvre endémique (*Lepus capensis*) domine dans tous les assemblages du Pléistocène supérieur, et ce n'est qu'à partir du Néolithique que l'on observe une forte augmentation de la proportion des lapins dans les sites archéologiques.

\* La dispersion passive désigne le processus de colonisation d'un nouveau territoire par une espèce dont les capacités de déplacement autonome sont nulles ou limitées. Ce sont donc des forces extérieures (e.g., le vent, l'eau) qui déplacent les individus. Se reporter à Granjon et Duplantier (1989), Censky *et al.* (1998) ou encore Ali et Huber (2010) pour différents exemples.



Quel que soit le scénario considéré, les analyses génétiques (Hardy *et al.*, 1995) montrent que les lapins du Maroc appartiennent à la ligné mitochondriale A, indiquant leur lien phylogénétique avec les populations du Sud-Ouest de la péninsule Ibérique et ainsi une origine commune.

## 2. Origine des lièvres européens

Le genre *Lepus* est probablement apparu en Amérique du Nord autour de 2,5 Ma (Ge *et al.*, 2013, López-Martínez, 2008) avant de gagner rapidement l'Europe où il est reconnu dans différents gisements dès la seconde moitié du Pléistocène inférieur des Carpates et des Balkans (Kretzoi, 1956 ; Fladerer, 1987 ; Terzea, 1996 ; Paunović and Jambršić, 1997), d'Allemagne (Maul, 2001), d'Italie (van der Meulen, 1973), de France (Pelletier *et al.*, 2015a) et d'Espagne (Galobart *et al.*, 2003 ; De Marfà, 2009 ; López-Jiménez *et al.*, 2018). Malheureusement, le nombre limité de restes de lièvres couplé à un processus de spéciation certainement incomplet à cette période (López-Martínez, 1980) rend encore compliqué l'identification d'espèces distinctes de *Lepus* avant le Pléistocène moyen (nommées *L. terraerubrae* par Kretzoi, 1956), période au cours de laquelle apparaissent progressivement les différentes espèces de lièvres européens.

Le lièvre ibérique (*L. granatensis*) est documenté pour la première fois à Cúllar de Baza et à Huéscar I, gisements datés du début du Pléistocène moyen (Mazo *et al.*, 1985 ; López-Martínez, 1989). Il semble avoir été régulièrement et uniquement présent dans la péninsule Ibérique jusqu'à aujourd'hui (Sesé et Sevilla, 1996). Le lièvre variable (*L. timidus*), parfois dénommé *L. praetimidus* (Jánossy, 1969 ; Fostowicz-Frelik et Gasparik, 2006), pourrait s'être différencié dans les régions les plus septentrionales et orientales d'Europe puisqu'il est retrouvé dès le début du Pléistocène moyen dans des gisements de Hongrie et du centre de l'Allemagne. Le lièvre d'Europe (*L. europaeus*) quant à lui se différencie dans les Balkans et ne semble pas atteindre l'Europe occidentale avant l'Holocène (Corbet, 1986 ; Fickel *et al.*, 2008 ; Stamatis *et al.*, 2009). Parallèlement, l'Europe abrite deux autres espèces de lièvres : le lièvre des Monts Cantabriques (*L. castroviejo*) et le lièvre des Apennins (*L. corsicanus*). Ils sont distribués respectivement dans les montagnes centrales de Cantabrie (Palacios, 1976) et dans le Sud de l'Italie (Palacios, 1996). Malgré leur isolement géographique, ces deux formes endémiques seraient

issues d'un ancêtre commun (Alves et Melo-Ferreira, 2007 ; Alves *et al.*, 2008a), qui avait probablement une plus grande distribution dans le Sud-Ouest de l'Europe au Pléistocène (Palacios, 1996). Leur concurrence directe avec d'autres espèces de lièvres (*e.g.*, *L. granatensis*, *L. timidus*), pourrait être la cause de leur isolement géographique dans ces deux zones refuges. Des restes osseux appartenant à *L. corsicanus* sont connus dès le Pléistocène moyen dans la province de Trieste (Vismara *et al.*, 2014), puis plus au sud, dans la région des Pouilles, au cours du Pléistocène supérieur (Trocchi et Riga, 2005).

Enfin, notons que malgré son signalement dans de nombreuses listes fauniques de gisements pléistocènes, notamment en Espagne (*e.g.*, Alcalde *et al.*, 1981 ; Altuna, 1990 ; Daura *et al.*, 2005), le lièvre nord-africain (*L. capensis*) ne semble jamais avoir été présent en Europe. L'attribution de restes de lièvres européens à *L. capensis* est très certainement dû au fait que tous les lièvres d'Europe du Sud précédemment cités, ont un temps été considérés comme conspécifiques par Petter (1961). Aujourd'hui, cette dénomination spécifique correspond bien aux lièvres présents dans de nombreuses régions d'Afrique et du Proche-Orient.

Le manque de données paléontologiques précises sur l'ensemble de ces formes rend difficile l'établissement d'une histoire évolutive robuste pour le genre *Lepus* pendant le Pléistocène. Actuellement, seules des études moléculaires sur des lièvres actuels permettent d'établir des relations phylogénétiques fiables et d'identifier de probables événements de spéciation (Figure 3 ; Alves *et al.*, 2003).



**Figure 3** : Schéma évolutif et relations phylogénétiques actuellement proposés pour le genre *Lepus* (d'après Alves *et al.*, 2003).

## II. Problématiques

La relative abondance des restes attribuables au genre *Oryctolagus* découverts dans un nombre important de gisements couvrant toute la période du Pléistocène contraste fortement avec notre méconnaissance du genre *Lepus*. Ainsi, un certain déséquilibre peut être constaté dans les contributions et études, avec leur cortège respectif d'espèces ou de sous-espèces, entre ces deux genres. Cela est également dû au fait que les représentants des deux genres possèdent des caractéristiques éco-éthologiques assez divergentes (cf. Chapitre 3). Les lapins sont des animaux sédentaires, grégaires, fouisseurs et ont plusieurs dizaines de prédateurs, ce qui augmente considérablement leur chance d'être trouvé dans un gisement. Les lièvres quant à eux, sont des animaux solitaires, vivant sur de très larges territoires et de taille corporelle plus importante, ce dernier trait réduisant relativement le nombre de prédateurs potentiels (cf. Chapitre 3). Bien que la résolution chronologique, la différence de documentation et l'aspect quantitatif ne soient pas comparables entre les genres, il est cependant possible de soulever des interrogations similaires sur leur histoire évolutive, façonnant notre raisonnement et nos problématiques de travail.

Le schéma évolutif complexe des léporidés amène dans un premier temps à s'interroger sur l'intégrité et la validité des espèces décrites par les différents auteurs. Tout d'abord, force est de constater que l'ensemble des formes que nous venons de lister précédemment correspondent à des périodes et des zones géographiques bien précises. Or, il est impossible au regard de ces données bibliographiques, d'appréhender leurs liens génétiques et leurs particularités écologiques qui en feraient des espèces distinctes et réelles. L'attribution spécifique dérivant de divergences génotypiques et/ou phénotypiques entre les individus dans le temps et l'espace est pourtant essentielle pour une meilleure compréhension de l'histoire évolutive des léporidés. Dans ce cas, les différences observées entre ces groupes pourraient être le résultat de variations d'ordre géographique, ne prenant pas en outre la notion de variabilité.

À notre connaissance, aucun travail de comparaison à la fois biogéographique et taxinomique (*i.e.*, inter-régional et inter-spécifique) n'a, à ce jour, été réalisé afin de discuter la valeur des caractères morphologiques et ostéométriques

diagnostics. La majorité des études utilisent la morphologie dentaire (essentiellement de la p3) ou la variation de la taille corporelle pour distinguer les différentes formes fossiles. Toutefois, la pertinence de ces critères doit être questionnée en relation avec les données sur les populations actuelles (voir Callou, 2003 ; Davis et Moreno-García, 2007). Ces études montrent par exemple l'influence non négligeable de divers paramètres environnementaux (*e.g.*, latitude, température) sur la taille corporelle dans ces populations. Cela implique l'existence d'un polymorphisme, certainement important mais aussi méconnu, chez ces espèces à la distribution géographique très vaste. Ces facteurs climatiques et environnementaux doivent impérativement être pris en considération afin d'établir une méthodologie d'étude adaptée, mais aussi de palier à d'éventuelles erreurs interprétatives. Pour cela, l'étude de populations actuelles, dont les conditions de vie locales sont connues, est un prérequis indispensable avant toute application au registre fossile.

Ce travail s'attache donc, dans un premier temps, à apporter des éléments de réponses sur l'impact des fluctuations climatiques globales du Pléistocène sur les mécanismes évolutifs et la dispersion des populations de léporidés. Bien qu'il ait été confirmé que les modifications du climat ont rapidement affecté les communautés végétales d'Europe de l'Ouest (Sánchez Goñi *et al.*, 1999, 2008), il semblerait que la réponse de ces écosystèmes soit plus complexe et varie, entre autre, en fonction de paramètres tels que la latitude (*e.g.*, Voelker, 2002 ; Sánchez Goñi *et al.*, 2008 ; Harrison et Sánchez Goñi, 2010). Afin de saisir l'évolution des lignées « léporines », il apparaît donc nécessaire d'intégrer à notre étude des comparaisons inter-régionales et inter-stadiales.

Un second point, complémentaire au précédent, concerne la nécessité de mieux cerner les liens phylétiques existant entre les différentes populations fossiles. La question est alors de savoir comment ces dernières se sont succédées dans le temps et l'espace, et si cela correspond à une réalité biologique ou à une dénomination plutôt en faveur d'un découpage chronologique. Ces successions de formes peuvent, à la faveur de conditions écologiques et environnementales particulières, traduire des phénomènes de migrations et/ou de remplacements de populations par d'autres, mieux adaptées ou plus compétitives. Deux scénarios ont ainsi pu rythmer l'évolution des différentes lignées, soit : 1) des discontinuités de peuplement, avec des ruptures et

des isolements génétiques entre populations dans des zones refuges, pouvant le cas échéant engendrer des spéciations, 2) des continuités de peuplement, avec des apports continus de gènes, pouvant révéler un polymorphisme plus ou moins important chez certaines espèces distribuées dans des biotopes variés. Cette question est primordiale puisqu'elle permet de mieux appréhender les modifications du paysage dans lequel de nombreuses espèces, dont l'Homme, ont depuis longtemps évoluées. Cela nous permettra *in fine* de mieux cerner l'histoire évolutive des léporidés, ainsi que les mécanismes responsables de leurs modifications biologiques à travers le temps et l'espace.

Enfin, cette étude paléoécologique nous conduira à nous interroger sur les interactions entre ces taxons et leurs prédateurs potentiels, et de fait avec les diverses sociétés humaines qui ont occupées ces territoires. L'Europe méridionale a connu une succession de taxons humains à partir de la seconde moitié du Pléistocène inférieur et en premier lieu avec l'arrivée d'*Homo erectus* sur le pourtour méditerranéen (e.g., Carbonell *et al.*, 2008 ; Muttoni *et al.*, 2010 ; Carotenuto *et al.*, 2016). En revanche, les groupes humains ne semblent pas particulièrement s'intéresser aux léporidés, pour des fonctions alimentaires ou utilitaires, avant *Homo heidelbergensis* au Pléistocène moyen (e.g., Desclaux, 1992 ; El Guennouni, 2001 ; Sanchis et Fernández Peris, 2008 ; Blasco et Fernández Peris, 2012). L'intérêt pour ces petites proies va par la suite croître au Pléistocène supérieur, où ils seront régulièrement consommés par les Néandertaliens (e.g., Gerber, 1973 ; Defleur *et al.*, 1994 ; Cochard *et al.*, 2012) puis par les Hommes anatomiquement modernes (e.g., Cochard, 2004a ; Rillardon et Brugal, 2014 ; Lloveras *et al.*, 2016 ; Sanchis *et al.*, 2016). Nos travaux permettront ainsi de discuter des fluctuations dans la distribution et l'abondance des différentes espèces de léporidés dans l'environnement, en lien avec leurs modifications paléoécologiques. Ces résultats alimenteront le débat sur l'intégration progressive de ces petites proies dans la diète des différents groupes humains comme conséquence directe (ou non) des changements comportementaux et socio-économiques.

Pour l'ensemble de ces questionnements, notre recherche s'intègre dans un cadre spatial (Europe) et temporel (Pléistocène) dont la large extension paraît essentielle afin de mieux appréhender l'histoire évolutive et les déplacements des groupes de léporidés.





---

# Chapitre 2 :

## Matériel et Méthodes

---

« Mieux vaut tenir un lapin que poursuivre,  
un lièvre »

*Proverbe occitan*

---



## I. Matériel

En Paléontologie, identifier les espèces fossiles et préciser leurs caractères morphométriques constituent des prérequis indispensables, avant toute phase interprétative ou l'élaboration d'un schéma évolutif. Ce travail peut néanmoins s'avérer difficile, d'une part à cause de l'ambiguïté induite par les notions non-consensuelles d' « espèce » ou de « population », mais également compte tenu des différentes méthodes d'analyses employées par les auteurs.

Actuellement, la notion d'espèce est toujours très discutée en biologie, d'autant plus ces dernières décennies avec l'avènement des études menées en génétique et paléogénétique. Par définition, une espèce est un groupe de populations naturelles interfécondes et génétiquement isolées d'autres groupes analogues (Mayr, 1942), ce qui est difficilement perceptible dans le registre fossile. Pour les paléontologues, une espèce désignera plus particulièrement un groupe d'individus présentant un certain nombre de caractères morphologiques (*i.e.*, anatomique) communs (*e.g.*, Roger, 1974 ; Vianey-Liaud *et al.*, 2011 ; Clausen, 2013). Le critère de la taille des restes osseux ou dentaires est également utilisé car il peut correspondre à une évolution ou à des variations apparues au cours du temps en relation avec les conditions de milieu (on parle alors d'écotypes\* ; Turesson, 1922 ; Lowry, 2012). Quoi qu'il en soit, un des aspects essentiels à ces études consiste donc à apprécier l'ampleur de la variabilité morphométrique et phénotypique (Mayr, 1973) et d'en déterminer les causes (milieu et/ou fait évolutif) afin de ne pas amplifier les différenciations spécifiques (*i.e.*, lorsque des caractères anatomiques diffèrent entre les individus) et complexifier la taxinomie.

En outre, au sein d'une même espèce (au sens biologique du terme), un groupe d'individus peut également être classé en « sous-espèce » si cette dernière se retrouve isolée géographiquement, écologiquement ou encore morphologiquement. Le plus généralement dans le registre paléontologique, les sous-espèces peuvent être définies à partir de variations géographiques, mais également chronologiques ou géo-chronologiques (Mayr, *ibidem*).

À ces notions d'espèces et/ou de sous-espèces relativement complexes quant à l'applicabilité au registre fossile, s'ajoute celle de « population », notion indispensable en écologie pour définir un groupe

d'individus appartenant à un même taxon et occupant un même biotope (Ramade, 1991). Or, au sein de gisements archéologiques ou paléontologiques, un assemblage osseux peut résulter d'accumulations plus ou moins longues dans le temps, comprenant des individus pas nécessairement contemporains (Fürsich et Aberhan, 1990 ; Bush *et al.*, 2002). Afin de contrôler ce biais, les études paléontologiques sont, à l'heure actuelle, quasi-systématiquement couplées aux données géologiques et taphonomiques, permettant de mieux appréhender l'intégrité des ensembles étudiés. Ainsi, les groupes d'individus provenant d'unités stratigraphiques cohérentes chronologiquement sont préférablement appelés « populations fossiles ».

Une bonne connaissance de ces concepts est essentielle afin de mieux cerner l'histoire évolutive des espèces et sous-espèces actuelles, tout comme elle nécessite une définition des méthodes d'analyses employées pour y parvenir. Ces dernières sont soumises d'une part à l'état du matériel étudié, régulièrement fragmentés dans le registre fossile, mais peuvent également varier d'autre part selon les auteurs. Ainsi, les travaux portant notamment sur le genre *Oryctolagus* (López-Martínez, 1989 ; Donard, 1982 ; De Marfà, 2009 ; Angelone et Rook, 2012) sont principalement basés sur des variations biométriques, et entraînent la création d'un nombre relativement important d'espèces et de sous-espèces fossiles (cf. Chapitre 1), sans toujours prendre réellement la mesure de la variabilité.

À l'image de travaux antérieurs en Paléontologie du Quaternaire (*e.g.*, Poplin, 1972 ; Guérin, 1982 ; Boudadi-Maligne, 2010 ; Kuntz, 2011), nous avons donc cherché en premier lieu à appréhender la variabilité des populations de léporidés actuels, dans le but de la transposer au registre fossile. Les particularités éthologiques et écologiques des représentants actuels des deux genres (*Oryctolagus* et *Lepus*) nous conduisent à étudier de manières distinctes les différentes espèces. Le lapin de Garenne est un animal de petite taille (38-53 cm ; 1-2 kg) fouisseur et sédentaire, à l'organisation sociale très complexe, vivant en groupe de plusieurs dizaines d'individus et qui est prédisposé à s'adapter à des environnements assez variés. Au contraire, les lièvres sont des animaux solitaires de taille plus importante (45-61 cm ; 2-6 kg), occupant de vastes territoires et vivant dans différents écosystèmes (*e.g.*, méditerranéen pour *Lepus granatensis* ; montagnard et/ou continental pour *Lepus timidus*) (cf. Chapitre 3).

\* Ce terme, employé pour la première fois par Turesson (1922), fait lui-même l'objet d'un débat intense depuis près d'un siècle. Se reporter à Lowry (2012) pour une réflexion sur l'emploi de ce terme.



## 1. Les populations actuelles de lapins (Genre *Oryctolagus*)

Afin d'appréhender de manière quantitative la variabilité morphométrique des populations actuelles de lapins et de mieux interpréter les changements morphologiques s'étant produit dans le passé, nous sommes restreint à l'espace géographique occupé historiquement par l'espèce. En effet, indigène de la péninsule Ibérique avant d'être introduit par l'homme à travers le monde, ce genre a surtout évolué durant le Pléistocène sur le pourtour ouest-méditerranéen de l'Europe occidentale (cf. Chapitre 1). Bien que plutôt inféodé à un climat dit « méditerranéen », les populations de lapins peuvent vivre dans différents biotopes au sein de cette aire géographique et présenter des différences génétiques (Callou, 2003).

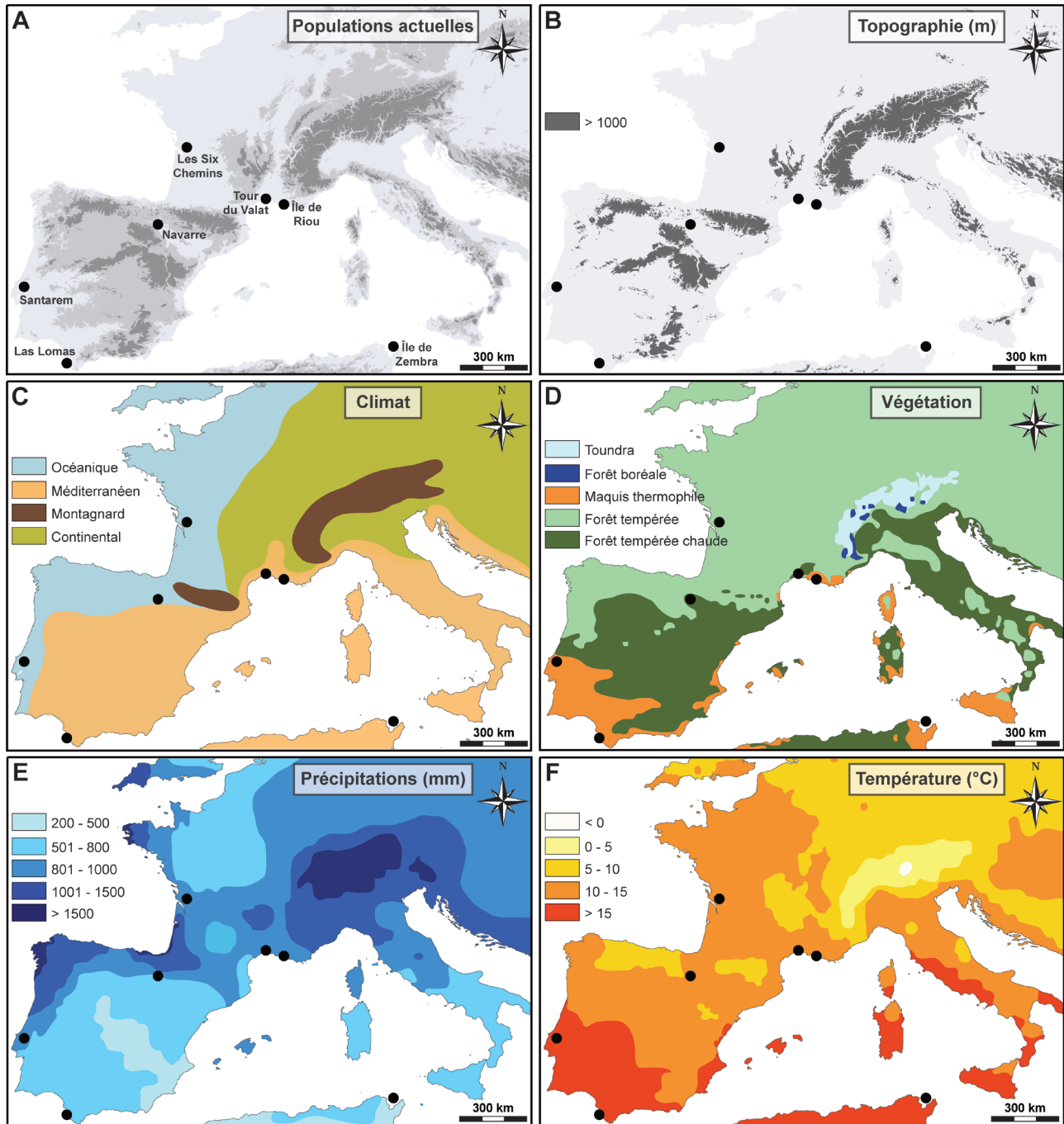
Une dizaine de populations sauvages continentales, appartenant aux deux lignées mitochondriales identifiées (A et B ; cf. Chapitre 3), ont été sélectionnées. Elles proviennent de la péninsule Ibérique et de France méridionale, auxquelles nous avons ajouté deux populations insulaires, issues d'introductions récentes (îles de Zembra et de Riou). La figure 4 regroupe les informations de ces sites ainsi que certaines de leurs caractéristiques biotiques et abiotiques (e.g., topographie, climat, végétation) :

- **Santarem** : Située dans la région centre-ouest du Portugal, cette population appartient à la lignée mitochondriale A et évolue sous un climat océanique au sein d'une végétation de type garrigue méditerranéenne (Callou, 2003).
- **Las Lomas** : Également de la lignée A, ces lapins situés près de Cadix en Espagne occupent la forêt méditerranéenne soumis à un climat typiquement méditerranéen (Callou, 2003).
- **Navarre** : Les individus considérés comme appartenant à la population de Navarre proviennent de six localités nord-espagnoles (Peralta, Tudela, Falces, Ribaforada, Miranda de Arga, Caparosso) très proches géographiquement (*i.e.*, rayon < 90 km). Cette série résulte d'une collecte d'échantillons de taille inégale lors des sessions de captures, avec des effectifs relativement faibles (Callou, 2003). Localisés entre la chaîne pyrénéenne et le système ibérique, ces lapins occupent un milieu comprenant une végétation méditerranéenne typique (*i.e.*, garrigue) mais avec des influences relatives océanique et montagnarde

(Callou, 2003). La lignée mitochondriale identifiée chez l'ensemble de ces individus est la lignée B.

- **Tour du Valat** : Identifiée comme appartenant à la lignée B, cette population située au centre de la Camargue, dans le delta du Rhône, évolue elle aussi sous un climat et un couvert végétal méditerranéen, ce dernier étant majoritairement halophytique (Callou, 2003).
- **Les Six Chemins** : Située au Nord du bassin aquitain, il s'agit de la population la plus septentrionale de notre zone d'étude. Région très agricole, elle appartient au secteur thermo-atlantique (Ozenda, 1994) sous un climat océanique. Les individus ont été collectés durant la campagne de fouilles d'une garenne moderne, effectuée en août-septembre 2015 (Pelletier *et al.*, 2016). Aucune étude génétique n'a, à ce jour, été effectuée sur cette population mais à la lumière des résultats récents concernant les populations européennes modernes, elle devrait logiquement appartenir à la lignée mitochondriale B (cf. Chapitre 3).
- **Île de Zembra** : Située au large de la baie de Tunis, cette île de 3,89 km<sup>2</sup> aux reliefs très accidentés possède une végétation de type maquis dense. Appartenant à la lignée B, la population de lapin qui s'y trouve fut très certainement introduite par l'Homme avant le III<sup>ème</sup> siècle de notre ère (Vigne, 1988 ; Callou, 2003).
- **Île de Riou** : À moins de quatre kilomètres au large du massif des Calanques, cette petite île d'environ 1 km<sup>2</sup> abrite depuis près de 60 ans une grande population de lapins (Mante, *communication personnelle*). La topographie y est également accidentée et comprend une végétation halophytique. La collecte d'individus morts affleurant à la surface a été effectuée en novembre 2015 avec l'aide des gardes-moniteurs du secteur « littoral ouest et archipels » du parc national des Calanques.

Seuls les individus mâtures ont été considérés dans notre analyse ; le sexe a également été pris en compte quand celui-ci était connu (*i.e.*, parmi les collections ostéologiques). Au total, notre effectif de référence actuel se compose de 276 individus sauvages dont le détail des effectifs est donné dans le tableau 1. Les disparités observées dans les effectifs des différents ossements considérés dans notre étude (*i.e.*, neuf ossements : la troisième prémolaire inférieure *p3*, la seconde prémolaire supérieure *P2*, la mandibule, l'humérus, l'os coxal, le fémur, le tibia



**Figure 4** : Localisation et contexte environnemental des populations actuelles étudiées. A : Position géographique des sites ; B : Représentation des zones d'altitude supérieure à 1000 m ; C : Types de climat (modifié d'après Peel *et al.*, 2007) ; D : Distribution de la végétation (modifié d'après Levvasseur *et al.*, 2012) ; E : Moyenne annuelle des précipitations en mm (modifié d'après Estrella *et al.*, 2000) ; F : Moyenne annuelle des températures en °C (modifié d'après Estrella *et al.*, 2000).

Site	LM	Conservation	N	Sexe (M/F)	Mesures								
					p3	P2	Mand.	Scap.	Hum.	Coxal	Fém.	Tib.	Calc.
Santarem	A	MNHN	46	21 / 25	46	46	46	46	46	46	46	46	46
Las Lomas	A	MNHN	40	16 / 24	40	40	40	40	40	40	40	40	40
Navarre	B	MNHN	34	16 / 18	32	32	32	32	32	32	32	31	34
Tour du Valat	B	MNHN	20	8 / 8 / 4 ND	20	20	20	19	20	19	20	20	18
Les Six Chemins	B*	LAMPEA	15	ND	10	4	7	9	11	15	13	15	11
Île de Zembra	B	MNHN	48	ND	35	31	45	30	44	44	48	47	37
Île de Riou	B*	LAMPEA	73	ND	51	-	54	28	47	73	48	46	20
		<b>TOTAL</b>	<b>276</b>	<b>61 / 75 / 140 ND</b>	<b>234</b>	<b>173</b>	<b>244</b>	<b>204</b>	<b>240</b>	<b>269</b>	<b>247</b>	<b>245</b>	<b>206</b>

**Tableau 1** : Description du référentiel considéré pour l'étude des populations de lapins actuels. N : Nombre d'individus ; MNHN : Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris ; LAMPEA : Laboratoire Méditerranéen de Préhistoire Europe Afrique, Aix-en-Provence. M : Mâle ; F : Femelle ; ND : Non-renseigné. \* Lignée mitochondriale (LM) probable.

et le calcanéus) résultent de différentes méthodes d'acquisitions des spécimens : les populations de Santarem, de Las Lomas, de Navarre et de la Tour du Valat ont été collectées par la méthode de capture des individus (Callou, 2003) ; les lapins des îles de Zembra et de Riou ont été ramassés à même le sol sous forme de carcasses plus ou moins décomposées (Callou, 2003 ; *ce travail*) ; enfin les individus des Six Chemins proviennent d'une collecte employant les techniques de fouilles archéologiques, ainsi que d'un ramassage de surface aux alentours du site (Pelletier *et al.*, 2016).

## 2. Les lièvres actuels (Genre *Lepus*)

La grande difficulté dans l'étude du genre *Lepus* réside principalement dans les différences éthologiques existantes entre les six espèces méditerranéennes d'une part, mais également avec le lapin d'autre part (cf. Chapitre 3). Ainsi, les collections ostéologiques de lapins, généralement riches (*i.e.*, faisant suite à des captures facilitées par le grégarisme de l'espèce) que cela soit en terme de nombre d'individus que de complétude anatomique, contrastent nettement avec les quelques individus isolés de lièvres de provenances diverses que peuvent contenir les collections ostéologiques d'Europe occidentale. En outre, la répartition géographique des différentes espèces de lièvre au cours du Pléistocène reste à ce jour assez mal connue et semble avoir été radicalement différente de ce que l'on connaît aujourd'hui (*e.g.*, Acevedo *et al.*, 2012a ; Smith *et al.*, 2017). La résolution de l'étude et les problématiques diffèrent donc nettement entre les genres *Lepus* et *Oryctolagus*.

La majeure partie du matériel de comparaison étudié est composée de restes dentaires, ayant l'avantage de présenter une bonne discrimination spécifique (Palacios et López-Martínez, 1980). Notre référentiel actuel se compose de 145 individus représentant 5 des 6 espèces méditerranéennes (Tableau 2) ; l'information du sexe n'a pas été retenue pour nos analyses car très peu, voire aucunes, informations ne sont indiquées dans les collections.

## 3. Les gisements étudiés

Reconnaitre et quantifier les différences morphologiques et ostéométriques ainsi que les paramètres pouvant interférer dans ces variations,

représentent des étapes nécessaires avant toute application au registre fossile pléistocène, représentant près de 2,5 millions d'années d'évolution.

Géographiquement, les sites étudiés sont principalement localisés en Europe occidentale (Figure 5), zone d'indigénat du genre *Oryctolagus* et de congruence des différentes espèces du genre *Lepus*. La vastitude de la zone géographique sélectionnée permet d'avoir un regard global sur les territoires occupés par les léporidés du Pléistocène inférieur jusqu'à aujourd'hui et sur les environnements du pourtour ouest-méditerranéen auxquels ils se sont adaptés. Ainsi, les léporidés de 57 gisements fossilifères couvrant l'ensemble du Pléistocène ont été étudiés (Figure 5) et concernent les pays suivants : Portugal (N = 3 sites), Espagne (N = 13), Italie (N = 1) et le sud de la France (N = 40).

Les capacités de fousseurs de certaines espèces et leur place centrale dans le réseau trophique européen peuvent représenter d'important biais pour l'étude morphométrique (*i.e.*, présence d'individus actuels dans les sites anciens). Ainsi, une majorité des collections retenues pour ce travail proviennent de gisements aux contextes stratigraphiques et chronologiques fiables, dont l'origine de l'accumulation est identifiée. Sur les 73 unités stratigraphiques considérées, plus de la moitié ont précédemment fait l'objet d'une étude taphonomique. L'Homme est responsable de l'accumulation de léporidés dans au moins 12 niveaux archéologiques, tandis que les rapaces (*e.g.*, aigle, hibou grand-duc) et les petits carnivores terrestres (*e.g.*, lynx, renard) sont strictement responsables dans 9 ensembles (Tableau 3). Quatre assemblages dont l'origine est mixte (Hommes, rapaces et petits carnivores) ont également été considérés. Enfin, nous avons aussi étudiés des unités stratigraphiques relevant de dépôts naturels sans prédation, comme c'est le cas dans les gisements en configurations d'avens-pièges (N = 9), ou également par mortalité attritionnelle *in situ* dans leurs terriers (N = 2).

L'échantillon total de léporidés fossiles européens rassemble plus de 14 500 ossements appartenant à près de 1 857 individus (1 614 lapins et 243 lièvres ; Figure 6). Pour plus de précisions concernant les ensembles considérés, leur position chronologique ou stratigraphique relative à chacun des sites étudiés dans ce travail, nous renvoyons le lecteur en Annexe 1.

Espèce	Localité	Conservation	N	Mesures								
				p3	P2	Mand.	Scap.	Hum.	Coxal	Fém.	Tib.	Calc.
<i>L. capensis</i>	Algérie	MNHN	15	15	15	15	1	1	-	1	1	-
	Maroc	MNHN	21	21	21	21	-	-	-	-	-	-
	Tunisie	MNHN	7	7	6	7	-	-	-	-	-	-
<i>L. castroviejo</i>	Cantabrie	LAZ-UAM	1	-	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>L. grantensis</i>	Espagne	MNHN	6	6	5	6	1	1	1	1	1	1
	Espagne	LAZ-UAM	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6
	Portugal	PACEA	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
<i>L. europaeus</i>	Danemark	LAZ-UAM	1	1	-	1	1	1	1	1	1	1
	France	MNHN	18	18	18	18	3	3	1	3	3	3
		PACEA	2	2	2	2	2	2	1	1	2	1
		MHNG	4	4	-	4	-	1	1	-	-	1
	Italie	MNHN	1	1	1	1	-	-	-	-	-	-
		UF	5	5	-	1	2	2	2	3	3	1
	Pologne	MNHN	1	1	1	1	-	-	-	-	-	-
	Russie	MNHN	1	1	-	1	-	-	-	-	-	-
	Suisse	MNHN	1	1	1	1	-	-	-	-	-	-
		LAZ-UAM	3	3	3	3	1	1	1	-	-	1
		MHNG	8	8	-	8	5	5	5	5	5	5
Ukraine	MNHN	4	4	4	4	-	-	-	-	-	-	
<i>L. timidus</i>	Allemagne	MNHN	1	1	-	1	-	1	-	1	1	-
	Ecosse	LAZ-UAM	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
	Finlande	MNHN	1	1	1	1	-	-	-	-	-	-
	France	MNHN	7	7	1	1	-	-	-	-	-	-
		MR	8	8	6	8	-	-	-	-	-	-
	Italie	UF	3	1	-	-	1	1	1	1	1	1
	Russie	MNHN	1	1	1	1	-	-	-	-	-	-
		LAZ-UAM	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	Suisse	MNHN	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1
MHNG		12	11	-	12	7	9	9	7	7	10	
<b>TOTAL</b>			<b>145</b>	<b>141</b>	<b>100</b>	<b>132</b>	<b>38</b>	<b>42</b>	<b>37</b>	<b>38</b>	<b>39</b>	<b>38</b>

**Tableau 2 :** Description du référentiel considéré pour l'étude des populations de lièvres actuels. N : Nombre d'individus ; MNHN : Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris ; LAZ-UAM : Laboratoire d'Archéozoologie, Université Autonome de Madrid ; PACEA : De la Préhistoire à l'Actuel, Culture, Environnement et Anthropologie ; MHNG : Muséum d'Histoire Naturelle de Genève ; UF : Université de Ferrare ; MR : Musée Requien, Avignon.

Quelques restes de léporidés du Pléistocène supérieur marocain (grotte des Félines, grotte El Mnasra, grotte El Harhoura 2, grotte Tamaris 1) ont également fait l'objet d'une étude pour ce travail. En revanche, en raison du peu de restes ainsi que d'une origine stratigraphique et/ou chronologique incertaine, nous avons préféré les inclure uniquement dans le cadre de comparaisons spécifique.



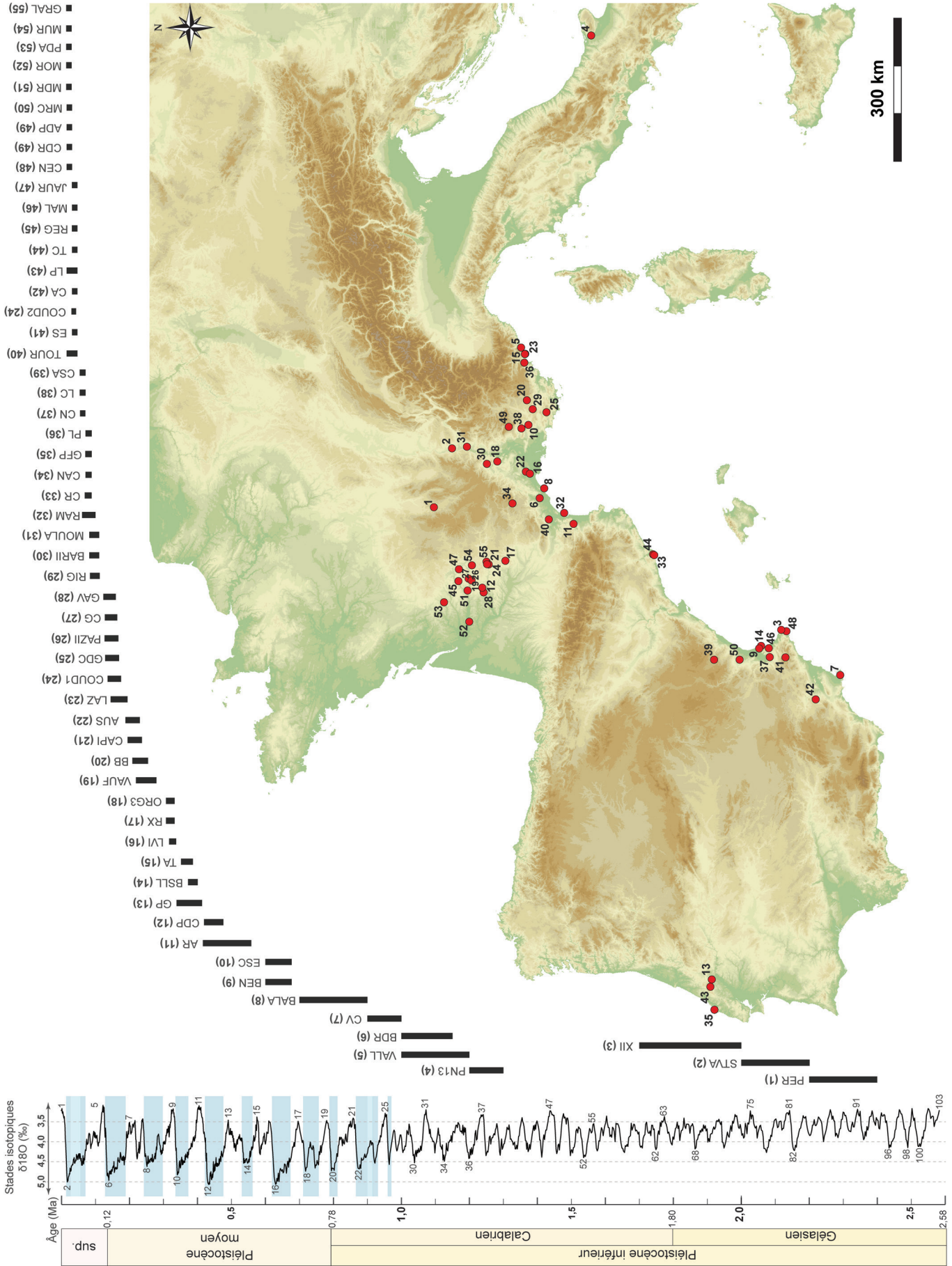


Figure 5 : Localisation des gisements pléistocènes étudiés. Se reporter au tableau 3 pour un détail des abréviations utilisées.

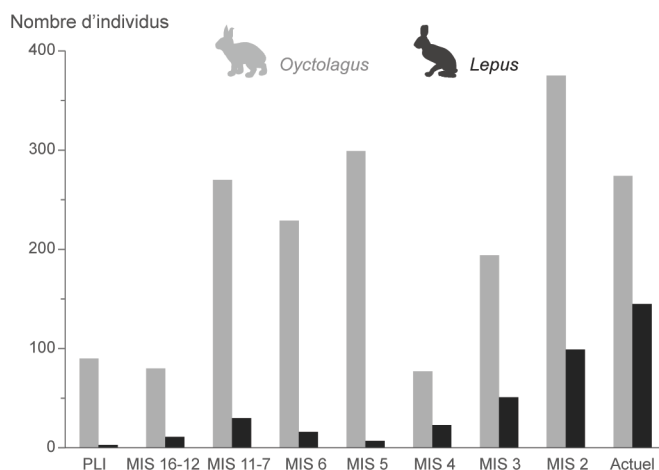
Site, période	Taxon	Niveau stratigraphique	Date	NISP	NMI	p3	P2	Mand.	Scap.	Hum.	Coxal	Fém.	Tib.	Calc.	Accumulation	Conservation
<b>Pléistocène inférieur</b>																
1 Perrier (PER)	<i>O. lacosti</i>	-	2,3 Ma	9	2	1	3	1	-	1	2	-	1	-	-	UCB
2 Saint-Vallier (STVA)	<i>O. lacosti</i>	-	2,1 Ma	8	2	2	-	-	-	1	-	1	2	2	-	"
3 Xàbia II (XII)	<i>Oryctolagus sp.</i>	-	1,7 Ma	81	13	3	-	5	6	22	8	6	16	15	-	MPV
4 Pirro Nord 13 (PN13)	<i>O. valdarnensis</i>	Couche C/D	1,3 - 1, 2 Ma	341	43	62	9	12	50	60	24	18	38	68	-	UF
	<i>Lepus sp.</i>	"	"	1	1	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	"
5 Grotte du Vallonnet (VALL)	<i>O. giberti</i>	-	1,2 - 1,1 Ma	40	7	11	8	2	4	3	1	3	2	6	-	MM
	<i>Lepus sp.</i>	-	"	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	"
6 Bois-de-Riquet (BDR)	<i>O. giberti</i>	US 2	1,2 - 1,1 Ma	58	15	23	4	5	3	6	4	1	4	8	CT	GAL
	<i>Lepus sp.</i>	"	"	6	2	1	3	-	1	1	-	-	-	-	-	"
7 Cueva Victoria (CV)	<i>O. giberti</i>	-	900 ka BP	26	5	5	1	5	-	3	4	2	3	3	-	MHNB
8 Blaruc 1 (BALA)	<i>Oryctolagus sp.</i>	-	MIS 20 - MIS 19	6	3	3	1	1	1	-	-	-	-	-	-	UCB
<b>Pléistocène moyen</b>																
9 Benisants (BEN)	<i>Oryctolagus sp.</i>	-	MIS 16	38	6	8	-	-	1	5	5	7	7	5	-	MPV
10 Grotte de l'Escale (ESC)	<i>Oryctolagus sp.</i>	Ensemble 3	MIS 16	78	8	11	2	5	5	11	14	12	10	8	CT + ACC	MNP
11 Caune de l'Arago (AR)	<i>O. cuniculus</i>	Ensemble I, II et III	MIS 14 à MIS 12	368	59	117	25	25	47	45	24	13	27	45	RAP	CERP
	<i>L. timidus</i>	Ensemble III	MIS 12	7	2	4	-	-	-	-	-	-	2	1	RAP	"
12 Camp de Peyre (CDFP)	<i>L. timidus</i>	Ensemble moyen	MIS 12	57	9	3	2	3	3	8	7	5	15	11	-	PACEA
	<i>O. cuniculus</i>	"	"	20	7	14	-	3	1	-	-	-	1	1	-	"
13 Galeria Pesada (GP)	<i>O. cuniculus</i>	Couches J et C	417,7 et 326,4 ka BP	273	29	30	5	11	34	31	32	31	56	43	RAP	MMAL
14 Bassa de Sant Llorenç (BSLL)	<i>O. cuniculus</i>	-	MIS 11	75	10	10	-	6	7	18	13	4	8	9	-	MPV
15 Terra Amata (TA)	<i>O. cuniculus</i>	-	380 ka BP	94	13	22	5	4	21	12	2	-	15	13	ANTH	MTA
16 Grotte de Lunel-Viel I (LVI)	<i>O. cuniculus</i>	Ensemble II	MIS 9	364	44	77	11	51	13	35	49	20	69	39	CT	MNP
17 Igue des Rameaux (RX)	<i>O. cuniculus</i>	Stations amont et aval	Fin du MIS 9	534	45	62	-	64	39	71	63	80	113	42	ACC	LAMPEA
	<i>Lepus sp.</i>	"	"	154	24	18	-	16	21	24	9	14	27	25	ACC	"
18 Aven d'Ornac III (ORG3)	<i>O. cuniculus</i>	Couche 6	298,4 - 267,7 ka BP	546	80	136	20	29	130	116	25	14	33	43	MIXT	IPH
19 Grotte Vaufray (VAUF)	<i>O. cuniculus</i>	Couche 8	234 ka BP	70	12	19	4	3	7	14	5	-	8	10	CT	MNP
	<i>L. timidus</i>	"	"	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	"
20 Baume Bonne (BB)	<i>O. cuniculus</i>	-	MIS 7-6	180	19	30	15	20	24	25	13	15	19	19	-	IPH
	<i>L. timidus</i>	-	"	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	"
21 Grotte Capi (CAPI)	<i>L. timidus</i>	-	MIS 7-6	19	2	2	-	2	3	3	2	4	3	-	ACC	MHNG
	<i>O. cuniculus</i>	-	"	3	1	-	-	-	-	-	1	1	1	-	-	"
22 Gisement d'Aubais (AUS)	<i>O. cuniculus</i>	-	Fin du MIS 7	64	17	3	2	-	-	9	4	-	29	17	-	JYC
	<i>L. timidus</i>	-	"	9	2	1	1	1	1	1	-	-	2	2	-	"
23 Grotte du Lazaret (LAZ)	<i>O. cuniculus</i>	Locus 8	?	569	56	69	7	78	98	58	100	41	56	62	ATT	LDPL
	"	Unit. Archéo. 25	160 ka BP	407	53	39	7	35	-	95	60	51	84	36	MIXT	"

Site, période	Taxon	Niveau stratigraphique	Date	NISP	NMI	p3	P2	Mand.	Scap.	Hum.	Coxal	Fém.	Tib.	Calc.	Accumulation	Conservation
24 Aven de Coudoulous 1 (COUD1)	<i>O. cuniculus</i>	Couches 6 et 7	MIS 6	253	34	65	33	9	58	47	9	4	11	17	-	LAMPEA
	<i>L. timidus</i>	"	"	24	4	5	1	3	2	2	2	3	1	5	-	"
25 Grotte des Cédres (GDC)	<i>O. cuniculus</i>	Couches I à III	Fin du MIS 6	120	26	11	-	3	2	3	20	3	34	44	-	MR
26 Pech-de-l'Azé II (PAZII)	<i>O. cuniculus</i>	Couches 6/7	175 - 130 ka BP	116	16	9	1	5	15	22	12	12	9	31	-	MNP
27 Combe-Grenal (CG)	<i>O. cuniculus</i>	Couches 52 à 59	Fin du MIS 6	98	17	10	5	-	10	14	7	8	16	28	-	"
28 Faille de Gavaudun (GAV)	<i>O. cuniculus</i>	-	Fin du MIS 6	209	27	44	3	37	22	38	16	9	18	22	ACC	PACEA
	<i>L. timidus</i>	-	"	53	12	22	2	10	4	2	2	2	4	5	ACC	"
<b>Pléistocène supérieur</b>																
29 Grotte de Rigabe (RIG)	<i>O. cuniculus</i>	Couches F/G	MIS 5 (Würm I)	143	25	22	-	16	47	16	15	1	6	20	-	MNP
30 Abri des Barasses II (BARII)	<i>L. timidus</i>	Unit. Strati. 6	98,4 ka BP	2	1	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	LDPL
	<i>O. cuniculus</i>	"	"	1	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	"
31 Baume Moula-Guercy (MOULA)	<i>L. timidus</i>	Couche XV	119 - 97 ka BP	3	2	-	1	-	-	-	-	-	-	2	-	LDPL
	<i>O. cuniculus</i>	"	"	2	1	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	"
32 Grotte des Ramandis (RAM)	<i>O. cuniculus</i>	Ens. III-IV et I-II	MIS 5e et MIS 4	307	46	68	7	10	38	33	33	10	20	88	ANTH	CERP
33 Cova del Rinoceront (CR)	<i>O. cuniculus</i>	Unit. Strati. 1	129,4 - 86 ka BP	218	32	33	4	27	3	9	58	21	34	29	-	UB
34 Abri des Canalettes (CAN)	<i>O. cuniculus</i>	Couche 4	MIS 5a	273	37	65	5	59	61	21	23	1	12	26	ANTH	LAMPEA
	<i>L. timidus</i>	"	"	2	1	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	"
35 Grotte de Furninha (GFP)	<i>O. cuniculus</i>	-	80 ka BP	630	60	112	1	106	27	93	58	87	111	35	-	MGL
36 Abri Plé Lombard (PL)	<i>O. cuniculus</i>	Complexe moustérien	MIS 5a	1134	130	105	38	53	272	257	-	39	156	214	ANTH	LAMPEA
37 Cova Negra (CN)	<i>O. cuniculus</i>	Couche IX	MIS 4	33	4	4	-	5	4	3	7	3	3	4	RAP	MPV
38 Abi de la Combette (LC)	<i>O. cuniculus</i>	Couches F/G	MIS 4	162	27	34	15	9	22	42	11	4	12	13	MIXT	LAMPEA
39 Cueva de San Antón (CSA)	<i>O. cuniculus</i>	-	MIS 4 (Würm II)	77	13	4	-	5	4	4	24	5	21	10	-	MPV
40 Grotte Tournal (TOUR)	<i>O. cuniculus</i>	Couches D et H	56,2 / 13,7 - 12,5 ka BP	147	19	30	2	25	28	14	18	9	10	11	-	CERP
	<i>L. timidus</i>	Couche H	13,7 - 12,5 ka BP	81	12	9	2	6	19	9	16	2	10	8	-	"
41 El Salt (ES)	<i>O. cuniculus</i>	Couches Xb et V	52,3 et 47,2-45,2 ka BP	204	20	13	-	24	19	28	25	25	43	27	MIXT	MPV
24 Aven de Coudoulous 2 (COUD2)	<i>L. timidus</i>	Couche 4	MIS 3	170	23	28	11	15	16	36	11	11	8	34	ACC	LAMPEA
42 Cueva Antón (CA)	<i>O. cuniculus</i>	Couches II-u et II-k/I	47 et 39,6 ka BP	212	29	45	24	9	20	17	16	22	33	27	RAP	MPV
	<i>L. granatensis</i>	Couches II-k/I	39,6 ka BP	1	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	"
43 Lapa do Picareiro (LP)	<i>O. cuniculus</i>	Couches BB à FF, U et F	41 - 30, 26 - 22 et 12,3 - 11,8 ka BP	614	130	61	8	90	47	39	70	21	23	255	ANTH	UA
44 Riera del Canyars (TC)	<i>O. cuniculus</i>	Couche I	34,9 - 33,8 ka BP	1183	101	185	41	186	90	122	111	99	182	167	CT	UB
	<i>L. granatensis</i>	"	"	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	"
45 Grotte de Regourdou (REG)	<i>O. cuniculus</i>	-	38,6 - 29,5 ka BP	349	24	35	26	28	35	42	41	45	49	48	ATT	MNP
	<i>L. timidus</i>	Couche 2	MIS 4	268	23	26	8	21	21	40	34	38	41	39	ACC	"
46 Cova de les Malladetes (MAL)	<i>O. cuniculus</i>	Niveau XII	29,6 ka BP	116	15	18	4	29	5	11	28	2	6	13	ANTH	MPV

Site, période	Taxon	Niveau stratigraphique	Date	NISP	NMI	p3	P2	Mand.	Scap.	Hum.	Coxal	Fém.	Tib.	Calc.	Accumulation	Conservation
47	Grotte de Jaurens (JAUR)	-	32,6 - 29,3 ka BP	24	3	3	-	3	3	4	1	6	2	2	ACC	UCB
48	Cova de les Cendres (CEN)	Couche XVI	24,0 - 23,8 ka BP	413	46	57	19	58	85	73	32	8	55	26	ANTH	UV
49	Coulet des Roches (CDR)	"	"	8	3	3	-	-	5	-	-	-	-	-	-	"
49	Aven des Planes (ADP)	Unit. Strat. 3	22,1 - 19,9 ka BP	531	43	53	11	57	68	73	79	61	75	54	ACC	MR
		"	"	23	6	-	-	2	7	8	3	-	1	2	ACC	"
		Unité E et C	13,7 - 12,6 ka BP ; 3,25 ka BP	309	32	18	-	21	32	63	59	46	58	12	ACC	MR
		"	"	72	9	5	-	5	3	14	9	17	18	1	ACC	"
50	Cueva de Muroelagos (MRC)	-	Fin du MIS 2	326	35	27	-	103	51	20	60	5	16	44	ANTH	MPV
		"	Fin du MIS 2	10	2	-	-	2	3	-	3	-	1	1	-	"
51	Moulin du Roc (MDR)	Couche brune	12,8 - 12,7 ka BP	308	36	57	5	52	68	37	16	17	32	24	ANTH	MNP
52	Abri du Morin (MOR)	Ensemble A	12,6 - 12,2 ka BP	167	20	34	-	44	22	29	22	6	5	5	ANTH	PACEA
		"	"	15	3	1	-	1	1	6	2	-	-	4	-	"
53	Pont d'Ambon (PDA)	Couches 4, 3 et 2	12,8 - 9,6 ka BP	78	37	28	1	2	1	2	2	-	1	41	ANTH	MNP
		Couche 2	10,7 - 9, 6 ka BP	6	4	1	-	-	-	4	1	-	-	-	-	"
54	Abri Murat (MUR)	Couche IV, III et II	12,5 - 11,7 ka BP	135	31	6	2	15	20	58	8	1	6	19	ANTH	PACEA
		Couche IV	12,5 ka BP	2	2	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	"
55	Igue du Gral (GRAL)	Ensemble 4, 3 et 2	19,5 - 10,2 ka BP	326	26	45	36	19	30	49	30	35	38	44	ACC	PACEA
		Ensemble 2	13,0 - 10,2 ka BP	66	11	7	3	4	5	17	5	7	8	10	ACC	"
		<b>TOTAL</b>	<b>73 ensembles</b>	<b>14533</b>	<b>1857</b>	<b>2197</b>	<b>454</b>	<b>1565</b>	<b>1817</b>	<b>2105</b>	<b>1471</b>	<b>1038</b>	<b>1840</b>	<b>2047</b>		

**Tableau 3** : Description des séries fossiles considérées pour l'étude des populations de léporidés pléistocènes. Les numéros et abréviations correspondent à la figure 5. Nature de l'accumulation : carnivore terrestre (CT) ; accidentelle (ACC) ; anthropique (ANTH) ; mixte (MIXT) ; attritionnelle (ATT). UCB : Université Claude Bernard de Lyon ; MPV : Musée de Préhistoire de Valence ; UF : Université de Ferrare ; MM : Musée de Menton ; GAL : Maison Gallégo, Lézignan-la-Cèbe ; MHN : Musée d'Histoire Naturelle de Barcelone ; MNP : Musée National de Préhistoire, Les Eyzies-de-Tayac-Sireuil ; CERP : Centre Européen de Recherches Préhistoriques de Tautavel ; PACEA : De la Préhistoire à l'Actuel, Culture, Environnement et Anthropologie, Bordeaux ; MNAL : Musée National d'Archéologie de Lisbonne ; MTA : Musée de Terra Amata, Nice ; LAMPEA : Laboratoire Méditerranéen de Préhistoire Europe Afrique, Aix-en-Provence ; IPH : Laboratoire de Préhistoire Nice-Côte d'Azur ; MHNG : Musée d'Histoire Naturelle de Genève ; JYC : Collection J.-Y. Crochet, Montpellier ; LDPL : Laboratoire Départemental de Préhistoire du Lazaret, Nice ; MR : Musée Requien, Avignon ; UB : Université de Barcelone ; MGL : Musée de Géologie de Lisbonne ; UA : Université de l'Algarve, Faro ; UV : Université de Valence. Se reporter à l'Annexe 1 pour plus de détails concernant les séries.





**Figure 6** : Détail du nombre d'individus étudiés en fonction de leur position chronologique. PLI : Pléistocène inférieur ; MIS : Stade Isotopique Marin.

## II. Méthodes

Traditionnellement, les déterminations spécifiques des individus fossiles passent par une phase de description des caractères morphologiques. Ce travail repose sur des données qualitatives pouvant varier entre différents observateurs et entraîner de possibles désaccords quant à la subjectivité des critères retenus pour définir une espèce. En complément de cette approche, des techniques de quantification de la taille corporelle des individus sont régulièrement employées (*i.e.*, morphométrie dite « traditionnelle » ; Marcus, 1990 ; Reyment, 1991). Si ces données sont aisément rendues accessibles par les auteurs, les paramètres pouvant interférer dans leurs variations, d'une population à l'autre, ne sont en revanche pas systématiquement discutés. Ainsi, ces deux méthodes (*i.e.*, description morphologique et ostéométrie) peuvent être soumises aux biais induits par les variations intra-populationnelles (*e.g.*, dimorphisme sexuel, écotypes).

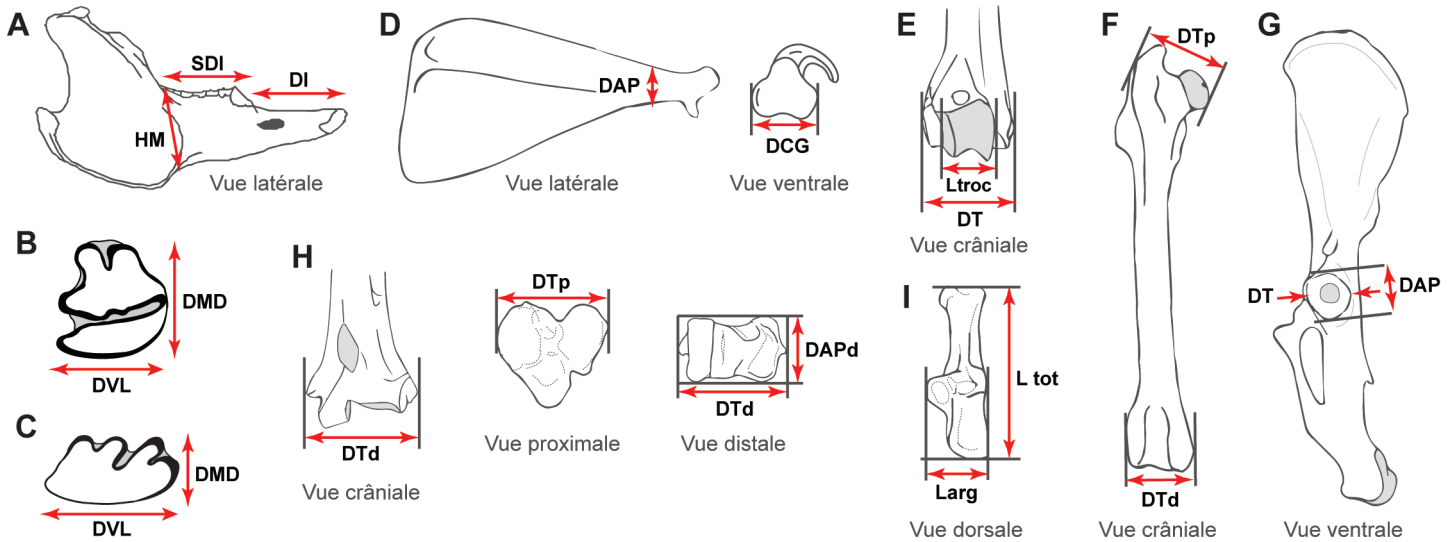
Afin d'apporter des éléments de réponses à la fois supplémentaires et plus précises, d'autres méthodes sont aujourd'hui utilisées pour caractériser l'évolution des formes des éléments osseux et dentaires (Bookstein, 1991). L'une d'entre elle s'est illustrée depuis plusieurs décennies en Paléontologie et concerne la morphométrie géométrique. Elle permet d'étudier en plus des variations de taille, celles de la conformation d'un objet, indépendamment des effets de localisation, d'orientation et d'échelle (Kendall, 1977). Les objectifs principaux sont d'appréhender les variations de forme d'une structure (*e.g.*, dents, os) d'un individu à l'autre, ainsi que d'entrevoir les processus qui en sont à l'origine.

Compte tenu du nombre d'espèces et de sous-espèces de léporidés décrites dans le registre fossile pléistocène, de la difficulté de leur identification taxinomique (Pelletier *et al.*, 2015a) - ainsi que de la nécessité de reconnaître leur variabilité en vue d'effectuer des comparaisons inter-régionales tout au long de cette période - nous avons privilégié les analyses quantitatives telles que les morphométries « traditionnelle » et géométrique (*infra*).

### 1. Ostéométrie

Les comparaisons inter et/ou intra-populationnelles menées à partir de la taille corporelle des individus offrent la possibilité de distinguer les caractéristiques métriques qui changent et évoluent au cours du temps. Cela nécessite des corpus de données conséquents, à la fois provenant de la littérature mais aussi de nos propres analyses.

Les mensurations des éléments dentaires et du squelette postcrânien utilisées sont tirées de Von Den Driesch (1976) et Donard (1982). Seules celles reproductibles dans le registre fossile et tenant compte de la forte fragmentation du matériel, ont été sélectionnées (Figure 7). Les mesures ont été réalisées en utilisant un pied à coulisse digital pour les sept éléments considérés du squelette postcrânien. Pour les éléments dentaires (p3 et P2) souvent fragiles et de petite dimension, nous avons utilisé un microscope numérique (*cf. infra*) afin d'acquérir les données métriques (Figure 7B-C).



**Figure 7 :** Mesures sélectionnées pour les analyses biométriques (modifié d'après Donard, 1982). A : Mandibule (HM : hauteur de la mandibule, SDI : longueur de la série dentaire, DI : longueur du diastème) ; B : p3 (DMD : diamètre mésio-distal, DVL : diamètre vestibulo-lingual) ; C : P2 (DMD : diamètre mésio-distal, DVL : diamètre vestibulo-lingual) ; D : Scapula (DAP : diamètre antéro-postérieur du col, DCG : diamètre de la cavité glénoïde) ; E : Humérus (DT : diamètre transversal distal, Ltroc : largeur de la trochlée) ; F : Fémur (DTp : diamètre transversal proximal, DTd : diamètre transversal distal) ; G : Os coxal (DT : diamètre transversal de l'acétabulum, DAP : diamètre antéro-postérieur de l'acétabulum) ; H : Tibia (DTp : diamètre transversal proximal, DTd : diamètre transversal distal, DAPd : diamètre antéro-postérieur distal) ; I : Calcaneus (Ltot : longueur totale, Larg : largeur).

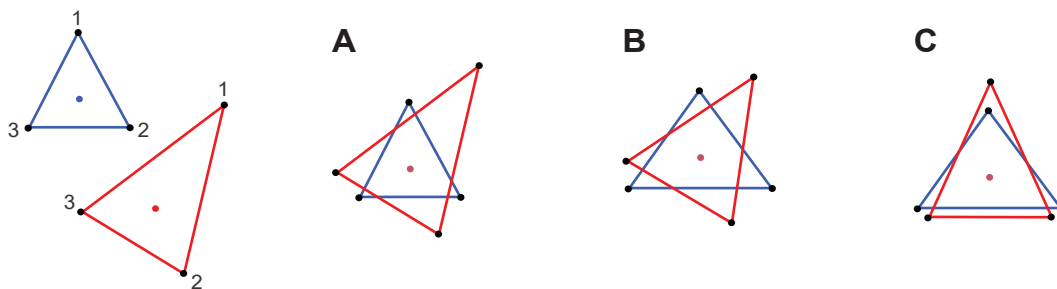
## 2. Morphométrie géométrique

Par définition, la morphométrie est la mesure de la forme d'un objet, comprenant à la fois sa taille et sa conformation, selon la relation : « Forme = Taille + Conformation » (Needham, 1950). La morphométrie géométrique repose sur l'analyse de coordonnées de points anatomiques. Plusieurs approches peuvent être distinguées selon que les points considérés sont des points repères homologues (« *landmarks* »), des points glissants ou des pseudos points repères (« *semilandmarks* »), ou encore des points de contours ou de surface. Les *landmarks* peuvent être de plusieurs types : 1) le type I correspond à des structures anatomiques strictement homologues (e.g., intersection de sutures osseuses) ; 2) le type II marque une homologie soutenue par la géométrie (e.g., maximum de courbure) ; et 3) la construction géométrique du type III est dépendante d'autres

*landmarks* ou de l'orientation du spécimen (e.g., *semilandmarks*). Les *landmarks* de type I et II sont généralement privilégiés dans les études car ils offrent une meilleure reproductibilité (Bookstein, 1991).

Les coordonnées dans l'espace générées par les *landmarks* sont dépendantes des effets de position, de taille ou encore d'orientation. Avant toute analyse statistique, il convient donc de supprimer ces effets grâce au principe de la superposition Procruste (Rohlf et Slice, 1990 ; Bookstein 1991), qui consiste en trois étapes (Figure 8) :

- **La translation** : Cette première étape permet de supprimer les effets de position par un alignement des configurations de *landmarks* sur leur centroïde (Figure 8A).



**Figure 8 :** Les trois étapes de la superposition Procrustes (modifié d'après Cucchi *et al.*, 2015). A : Translation ; B : Mise à l'échelle ; C : Rotation.

- **La mise à l'échelle** : Elle permet de supprimer les effets de la taille à partir de la taille centroïde. Cela correspond à calculer la racine carrée de la somme des carrés des distances entre son centre de gravité et chacun de ses points (voir Cucchi *et al.*, 2015 pour plus de détails ; Figure 8B).

- **La rotation** : Cette ultime étape supprime les effets d'orientation par une approche des moindres carrés, permettant de minimiser les distances entre les paires de *landmaks* (Figure 8C).

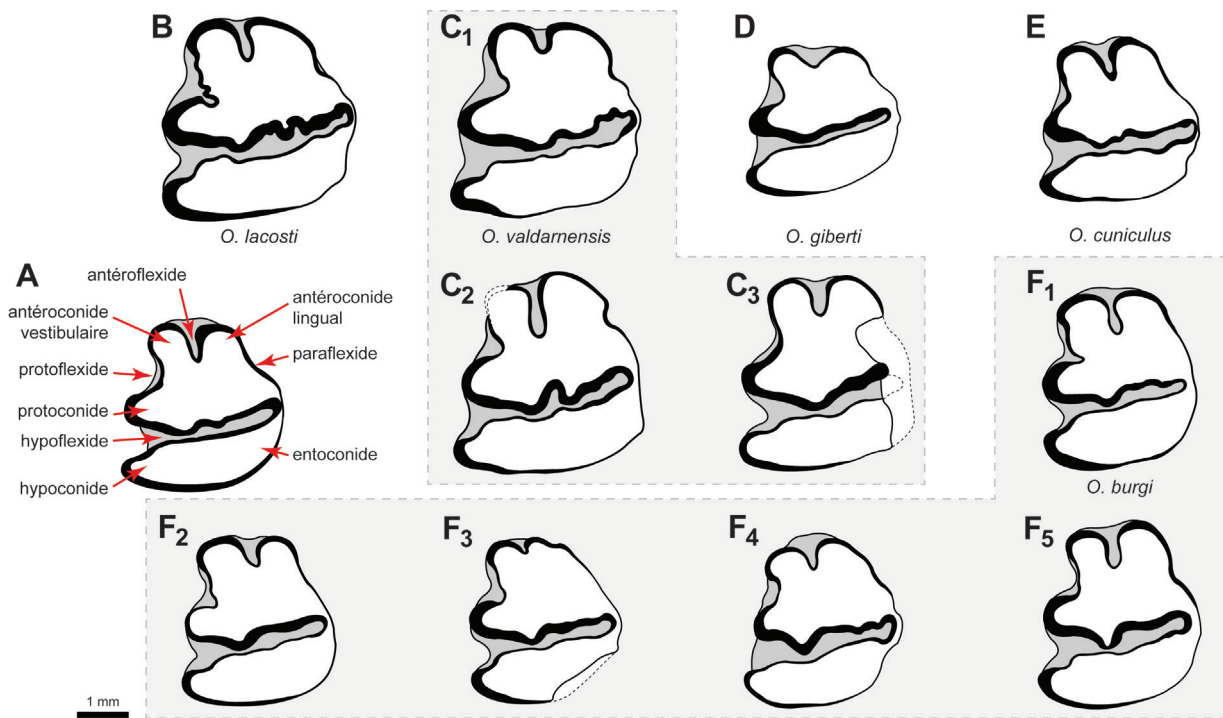
La superposition Procruste permet de générer de nouvelles coordonnées pour chacun des *landmarks* (coordonnées Procrustes) qui contiennent l'information de conformation, et une taille centroïde. La moyenne de ces nouvelles coordonnées représente la conformation moyenne, appelée forme Consensus. La comparaison entre deux configurations de coordonnées Procrustes permet entre autre de mesurer les analogies ou les divergences entre les différentes conformations. Cela permet ainsi de regrouper ou d'isoler des individus, ou encore de repérer les variations des structures spécifiques sur l'objet à partir des résultats d'analyses multivariées (e.g., analyse en composantes principales, analyse factorielle discriminante).

Les analyses en morphométrie géométrique peuvent être appliquées en deux dimensions (*i.e.*, à partir d'une image) comme en trois dimensions (*i.e.*, à partir d'un objet tridimensionnel). Ces études sont devenues de plus en plus courantes en Paléontologie du Quaternaire au cours de ces dernières années sur les grands et petits mammifères (e.g., Cucchi *et al.*, 2011, 2013, 2014, 2017 ; Evin *et al.*, 2012, 2014, 2015, 2017 ; Cornette *et al.*, 2012, 2015 ; Ledevin *et al.*, 2010, 2012, 2016). Néanmoins, elles restent encore rarement employées sur la famille des léporidés. La majorité des études en morphométrie sont appliquées en deux dimensions et portent sur des crânes et des mandibules de spécimens de l'ensemble de l'Ordre des Lagomorphes (Ge *et al.*, 2015), soit plus particulièrement sur la p3 de léporidés (Patnaik, 2002 ; De Marfà, 2009 ; Pelletier *et al.*, 2015a ; Sawaura *et al.*, 2018). Les études en morphométrie 3D sont moins fréquentes (e.g., Kraatz et Sherratt, 2016). Afin de tenter de répondre à nos problématiques relatives au Pléistocène et portant sur un matériel généralement fragmenté, nous avons fait le choix d'employer d'une part la morphométrie géométrique 2D sur la p3 et la morphométrie géométrique 3D sur le calcanéus.

### a. Acquisition des données pour la morphométrie géométrique 2D : la p3

Chez les léporidés, la grande majorité des travaux paléontologiques se basent principalement sur l'étude des variations de forme de la p3, très largement utilisées pour distinguer les espèces actuelles et fossiles et révéler leurs relations phylogénétiques (e.g., Hibbard, 1963 ; Palacios et López-Martínez, 1980 ; López-Martínez, 1989). Ces variations peuvent être causées par des processus sélectifs tels que l'adaptation aux conditions environnementales ou des flux de gènes régionaux (Suchentrunk *et al.*, 2000). Pour ces raisons, nous avons donc choisi d'axer une part de notre étude sur l'analyse de cette dent. Les analyses en morphométrie géométrique 2D existantes sur la p3 avaient par ailleurs différents objectifs :

- Établir des relations phylogénétiques entre les différents genres de léporidés afin de l'appliquer sur des spécimens pliocènes provenant d'Inde (Patnaik, 2002) ;
- Distinguer les différents genres de léporidés européens au cours du Pléistocène (De Marfà, 2009) ;
- Identifier quelle(s) espèce(s) se retrouve(nt) dans les niveaux du Pléistocène inférieur du sud de la France lorsqu'on est en présence d'un hiatus biochronologique et biogéographique (Pelletier *et al.*, 2015a) ;
- Appréhender d'éventuels changements morphologiques chez le lapin au cours du temps en relation avec les changements environnementaux locaux, à partir de différents niveaux stratigraphiques d'un gisement du Paléolithique moyen (site de Regourdou dans le sud-ouest de la France ; Pelletier *et al.*, 2015b) ;
- Distinguer les deux espèces de lièvres peuplant actuellement l'archipel japonais, dont la répartition géographique résulterait de l'influence du détroit de Tsugaru comme probable obstacle/barrière à la migration de certaines espèces de mammifères (Sawaura *et al.*, 2018).



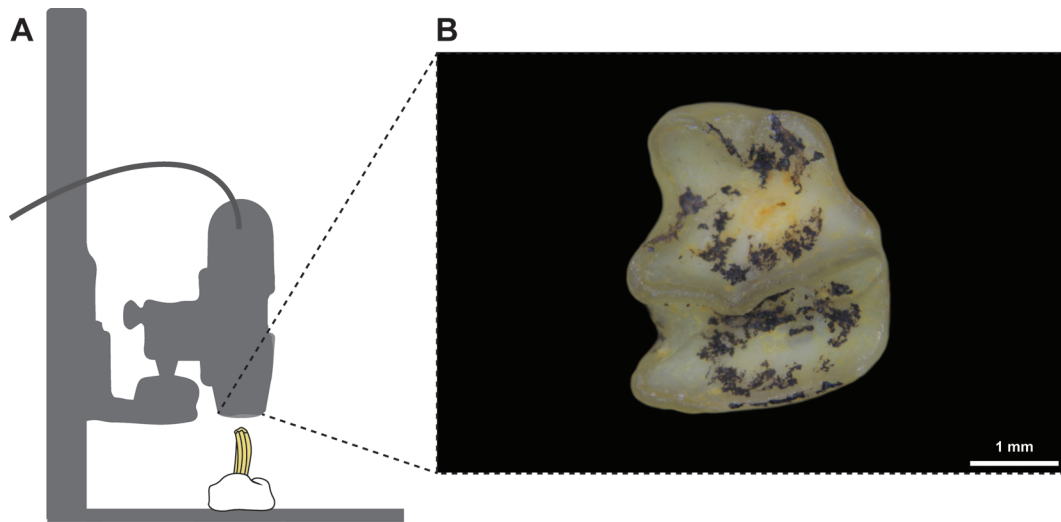
**Figure 9 :** p3 des différentes espèces pléistocènes du genre *Oryctolagus* en Europe occidentale. A : Terminologie dentaire de la p3 (Palacios et López-Martínez, 1980) ; B : p3 d'*O. lacosti* de Perrier (*ce travail*) ; C 1-3 : p3 d'*O. valdarnensis* de Valdarno (Angelone et Rook, 2012) ; D : p3 d'*O. giberti* de la Cueva Victoria (De Marfà, 2008) ; E : p3 d'*O. cuniculus* de Pont d'Ambon (Donard, 1982) ; F 1-5 : p3 d'*O. burgi* de Valdemino (Nocchi et Sala, 1997a).

Avant d'adapter notre méthodologie et définir convenablement nos *landmarks*, il est nécessaire de mettre en évidence l'un des constats que nous avons fait à partir des descriptions morphologiques de la p3 issue de différentes espèces pléistocènes recensées dans la littérature (Figure 2 et 9). Globalement, nous constatons une assez grande variabilité de formes s'inscrivant davantage sur la partie mésiale de la dent (*i.e.*, antéroflexide et antéroconides vestibulaire et lingual) que sur la partie distale. Chez *O. valdarnensis*, du site du Valdarno daté de la seconde moitié du Pléistocène inférieur et décrit par Angelone et Rook (2012), cela s'observe particulièrement au niveau de la profondeur de l'antéroflexide plus ou moins marquée (Figure 9C). En outre, la morphologie de la p3 de cette espèce est très similaire à celle d'*O. lacosti* originaire de la région Auvergne-Rhône-Alpes, daté de la première moitié du Pléistocène inférieur (Figure 9B-C). Nous faisons le même constat à travers la morphologie dentaire d'*O. burgi* : Nocchi et Sala (1997a) décrivent deux morphotypes pour la p3, comprenant en outre trois sous-groupes pour le morphotype 1, du site de Valdemino daté du stade isotopique 16. Sur la base de ces critères qualitatifs, on peut noter que la profondeur de l'antéroflexide varie grandement au sein de cette même population

fossile, tout comme la forme des deux antéroconides (Figure 9F). Considérant ces observations et relevant l'importante variabilité morphologique de la p3, nous avons préféré, lors d'une étude antérieure, appeler *Oryctolagus cf. giberti* les léporidés du site de Bois-de-Riquet datés de la seconde moitié du Pléistocène inférieur (Pelletier *et al.*, 2015a). Malgré les différences et/ou ressemblances avec d'autres espèces du Pléistocène inférieur, il reste très difficile d'attribuer ce matériel à un morphotype en particulier. Ce choix se justifie également suite au couplage des données morphologiques dentaires aux données morphologiques et biométriques du squelette postcrânien.

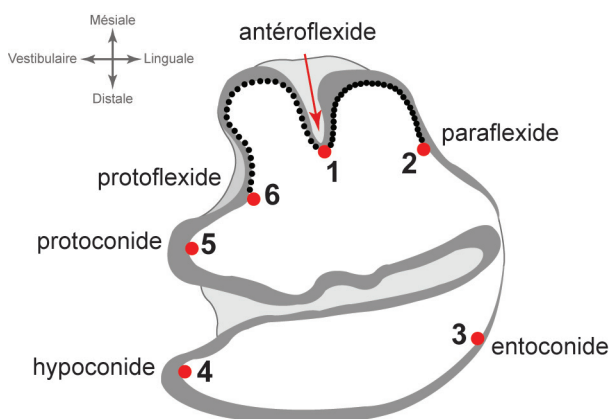
Les données ont été collectées à partir de photographies numériques 2D de la surface occlusale de chaque p3 en utilisant un protocole standardisé (De Marfà, 2009 ; Pelletier *et al.*, 2015a) : les dents ont été positionnées perpendiculairement au plan focal. La parallaxe a ensuite été contrôlée en ajustant symétriquement l'antéroconide lingual et l'entoconide pour limiter les biais dus à l'obliquité vestibulo-lingual de la dent (Figure 10). Les photographies ont été prises à l'aide d'un microscope numérique (Dino-Lite).





**Figure 10** : Dispositif photographique pour l'acquisition d'images numériques 2D à partir d'un microscope numérique (A ; Dino-Lite) ; B : Surface occlusale de la p3.

L'acquisition des coordonnées des *landmarks* et *semilandmarks* a été réalisée sur les images numériques en utilisant le logiciel tpsDig2 v2.16 (Rohlf, 2010a). Les six *landmarks* ont été positionnés sur le bord interne de l'email afin de limiter les biais liés à l'usure, et correspondent à des points de courbure maximale : 1) l'antéoflexide, 2) le paraflexide, 3) l'entoconide, 4) l'hypoconide, 5) le protoconide et 6) le protoflexide. Les 60 *semilandmarks* (i.e., 30 entre les *landmarks* 1 et 2 et 30 entre les *landmarks* 1 et 6) quant à eux dessinent les contours des antéroconides vestibulaire et lingual (Figure 11). Nous avons fait le choix d'exclure tous les points relatifs à l'hypoflexide, bien que de nombreux auteurs décomptent généralement le nombre de plissements de l'email le long de l'hypoflexide, considéré alors comme critère taxinomique. Or, il semblerait que leur nombre et importance ne soient en aucun cas corrélés à la phylogénie mais tendraient plutôt à augmenter avec la taille du crâne (Bertonnier-Brouty *et al.*, 2017).



**Figure 11** : Localisation des 6 *landmarks* (points rouges) et des 60 *semilandmarks* (points noirs) sur une p3 gauche de léporidé.

La superposition Procruste des coordonnées de *landmarks* et *semilandmarks* a été réalisée sous tpsRelw v1.49 (Rohlf, 2010b). Lors de cette étape, les *semilandmarks* « glissent » le long de la ligne entre les points adjacents afin de minimiser la somme des distances Procrustes entre chaque individu et la forme moyenne (Perez *et al.*, 2006).

#### **b. Acquisition des données pour la morphométrie géométrique 3D : le calcanéus**

Les analyses en morphométrie géométrique 3D ont été effectuées sur le calcanéus. Cet os, facilement identifiable, est l'un des éléments du squelette postcrânien possédant la plus grande densité osseuse (Pavao et Stahl, 1999) favorisant sa bonne conservation. De fait, il est très régulièrement retrouvé complet dans le registre fossile. En outre, il s'agit d'un os particulièrement important dans la fonctionnalité des membres postérieurs, à la fois pour la locomotion mais aussi reflétant des adaptations à des substrats particuliers (e.g., Szalay, 1994, Bassarova *et al.*, 2009). Ce point est très important sachant les étroites relations « substrat-climat-végétation » (Aubert, 2007).

La morphologie du calcanéus nous renseigne sur la posture ou la locomotion d'un animal (e.g., Bassarova *et al.* 2009 ; Polly et MacLeod, 2008). Chez les léporidés, certaines espèces de lièvres évoluent en prairie (*L. europaeus*), sur un couvert neigeux et/ou rocheux une partie de l'année (*L. timidus*) ou encore en zone désertique (*L. capensis*) tandis que le lapin possède des capacités fouisseuses. Dans le cas des animaux fouisseurs, certains auteurs soulignent

le rôle primordial du calcanéus dans la mobilité (*sensu lato*), les membres postérieurs contribuant également de manière significative à la fossorialité (Polly et MacLeod, 2008 ; Jasinski et Wallace, 2014). Enfin, certains mammifères montrent une morphologie et une locomotion convergente, malgré leurs différences géographiques et taxinomiques. Par exemple, des espèces de rongeurs de milieux désertiques de différents continents (*e.g.*, *Meriones unguiculatus* en Asie du nord-est, *Gerbillus gerbillus* au nord de l'Afrique, *Perognathus parvus* en Amérique du Nord) présentent les mêmes types d'adaptations morphologiques, en raison d'une convergence adaptative liée à des contraintes écologiques et environnementales similaires (Eisenberg, 1975).

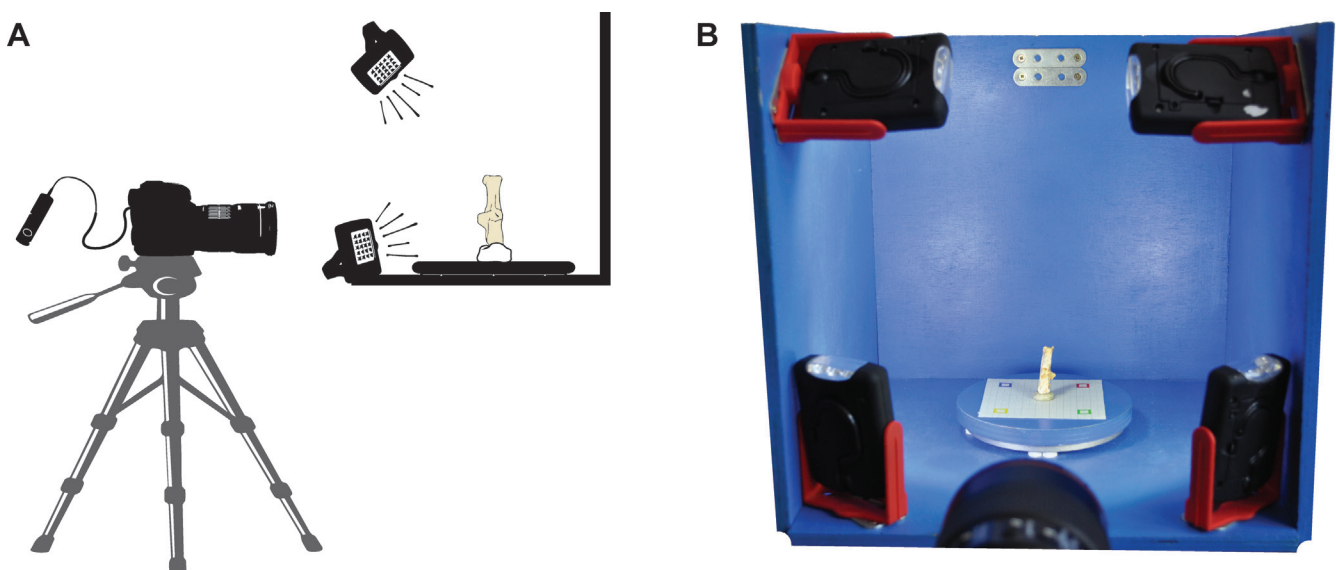
Pour ces raisons, l'étude du calcanéus apparaît très complémentaire aux analyses biométriques du squelette et morphométrie de la p3. L'acquisition des coordonnées de points en 3D peut se faire soit directement sur le spécimen (*e.g.*, MicroScribe), soit à partir d'un modèle numérique tridimensionnel. Dans notre travail, les données ont été collectées avec pour objectif l'analyse en morphométrie géométrique 3D à partir de modèles en 3D du calcanéus.

Il existe de nombreuses méthodes à partir desquelles il est possible d'élaborer ou de reconstruire un modèles 3D. Parmi celles couramment utilisées, on peut citer les scanners surfaciques par triangulation (lumière laser), la tomodensitométrie ou encore la photogrammétrie. Le principe de cette dernière est d'acquérir des images photographiques, suivant différents points de vue, d'une scène ou d'un objet, afin de réaliser des mesures (dimensions ou volume). Couramment, la photogrammétrie est utilisée dans

le but d'obtenir des modèles 3D, avec l'avantage d'être réalisée sans contact direct avec l'objet. La photogrammétrie est désormais couramment utilisée en archéologie, que cela soit pour reconstruire des modèles numériques de terrain (*e.g.*, Grün *et al.*, 2004 ; Falkingham *et al.*, 2014 ; Discamps *et al.*, 2016), pour visualiser des objets (*e.g.*, Sumner et Riddle, 2008 ; Kersten et Lindstaedt, 2012 ; Koutsoudis *et al.*, 2013 ; Barreau *et al.*, 2014 ; Porter *et al.*, 2016), ou encore pour générer des modèles 3D d'éléments squelettiques (*e.g.*, Evin *et al.*, 2016, *sous presse*). Nous renvoyons le lecteur à Evin *et al.* (*sous presse* ; Annexe 2) pour un inventaire détaillé des intérêts, limites ainsi que des différents protocoles existants. Nous détaillerons ici uniquement le protocole élaboré pour réaliser des modèles tridimensionnels *via* la photogrammétrie pour des ossements de léporidés.

Les constructions de modèles 3D *via* la photogrammétrie ont été réalisées à l'aide du logiciel Agisoft© PhotoScann. Elles nécessitent une succession de quatre étapes indispensables pouvant être réalisées en série et de manière automatique (« *batch process* ») :

- **Acquisition des photographies** : Les photographies sont réalisées à partir d'un appareil numérique reflex (Canon EOS 70D) avec un objectif macro 100 mm (Canon EF 100 mm f/2.8 L IS USM Macro), d'un trépied photo (Walimex FW-3970), d'une télécommande (Canon RS-60E3) et d'un plateau tournant (Figure 12A). Les objets sont positionnés au centre d'un mini studio photo de couleur unie bleue non réfléchissant et sans aspérités (Figure 12B). L'éclairage utilisé est fixe, réalisé à l'aide de quatre mini-torches au socle aimanté



**Figure 12** : Protocole d'acquisition des images numériques pour les reconstructions 3D en photogrammétrie. A : Schéma du dispositif photographique ; B : « Studio photo » et plateau tournant.

(XanLiteLP1072, 23 LED). Les objets sont positionnés verticalement au centre du plateau tournant à l'aide d'une gomme tackante, où est également incluse une mire afin de faciliter la mise à l'échelle du modèle. Pour chaque os, 60 photos sont réalisées selon trois étapes : 20 photos prises perpendiculairement à l'objet (vue de face) correspondant à une photo prise tous les 18° (Figure 13A) ; 20 photos selon un angle d'inclinaison d'environ 20° ; puis 20 photos selon le même angle d'inclinaison après avoir tourné verticalement l'objet de 180° afin de reconstituer les extrémités proximales et distales.

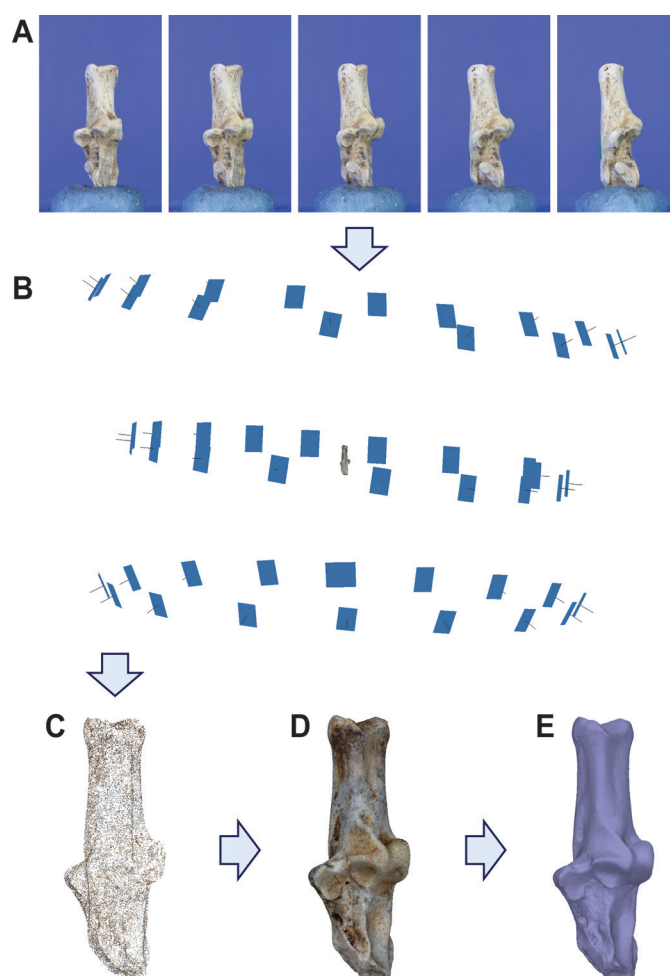
- **Alignement des photographies (« *sparse cloud* »)** : L'arrière-plan de couleur unie décrit à l'étape précédente est très important puisqu'il est possible ici de le supprimer, en appliquant un masque, puis de se concentrer uniquement sur la reconstruction tridimensionnelle de l'objet. Le logiciel aligne alors les images les unes par rapport aux autres en fonction des correspondances entre chacune d'elles (Figure 13B-C).

- **Construction d'un nuage de points dense (« *dense cloud* »)** : À partir de l'alignement précédemment obtenu, un nuage de points dense est

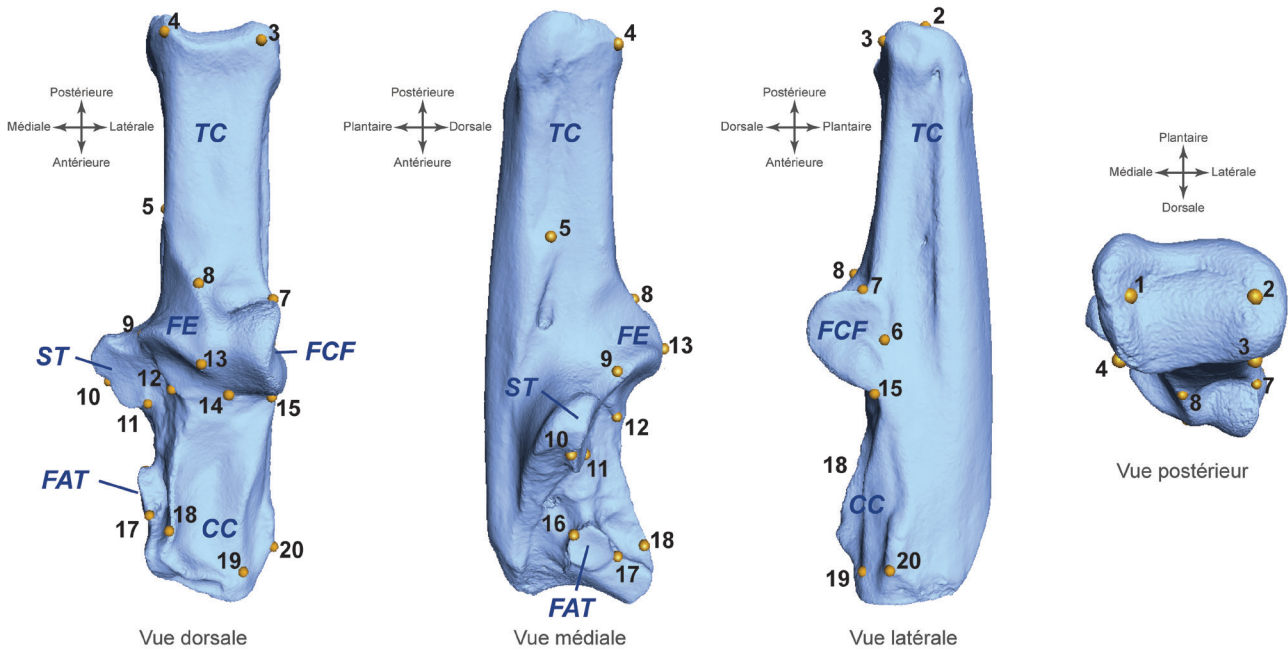
réalisé par le logiciel. Cette étape est généralement la plus longue du processus de reconstruction 3D d'un objet. Selon le nombre de photos, la taille de celles-ci, la puissance de l'ordinateur et/ou la qualité du modèle final recherchée, cela peut durer de quelques minutes à plusieurs heures (Figure 13D).

- **Réalisation d'un maillage (« *mesh* »)** : Le volume est ainsi donné à l'objet en reliant les points du nuage dense à l'aide de polygones. Le modèle 3D peut être considéré comme terminé bien qu'il soit possible à ce stade d'y ajouter une texture et de mettre l'objet à l'échelle (Figure 13E).

La photogrammétrie est une technique peu coûteuse, facile à transporter et à mettre en œuvre (e.g., Falkingham, 2012) et capable de générer des modèles 3D respectant parfaitement la géométrie des objets (e.g., Friess, 2012 ; Evin *et al.*, 2016). Elle se présente comme une excellente alternative au scanner surfacique, offrant en outre un gain de temps significatif. Toutefois, les recherches en paléontologie ou archéozoologie couplant photogrammétrie et morphométrie géométriques sont encore peu nombreuses (e.g., Evin *et al.*, 2016, *sous presse*).



**Figure 13** : Les étapes de la reconstruction 3D en photogrammétrie. A : Acquisition des images numériques ; B : Alignement des photographies ; C : Points de correspondance (*sparse cloud*) ; D : Nuage de points dense (*dense cloud*) ; E : Maillage (*mesh*).



**Figure 14 :** Position des 20 *landmarks* sur un modèle tridimensionnel d'un calcanéus gauche de léporidé. TC : Tubérosité calcanéenne ; ST : Sustentaculum tali ; FE : Facette ectale ; FCF : Facette calcanéo-fibulaire ; FAT : Facette articulaire talaire antérieure du calcanéus ; CC : Corps du calcanéus. La correspondance anatomique de chaque *landmarks* est indiquée dans le tableau 4.

La numérisation des *landmarks* sur les modèles tridimensionnels a été effectuée à partir du logiciel Avizo Standard Edition v7.1 (*Visualization Sciences Group, SAS*). Les *landmarks* ont été positionnés en fonction du degré de fragmentation et d'altération

d'ordre taphonomique du matériel fossile, afin de pouvoir appliquer la méthode à un maximum d'individus (Figure 14). La correspondance anatomique de chaque *landmarks* est indiquée dans le tableau 4.

N° Landmarks	Description
1	Point à l'extrémité médiale de la rainure du tendon d'Achille
2	Point à l'extrémité latérale de la rainure du tendon d'Achille
3	Point de courbure maximale de la partie latéro-dorsale de la tubérosité calcanéenne
4	Point de courbure maximale de la partie médio-dorsale de la tubérosité calcanéenne
5	Point à l'extrémité postérieure du sillon tendineux calcanéen
6	Point le plus postérieur de la projection médiale contenant la facette calcanéo-fibulaire
7	Point d'inflexion latéral marquant la jonction entre la partie postérieure de la facette calcanéo-fibulaire et la tubérosité calcanéenne
8	Point de courbure maximale postérieur à la facette ectale sur le bord latéral
9	Point postéro-latéral de la rainure entre la facette ectale et la facette du sustentaculum tali
10	Point d'inflexion médial de la facette du sustentaculum tali
11	Point antéo-médial de la rainure entre la facette ectale et la facette du sustentaculum tali
12	Point antéo-latéral de la rainure entre la facette ectale et la facette du sustentaculum tali
13	Point le plus dorsal de la facette ectale
14	Point d'inflexion dorsal entre la facette calcanéo-fibulaire et la facette ectale. Anatomiquement, il se trouve également à la jonction du prolongement antérieur du landmark 13 et du prolongement médial du landmark 15
15	Point d'inflexion latéral marquant la jonction entre la partie antérieure de la facette calcanéo-fibulaire et le corps du calcanéus
16	Point de courbure maximale postéro-plantaire de la facette articulaire talaire antérieure du calcanéus
17	Point de courbure maximale antéro-dorsal de la facette articulaire talaire antérieure du calcanéus
18	Point de courbure maximale de la surface médiale du corps du calcanéus
19	Point d'inflexion à l'extrémité antéro-dorsale du corps du calcanéus
20	Point le plus latéral du corps du calcanéus

**Tableau 4 :** Correspondance anatomique de chaque *landmarks* utilisés pour l'étude du calcanéus. Les numéros correspondent à la figure 14.



Sur les spécimens incomplets, nous avons estimé les points manquant via l'approche «TPS» (*thin-plate splines*). Cette approche utilise un échantillon de référence dont tous les *landmarks* sont présents pour l'ensemble des spécimens pour ensuite estimer les emplacements des points manquants dans l'échantillon cible (Gunz *et al.*, 2009).

### 3. Tests statistiques

Les données acquises, tant de morphométrie « traditionnelle » que géométrique, ont fait l'objet de différents tests statistiques afin de quantifier les différences morphologiques entre les restes des populations étudiées. Ces populations ont été comparées entre elles, par intervalles chronologiques, par stades isotopiques marins (MIS), par espèces et par zones géographiques (e.g., Sud-Ouest de la France, Sud-Est de la France, Sud-Est de l'Espagne, Portugal).

Les différences biométriques entre les populations ont été illustrées par des boîtes à moustaches. Les mesures linéaires ont été soumises à des statistiques univariées (*i.e.*, test de Kruskal Wallis et test de Wilcoxon) afin d'évaluer si la différence de taille entre les groupes était significative. Ces mêmes tests ont été appliqués sur les tailles centroïdes des p3 et des calcanéus obtenues à la suite des acquittions en morphométrie géométrique.

Pour chaque cas d'étude en morphométrie géométrique (p3 et calcanéus), une analyse en composante principale (ACP) a été réalisée à partir des coordonnées Procrustes afin de calculer l'axe principal de la variation de la conformation. Entre chaque série, les différences dans les conformations ont été estimées à l'aide des statistiques multivariées (MANOVA). La détection d'une interaction significative signifierait des différences populationnelles et/ou taxinomiques.

Le cas échéant, nous avons évalué la précision de ces potentielles assignations spécifiques et/ou populationnelles à l'aide d'une analyse canonique de variance, couplée avec une validation croisée, puis nous avons calculé le pourcentage de classification correcte pour chaque échantillon. Afin de ne pas affecter les résultats de la validation croisée, nous avons réduit la dimensionnalité de notre ensemble de données en conservant les valeurs des composantes principales exprimant 95 % de la variance totale, avant chaque analyse canonique (Kovarovic *et al.*, 2011). Les similitudes phénotypiques entre les

groupes ont été représentées en utilisant la méthode du *Neighbour Joining* et calculés à partir des distances de Mahalanobis (Mahalanobis, 1936).

Dans le cas des populations actuelles étudiées, dont nous connaissons bien leur contexte environnemental, nous avons étudié l'influence directe des paramètres locaux sur la conformation de la p3 et du calcanéus. Dans ce but, nous avons mis en place un modèle linéaire statistique permettant de tester l'impact de la taille, de la position géographique, de la lignée génétique et du climat sur ces conformations (e.g., Ledevin *et al.*, 2016). La mise en place de ce modèle se présente sous la forme d'une base de données regroupant uniquement des valeurs quantitatives qui pourront être testées statistiquement. Ainsi, chaque paramètre évoqué représente une colonne du jeu de données. Les données brutes utilisées pour chaque paramètre sont détaillées ci-dessous :

1) La variation de la conformation totale de la dent est résumée selon les valeurs des composantes principales totalisant 95 % de la variance.

2) La taille est évaluée à partir de la taille centroïde de l'objet (p3 et calcanéus).

3) La position géographique est définie à partir des valeurs de la latitude et de la longitude (degrés décimaux) pour chacun des sites sélectionnés.

4) Les données moléculaires de chacun des individus analysés en morphométrie géométrique n'étant pas disponible pour notre étude, nous avons utilisé un codage phylogénétique binaire des lignées maternelles A et B (cf. Chapitre 3).

5) Les données climatiques actuelles ont été extraites de la base de données WorldClim avec une résolution de 2,5 arc-min (Fick et Hijmans, 2017). Une ACP a été réalisée à partir de ces données climatiques comprenant : la température moyenne annuelle, la température saisonnière, la température moyenne du trimestre le plus chaud, la température moyenne du trimestre le plus froid, les précipitations annuelles, les précipitations du trimestre le plus humide et les précipitations du trimestre le plus sec. Ce sont les trois premières composantes de l'ACP (totalisant plus de 99 % de la variance) qui ont été retenues comme variables explicatives dans le modèle.

Enfin, ces paramètres ont ensuite été confrontés dans une nouvelle ACP où nous avons quantifié le pourcentage d'impact de chacun d'entre eux sur la conformation des p3 et des calcanéus.

## Chapitre 2 - Matériel et Méthodes

L'ensemble de ces tests ont été effectués avec MorphoJ (Klingenberg, 2011) et *Rstudio* (R Development Core Team, 2011), en utilisant notamment les packages « *geomorph* » (Adams et Otárola-Castillo, 2013), « *ade4* » (Dray et Dufour, 2007), « *raster* » (Hijmans et van Etten, 2014) et « *ffmanova* » (Langsrud, 2002).



---

# **Chapitre 3 :**

## **Eco-éthologie et Variabilité des léporidés actuels**

---





Dans le but de mieux répondre aux interrogations relevant de la taxinomie, des dynamiques évolutives et des adaptations au Pléistocène en relation avec les contextes environnementaux, il apparaît nécessaire de présenter les répartitions géographiques des léporidés actuels, ainsi que leurs caractéristiques écologiques et éthologiques.

## I. Eco-éthologie générale

### 1. Le lapin de Garenne (*Oryctolagus cuniculus* Linnaeus, 1758)

#### a. Répartition géographique

Le lapin de Garenne (ou lapin européen) est l'unique et dernier représentant de son genre à travers le monde. En Europe occidentale, zone d'indigénat de l'espèce, il est abondamment présent mais de manière discontinue (Figure 15), occupant ce territoire en populations fragmentées. Son abondance tend à diminuer vers l'Est (*i.e.*, Europe centrale), le Nord (*i.e.*, Scandinavie) et le Sud (*i.e.*, Maghreb), probablement contraint par des facteurs climatiques et écologiques comme la température, les précipitations, l'altitude ou encore la nature des sols et du couvert végétal (Soriguer, 1983).

Néanmoins, bien qu'il semble être une espèce plutôt inféodée à un climat de type méditerranéen, le lapin s'adapte à des biotopes variés, comme le démontre sa présence sur l'ensemble des continents (exceptée l'Antarctique) et sur plus de 800 îles (Flux et Fullagar, 1992 ; Flux 1994). Cette distribution est la conséquence de déplacements récents, favorisés ou réalisés par l'Homme pendant les temps historiques (Callou, 1995, 2003). Il peut survivre sous des conditions climatiques parfois très rigoureuses, comme par exemple sur les îles Middleton en Alaska, Shetlands au Nord de l'Ecosse ou encore dans l'archipel subantarctique Kerguelen. La grande réussite de l'introduction du lapin dans les îles est très certainement davantage liée à une absence totale ou partielle de prédation ou de compétition, plutôt qu'aux conditions environnementales locales (Callou, 2003). Au contraire, malgré de nombreuses tentatives d'introduction en Amérique du Nord ou en Asie (Lever, 1985), des continents possédant pourtant des biotopes favorables, son implantation est un échec. Cela s'expliquerait respectivement par une compétition interspécifique avec les lapins américains (genre *Sylvilagus*) et avec les ochotonidés (genre *Ochotona*).



Figure 15 : Répartition actuelle du lapin (*Oryctolagus cuniculus*) en Europe et en Afrique du Nord (modifié d'après Flux, 1994).

Le lapin de Garenne semble donc s'adapter aisément à un nouvel environnement, parfois même trop facilement, provoquant des déséquilibres écologiques importants (e.g., Australie, Myers *et al.*, 1994 ; îles Kerguelen, Chapuis et Barnaud, 1995 ; île de Riou, Chapuis *et al.*, 1995). La distribution géographique actuelle du lapin est conditionnée par 1) des composantes environnementales comme l'aridité, l'altitude et les conditions édaphiques, fondamentales pour l'installation et le maintien des populations, 2) la compétition avec des espèces écologiquement ou éthologiquement proches, ou 3) les activités anthropiques.

### **b. Habitat et organisation sociale**

Ce petit animal fouisseur et sédentaire (38-53 cm ; 1-2 kg), essentiellement nocturne et crépusculaire, vit généralement sur de très petits territoires allant de 10 à 20 hectares (Daly, 1981). Sa densité de population varie en fonction de la qualité de l'habitat et du taux de prédation, mais peut atteindre jusqu'à quelques dizaines de reproducteurs par hectare (Gibb, 1981). Afin de se protéger contre les prédateurs et les conditions climatiques, les lapins creusent des terriers interconnectés appelés « garennes ». Il est le seul membre de la famille des léporidés à posséder cette caractéristique (e.g., aux États-Unis, le lapin américain *Sylvilagus floridanus* occupe des terriers creusés par d'autres mammifères ; Cowan et Bell, 1986).

Le lapin de Garenne établit généralement ses terriers dans des sols meubles et bien drainés sur un terrain plat ou en pente, au couvert végétal relativement épais et ce jusqu'à 1000 m d'altitude (cf. Figure 4B ; Biadi et Le Gall, 1993). L'architecture d'une garenne est directement liée à la nature des sédiments. Dans des sédiments meubles par exemple (e.g., sables), elle est relativement simple, comprenant un nombre d'entrées et de galeries limité, tandis que dans des substrats plus compacts (e.g., limons et argiles), les terriers peuvent s'ancrer plus profondément dans le sol, présentant une architecture beaucoup plus complexe (Kolb, 1985).

Dans une garenne, les populations de lapins s'organisent en de petites unités familiales complexes, très hiérarchisées, composées de deux à dix adultes (auxquels s'ajoutent de jeunes individus non émancipés) et comprenant généralement une femelle et un mâle dominants. Ainsi, bien que la composition change selon la densité de la population,

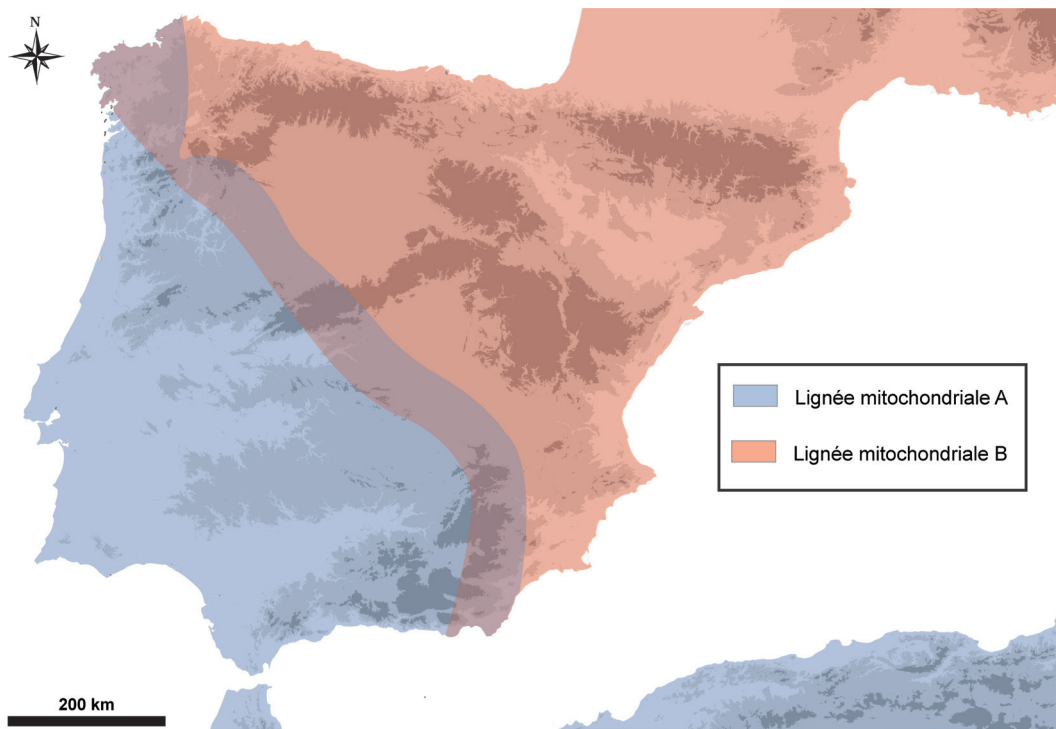
il n'y a pas ou peu de déséquilibre sexuel au sein d'un groupe, le nombre de mâles et de femelles étant approximativement le même (Garson, 1981 ; Biadi et Le Gall, 1993). En fonction des conditions environnementales, le nombre de portées est compris entre 2 et 4 par an, comprenant en moyenne 5 lapereaux, mais pouvant dans certain cas atteindre jusqu'à 12 individus (Flux, 1965 ; Biadi et Le Gall, 1993).

Le taux de mortalité des populations de lapins diffère selon la classe d'âge. Il atteint jusqu'à 50 % pour les jeunes de moins de 2 semaines (*i.e.*, avant leur première sortie du terrier), alors qu'il se situe entre 30 et 50 % pour les juvéniles et les sub-adultes, et entre 10 et 30 % pour les adultes. La prédation est la principale cause de la mortalité de ces deux dernières classes d'âge, d'autant que le lapin occupe une place prépondérante dans de nombreux réseaux trophiques européens, intégrant en outre le régime alimentaire de plus de 40 prédateurs (Delibes et Hiraldo, 1981 ; Delibes-Mateos *et al.*, 2008).

### **c. Sous-espèces**

De très nombreuses sous-espèces de lapin ont été décrites par le passé (voir synthèse dans Callou, 2003) mais les auteurs s'accordent désormais sur la présence de seulement deux sous-espèces, que cela soit à partir de données morphologiques externes (e.g., Gibb, 1990), ostéoscopiques (e.g., Callou, 2003), biométriques (e.g., Ferreira *et al.*, 2015), parasitologiques (e.g., Beaucournu, 1980 ; Launay et Beaucournu 1982 ; Beaucournu et Marquez, 1987) ou encore génétiques (e.g., Biju-Duval *et al.*, 1991 ; Hardy *et al.*, 1994a, 1994b, 1995 ; Monnerot *et al.*, 1994 ; Branco *et al.*, 2000). Deux lignées mitochondriales, correspondant à ces deux sous-espèces ont été distinguées : 1) *Oryctolagus cuniculus algirus* (parfois nommé *O. c. huxleyi* dans la littérature) est strictement réparti dans le Sud-Ouest de la péninsule Ibérique et en Afrique du Nord et correspond à une lignée maternelle « de type A » ; et 2) *O. c. cuniculus*, vit dans le reste de la zone géographique occupée par les lapins en Europe et correspond à la lignée « de type B » (Figure 16).

Plus précisément, les données moléculaires suggèrent que ces deux sous-espèces auraient évolué indépendamment l'une de l'autre dans deux zones refuges durant les glaciations pléistocènes, l'une située dans le quart sud-ouest de la péninsule Ibérique, et l'autre le long de la côte



**Figure 16 :** Répartition des deux lignées mitochondriales (A et B) correspondant aux deux sous-espèces actuelles de lapin *O. c. algirus* (en bleu) et *O. c. cuniculus* (en rouge) (modifié d'après Ferreira *et al.*, 2015).

est-méditerranéenne (Ferrand, 2008). Au cours de cette période, elles seraient restées en allopatrie (*i.e.*, aires de répartition disjointes) dans ces refuges avant d'élargir leurs distributions géographiques vers le centre de la péninsule Ibérique lors de l'amélioration des conditions climatiques (Branco *et al.*, 2002). Actuellement, les deux sous-espèces se trouvent en parapatricité (*i.e.*, avec une zone de contact étroite) dans le centre de la péninsule Ibérique et s'hybrident (*e.g.*, Branco *et al.*, 2000 ; Geraldès *et al.*, 2006 ; Carneiro *et al.*, 2009). En outre, les populations françaises résultent d'une colonisation récente (*i.e.*, postérieure à la dernière glaciation) originaire du Nord-Est de l'Espagne et associée à un goulot d'étranglement relativement marqué. La variabilité génétique des populations présentes en France correspond à un sous-ensemble de celle observée dans le Nord-Est de l'Espagne et s'expliquerait par les difficultés à surmonter la barrière géographique des Pyrénées (Ferrand et Branco, 2007).

#### **d. Dimorphisme sexuel**

Au sein d'une même espèce, les différences morphologiques plus ou moins marquées entre les individus mâles et femelles sont appelées « dimorphisme sexuel ». Ce dernier n'est généralement jamais marqué chez les espèces monogames, tandis qu'il peut être important chez les espèces polygynes,

avec dans certains cas des mâles pouvant être deux à trois fois plus gros que la femelle (*e.g.*, le gorille, Schaller, 1963 ; le cerf, Clutton-Brock *et al.*, 1982 ; l'éléphant de mer, Le Boeuf, 1974). Chez les mammifères fouisseurs, on observe généralement deux types préférentiels de comportements sexuels : les espèces monogames d'un côté (*e.g.*, le porc-épic, Sever et Mendelssohn, 1988 ; le mara, Campos *et al.*, 2001 ; le renard, Iossa *et al.*, 2008) et les espèces polygynes de l'autre (*e.g.*, Viscache des plaines, Branch *et al.*, 1993). Néanmoins, le comportement sexuel du lapin de Garenne pourrait être considéré comme intermédiaire : il ne peut être classé parmi les espèces polygynes puisque seuls les mâles dominants peuvent avoir accès à plusieurs femelles, tandis que les individus de rangs inférieurs forment préférentiellement des couples monogames (Biadi et Le Gall, 1993), bien qu'il puisse y avoir des exceptions (Cowan, 1987a). De fait, la question se rapportant au dimorphisme sexuel chez le lapin se révèle particulièrement intéressante.

D'un point de vue morphologique, de nombreux auteurs rapportent l'absence ou la quasi-absence d'un dimorphisme sexuel chez le lapin (Brambell, 1944 ; Watson, 1957 ; Taylor *et al.*, 1977 ; Zunino, 1985 ; Webb, 1993 ; Boussès, 1991 ; Vigne *et al.*, 1994 ; Callou, 2003 ; Ferreira *et al.*, 2015). Plus précisément, il a été démontré que quelle



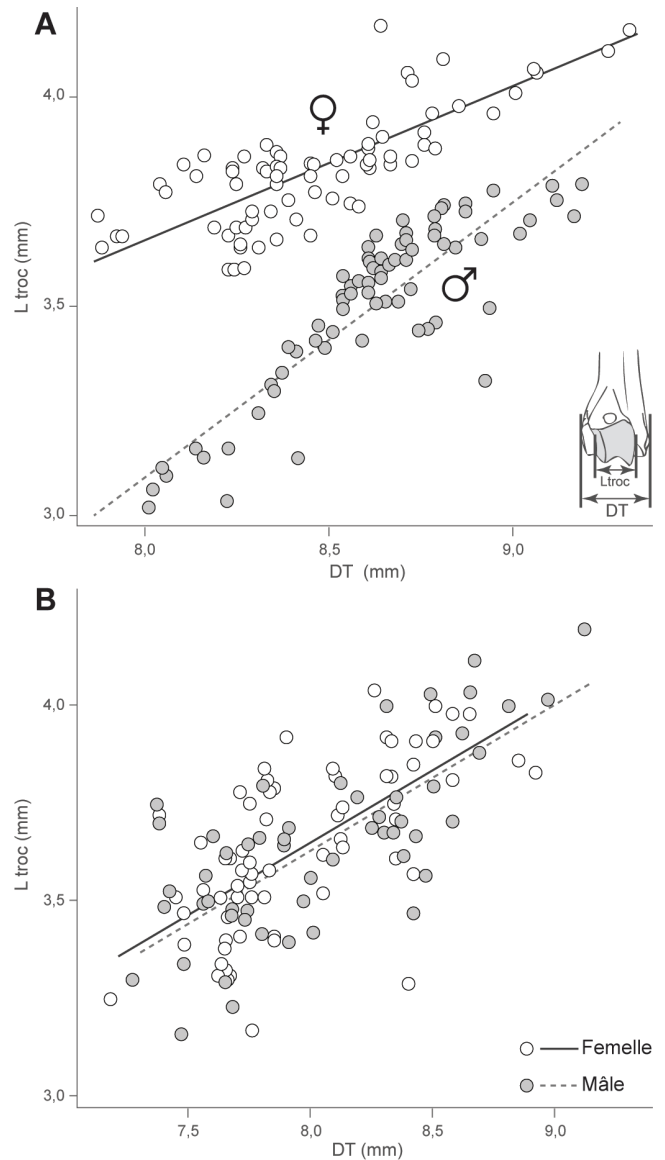
que soit la variable considérée, si l'une d'elle est significativement discriminante sexuellement dans une population, elle ne l'est pas forcément dans une autre population (Callou, 2003 ; Ferreira *et al.*, 2015).

Une étude basée entre autre sur le rapport entre le diamètre transversal de l'épiphyse distale de l'humérus et la largeur de la trochlée, affirme l'existence d'un dimorphisme sexuel relativement marqué chez le lapin de Garenne (Jones, 2006). Néanmoins, cette méthode souffre de quelques ambiguïtés. Premièrement, la provenance géographique des échantillons utilisés dans l'étude n'est pas précisée. Or, il s'agit d'une information importante étant donnée la variabilité du dimorphisme sexuel d'une population à une autre (Callou, 2003). Deuxièmement, aucun test inter-observateur n'a été effectué afin de valider la méthode. Une étude récente s'est alors attachée à réaliser ce test en reproduisant la méthodologie sur les mêmes populations de référence et a montré des résultats foncièrement différents (Figure 17 ; Pelletier *et al.*, 2015b). Contrairement aux résultats obtenus par Jones (2006), aucune ségrégation entre les mâles et les femelles n'est observable et il n'existe pas de différence significative entre les deux groupes (test ANCOVA, pente :  $p = 0,94$  ; ordonnée à l'origine :  $p = 0,65$ ). Les différences entre ces deux travaux peuvent très certainement s'expliquer en partie par l'existence d'un biais inter-observateur dans la prise de mesures d'ossements de petite taille.

#### e. Taille corporelle

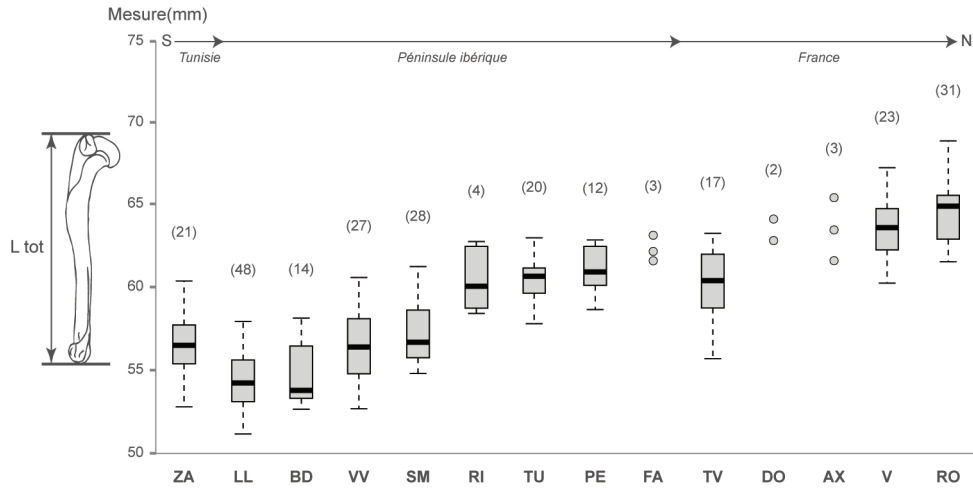
À partir des populations de lapins d'Europe occidentale et d'Afrique du Nord, il a été démontré l'existence d'une forte corrélation entre les dimensions corporelles des individus et leur localisation géographique (Sharples *et al.*, 1996). Celles-ci se répartissent en fonction de la latitude, suivant la loi de Bergmann (1847) : les plus grandes tailles corporelles se distribuent vers le nord et inversement, les plus petites tailles vers le sud (Figure 18), et ce quelle que soit la partie anatomique considérée (Callou, 2003).

En outre, il existe également une relation étroite entre la taille corporelle des lapins et les températures de l'environnement (Figure 19 ; Davis et Moreno-García, 2007). Globalement, les données sur la taille corporelle des populations de lapins se corrént à la fois avec la latitude, mais également avec les températures, comme cela est par ailleurs observé chez de très nombreux mammifères (Ashton *et al.*, 2000).



**Figure 17** : Relation biométrique entre le diamètre transversal (DT) de l'épiphyse distale d'humérus et la largeur de la trochlée (Ltroc) à partir d'individus du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris. A : D'après Jones, 2006 ; B : D'après Pelletier *et al.*, 2015b. Les femelles sont représentées par des ronds blancs et les mâles par des ronds gris

Néanmoins, il a été rapporté une particularité concernant les populations de Navarre, latitudinalement plus basses que les populations du Sud de la France mais possédant des valeurs moyennes légèrement supérieures, voire équivalentes (Figure 18). Dans ce cas, il semblerait que l'influence locale du milieu dépasse l'effet de la latitude (Callou, 2003). En effet, les populations de Navarre évoluent sous un climat aux influences plutôt océaniques, contrairement aux populations du Sud de la France vivants sous un climat méditerranéen (Figure 4C), où les températures annuelles moyennes sont relativement plus élevées et la pluviométrie plus faible (Figure 4E-F).



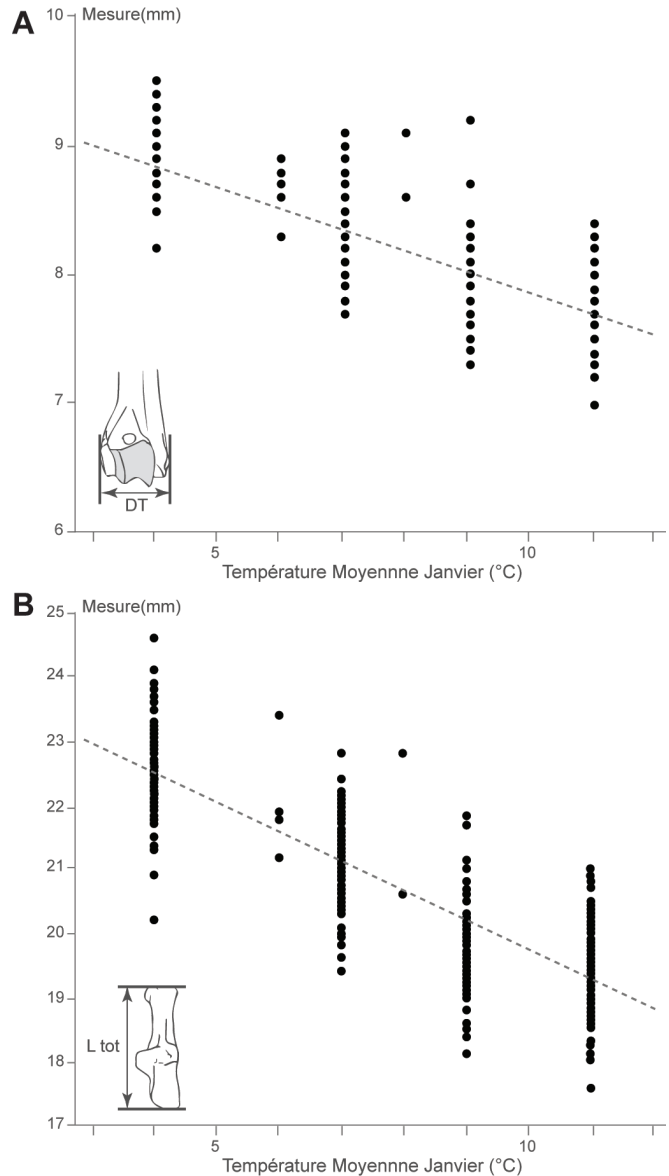
**Figure 18 :** Représentation de la longueur totale de l’humérus de lapin en fonction de la position géographique de populations actuelles (données d’après Callou, 2003). ZA : Zembra ; LL : Las Lomas ; BD : Badajoz ; VV : Vila Vicosa ; SM : Santarem ; RI : Ribaforada ; TU : Tudela ; PE : Peralta ; FA : Falces ; TV : Tour du Valat ; DO : Donzère ; AX : Arjuzanx ; V : Versailles ; RO : Roissy. Le nombre d’individus considérés est précisé entre parenthèses.

Une autre particularité concerne les populations siciliennes, où les auteurs indiquent que la taille corporelle des individus n’est pas corrélée avec la latitude (Lo Valvo *et al.*, 2014). Il faut dans ce cas présent considérer le phénomène d’insularité et notamment la relation avec la superficie de l’île ou encore avec le degré d’isolement de la population (Blondel, 1986). Ainsi, il est important de noter que d’autres paramètres comme la pression de prédation, la compétition pour les ressources, la saisonnalité ou encore l’altitude peuvent également agir dans les variations biométriques des individus (*e.g.*, Blondel, 1986 ; Boussès, 1991 ; Ramade, 1991).

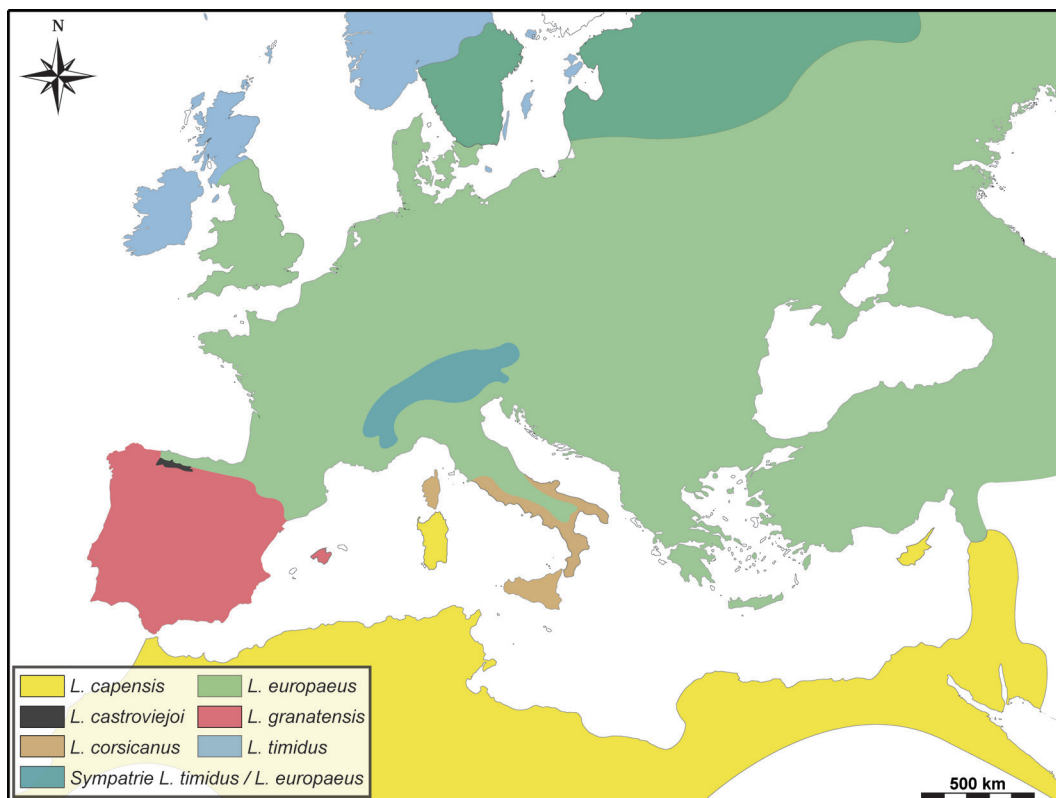
En résumé, la loi de Bergmann semble s’appliquer pour les populations de lapins à l’échelle du continent, mais d’autres facteurs locaux jouent également un rôle dans les variations de taille corporelle (Callou, 2003). Il est donc indispensable de prendre en considération l’ensemble de ces paramètres afin d’appréhender d’éventuelles variations morphométriques entre les populations.

## 2. Les lièvres du pourtour méditerranéen (genre *Lepus* Linnaeus, 1758)

Les lièvres sont les plus grands représentants de la famille des léporidés dans le monde, avec actuellement près de 32 espèces réparties sur l’ensemble des continents. La séparation des différentes espèces de lièvre dans des habitats distincts semble être une caractéristique générale du genre (Flux, 1981a). La compétition interspécifique chez les différents *Lepus* (*e.g.*, Fitzgerald et Keith, 1990 ; Thulin, 2003) a ainsi très certainement plus



**Figure 19 :** Représentation de la taille des ossements de lapins actuels en fonction de la température moyenne du mois de janvier en °C (modifié d’après Davis et Moreno-García, 2007). A : Diamètre transversal (DT) de l’épiphyse distale d’humérus ; B : Longueur totale (L tot) du calcaneus.



**Figure 20** : Répartition actuelle des lièvres (genre *Lepus*) en Europe et en Afrique du Nord (modifié d'après Mitchell-Jones *et al.*, 1999).

conditionné leur répartition géographique actuelle que l'action des variations climatiques. Sur le pourtour ouest-méditerranéen, on ne compte pas moins de six espèces (Figure 20) vivant majoritairement en parapatricie et dans quelques cas (*e.g.*, *L. europaeus* et *L. timidus*) peuvent cohabiter en sympatricie (*i.e.*, occupent la même région géographique). Ces zones de contact existantes entre les différentes espèces sont l'opportunités, pour certaines d'entre elles, de se rencontrer et de s'hybrider (Alves *et al.*, 2003 ; Thulin *et al.*, 2006a, 2006b ; Melo-Ferreira *et al.*, 2007 ; Alves *et al.*, 2008b ; Mengoni *et al.*, 2014). Globalement, les espèces de lièvre occupent des biotopes bien particuliers et possèdent chacune leurs propres caractéristiques éthologiques.

#### **a. Le lièvre variable (*Lepus timidus* Linnaeus, 1758)**

Le lièvre variable est un léporidé de taille moyenne (46-61 cm ; 2-4 kg) vivant actuellement sous un climat plutôt rigoureux et fréquentant aussi bien les milieux rocheux que les forêts mixtes ou encore la toundra (Maurin et Haffner, 1995). Il occupe ainsi les hautes et moyennes latitudes circumpolaires de la Fennoscandie à la Sibérie, ainsi que l'Irlande, la Pologne, le Royaume-Uni et le Japon (Flux et Angermann, 1990), mais également

les hautes altitudes comme dans les Alpes jusqu'à 3855 m (Mitchell-Jones *et al.*, 1999). Sa présence a également été signalée dans plusieurs îles britanniques et scandinaves, mais résulte d'une introduction récente par l'Homme (Angerbjörn et Flux, 1995). Actuellement, 15 sous-espèces sont répertoriées (Hoffmann et Smith, 2005).

L'une des particularités de l'espèce est de changer saisonnièrement de pelage entre l'automne/hiver (*i.e.*, blanc) et le printemps (*i.e.*, brun/gris) dans toutes les régions, excepté en Irlande (Angerbjörn et Flux, 1995). Cette alternance de couleur du pelage est corrélée à la température moyenne de l'environnement et à la durée de la couverture neigeuse (Lind, 1961 ; Jackes et Watson, 1975). Les lièvres variables sont des animaux nocturnes et plutôt solitaires, capables de creuser de petites galeries dans la neige pour se nourrir ou pour se protéger des intempéries et des prédateurs. Leur domaine vital dépend avant tout de leur densité de population : il peut varier entre 10 à 30 ha pour un mâle et une femelle en Ecosse (Flux 1970 ; Hewson 1976) mais aller jusqu'à 305 ha en Finlande (Seiskari 1957). Cette espèce est également apte à effectuer de longues migrations saisonnières (Ognev, 1940). Dans certaines zones (*e.g.*, Alpes, Suède), le lièvre variable se replie vers des zones de plus haute

altitude ou latitude sous l'effet d'une forte compétition avec le lièvre d'Europe *Lepus europaeus* (Thulin, 2003).

Le sex-ratio d'une population est en général équilibré (Angerbjörn et Flux, 1995). Les femelles dominent les mâles, et l'accouplement peut impliquer jusqu'à cinq mâles pour une femelle (Flux, 1970). Le nombre de portées est en général d'une à deux par an comprenant deux à trois levrauts, mais elles peuvent atteindre dans certains cas sept petits (Angerbjörn et Flux, 1995). En outre, les mâles ont tendance à être plus petits que les femelles et ce, qu'elle que soit la région considérée (e.g., Norvège, Walhovd, 1965 ; Irlande, Fairley, 1974 ; Russie, Ognev, 1940). Si cette tendance a été observée, aucune étude du dimorphisme sexuel spécifique sur le squelette des individus (comme pour le lapin, cf. *supra*) n'a à notre connaissance été réalisée. En revanche comme pour le lapin, la taille corporelle des individus semble suivre la loi de Bergmann (Angerbjörn et Flux, 1995).

Son comportement et sa taille corporelle étant radicalement différents d'une espèce sédentaire et grégaire comme le lapin, il est moins sujet à une prédation spécialisée. Excepté l'Homme, ses principaux prédateurs, sont le renard roux *Vulpes vulpes* (Marcström *et al.*, 1989), le loup *Canis lupus* (Rukovsky et Kupriyanov, 1972), le lynx boréal *Lynx lynx* (Haglund, 1966), l'aigle royal *Aquila chrysaetos* (Sulkava *et al.*, 1984) ou encore le hibou grand-duc *Bubo bubo* (Sulkava, 1966).

#### **b. Le lièvre d'Europe (*Lepus europaeus* Pallas, 1778)**

Certainement le plus grand des léporidés, le lièvre d'Europe (48-70 cm ; 3-6 kg) affectionne tout particulièrement les paysages dégagés et peu boisés de milieux plutôt tempérés (Péroux, 1995). Ainsi, il est le lièvre dont la répartition géographique est la plus large actuellement en Eurasie, du Nord de l'Espagne à la Scandinavie, au Proche-Orient, et s'étend vers l'est à travers la Russie et les pays adjacents au lac Baïkal, mais ne semble jamais franchir 2300 m d'altitude (Corbet, 1986 ; Hewson, 1991). L'espèce a été introduite avec succès dans de nombreux pays à travers le monde (e.g., Argentine, Australie, Brésil, Canada, Chili, États-Unis, Nouvelle-Zélande, Royaume-Uni). Cette vaste étendue géographique semble indiquer une grande capacité d'adaptation et tolérance à l'égard du climat ainsi que de l'habitat, bien que cela soit en grande partie lié à l'avènement

de l'agriculture et à l'ouverture des paysages par l'Homme (Péroux, 1995). Hoffmann et Smith (2005) répertorient actuellement 15 sous-espèces.

Le lièvre d'Europe est en grande partie nocturne et change très régulièrement de gîte, souvent une simple dépression dans le sol. Il s'agit d'une espèce relativement sociable, à tendance grégaire composant des petites unités de deux à six individus, avec une hiérarchie plutôt stricte lors de la reproduction ou de l'alimentation (Monaghan et Metcalfe, 1985). Ils s'étendent sur des territoires allant de 38 ha en Angleterre (Tapper et Barnes 1986) à 330 ha en Pologne (Pielowski 1972), mais il est généralement noté que leurs domaines vitaux n'excèdent pas 2 km<sup>2</sup> (Péroux, 1995).

Au moment de la reproduction, une douzaine de mâles se rassemblent autour d'une femelle et se déroulent de violents combats (Schneider, 1978). L'espèce ne présente aucun dimorphisme sexuel (Péroux, 1995). La femelle a en moyenne trois portées par an comprenant en général entre un et trois levrauts (Flux, 1981b).

Les principales causes de mortalité sont surtout les maladies, comme l'hépatite virale EBHS par exemple. Le manque de prédateurs variés et spécialisés faciliterait la diffusion et la persistance de ces dernières (Péroux, 1995). Les principaux prédateurs du lièvre d'Europe sont plus ou moins les mêmes que pour le lièvre variable (cf. *supra*).

#### **c. Le lièvre ibérique (*Lepus granatensis* Rosenhauer, 1856)**

Le lièvre ibérique est le plus petit lièvre d'Europe occidentale (44-50 cm ; 2-3 kg) occupant presque la totalité du territoire ibérique, à l'exception de la cordillère cantabrique et de la région sud-pyrénéenne occupées respectivement par *Lepus castroviejoi* et *Lepus europaeus* (Palacios et Mejjide, 1979). Il est également présent sur l'île de Majorque, où il a probablement été introduit (Palacios et Fernández, 1992). Actuellement, trois sous-espèces sont recensées (Hoffmann et Smith 2005).

Le lièvre ibérique est principalement nocturne et solitaire, s'adaptant à une grande variété d'habitats dans la péninsule Ibérique, que cela soit en zones sèches ou humides et jusqu'à 2000 m d'altitude (Duarte, 2000). La densité de population dépend des régions mais oscille entre trois et vingt-deux individus par km<sup>2</sup> (López *et al.*, 1996).



Au sein d'une population, le sex-ratio est équilibré avec des femelles en moyenne plus grosse que les mâles (Farfán *et al.*, 2004). Lors de la reproduction, une femelle est courtisée par plusieurs mâles qui s'affrontent (Duarte, 2000). Le nombre de portées annuelles est estimé à trois comprenant en moyenne deux levrauts (Farfán *et al.*, 2004).

Malgré son abondance et son importance dans le paysage ibérique, peu de données d'ordre éco-éthologique sont disponibles. Les prédateurs susceptibles de s'en prendre à ce lièvre sont probablement les mêmes que pour les autres espèces de lièvres européens (cf. *supra*), auxquelles on pourrait probablement ajouter le lynx pardelle *Lynx pardinus* ou encore l'aigle ibérique *Aquila adalberti*.

#### **d. Le lièvre des Apennins (*Lepus corsicanus* de Winton, 1898)**

Souvent appelé lièvre de Corse ou lièvre d'Italie, ce lièvre (55-61 cm ; 2-3 kg) est endémique des Apennins (Palacios, 1996 ; Angelici et Luiselli, 2001). Pouvant vivre jusqu'à 2400 m d'altitude, il se répartit principalement dans le centre et le Sud de l'Italie ainsi qu'en Sicile. Son expansion vers le nord de la péninsule italienne est très certainement limitée par la compétition avec *Lepus timidus* et *Lepus europaeus* (Acevedo *et al.*, 2014). Il est également présent en Corse, où il a été introduit par l'Homme peu avant le XVI<sup>e</sup> siècle (Vigne, 1992). En Italie continentale, *Lepus corsicanus* se distribue en populations fragmentées (densité : 0,5 à 11 individus / km<sup>2</sup>), se trouvant parfois même en sympatrie avec le lièvre d'Europe, tandis qu'en Sicile où ce dernier est absent, sa distribution est continue, soutenant d'autant plus l'existence d'une compétition entre les deux espèces (Angelici *et al.*, 2008).

Peu de données d'ordre éco-éthologique concernant le lièvre des Apennins sont disponibles. Principalement nocturne et sédentaire, l'espèce semble parfaitement adaptée à l'environnement méditerranéen, préférant les habitats à végétation dense tels que le maquis (Trocchi et Riga, 2005). Il semblerait qu'à l'instar des autres espèces de lièvres, les principaux prédateurs soient le renard roux *Vulpes vulpes*, le loup *Canis lupus*, l'aigle royal *Aquila chrysaetos* et le hibou grand-duc *Bubo bubo* (Trocchi et Riga, 2005 ; Lo Valvo, 2007).

#### **e. Le lièvre des Monts Cantabriques (*Lepus castroviejo* Palacios, 1976)**

Également appelé lièvre des genêts (45-52 cm ; 2-3 kg), cette espèce est endémique de la cordillère Cantabrique, ne se reproduisant pas avec les populations adjacentes de lièvre, *Lepus europaeus* et *Lepus granatensis* (Palacios 1976, 1979). Des données morphologiques (Palacios 1996) et moléculaires (Alves *et al.*, 2008a) ont confirmé que *Lepus castroviejo* possède une relation évolutive étroite avec *Lepus corsicanus*. Le lièvre cantabrique occupe un territoire extrêmement restreint entre la Sierra de Ancares et la Sierra de Peña Labra, région s'étirant d'est en ouest sur près de 230 km et de 25 à 40 km du nord au sud. Il vit entre 1300 et 1900 m d'altitude, dans les montagnes caractérisées par des conditions climatiques plutôt froides et de fortes chutes de neige. En hivers, il lui arrive de migrer vers de plus basses altitudes pour éviter de trop rudes conditions (Palacios et Meijide, 1979). Aucune sous-espèce n'est aujourd'hui connue (Flux et Angermann, 1990).

Sa découverte relativement récente ainsi que le déclin du nombre d'individus, notamment induit par les activités humaines et la chasse excessive (Ballesteros *et al.*, 1996), fait que l'on connaît très peu de choses sur l'écologie et l'éthologie du lièvre cantabrique. Selon Acevedo *et al.*, (2014), *Lepus castroviejo* et *Lepus corsicanus* auraient des exigences et des niches écologiques similaires. Le renard roux *Vulpes vulpes*, le loup *Canis lupus* ou encore l'aigle royal *Aquila chrysaetos* sont probablement ses principaux prédateurs (Ballesteros, 2003).

#### **f. Le lièvre du Cap (*Lepus capensis* Linnaeus, 1758)**

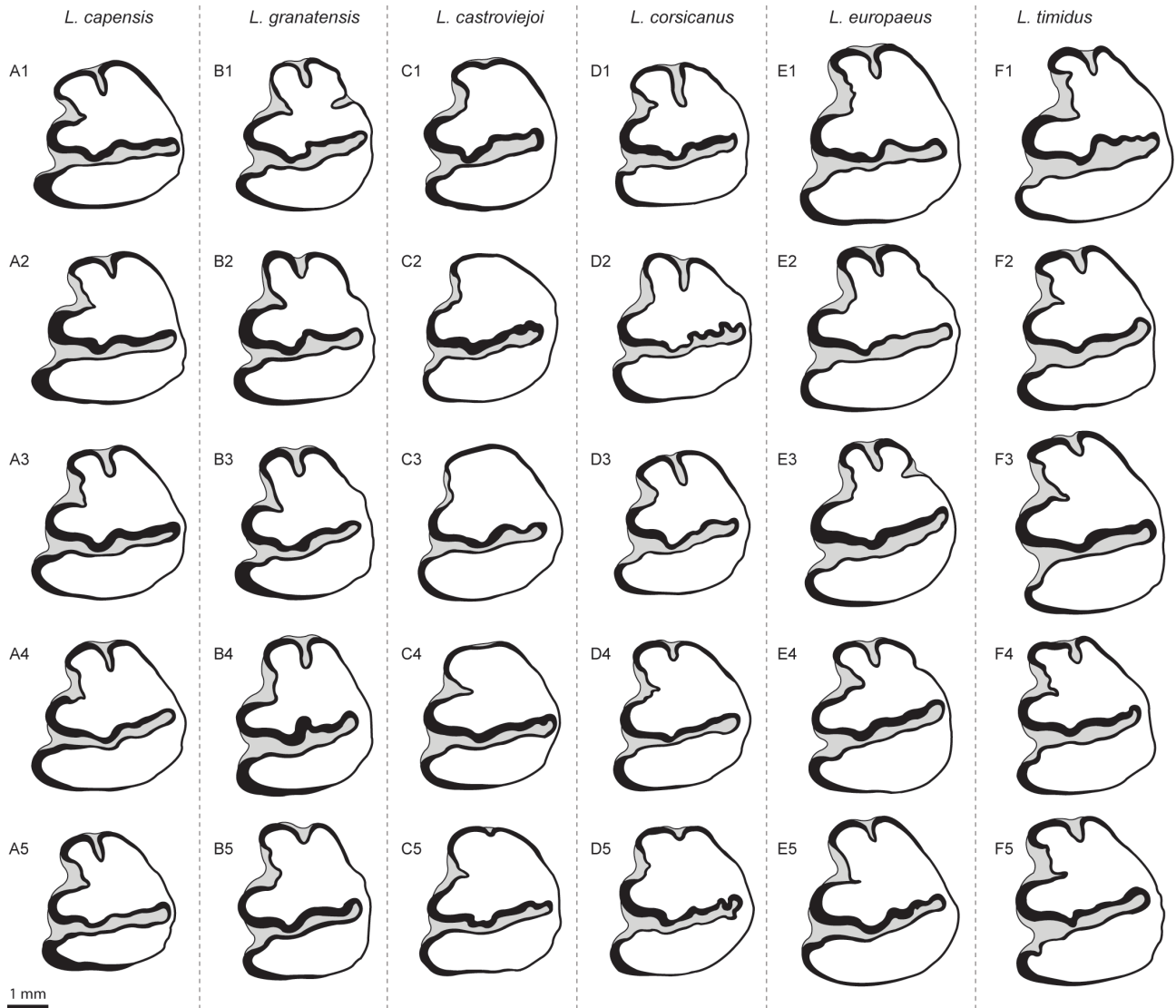
Jusque dans les années 1980, tous les lièvres d'Europe occidentale (cf. *supra*) étaient considérés comme conspécifiques (Petter, 1961) et étaient assignés à *Lepus capensis* par de nombreux auteurs. Actuellement, le lièvre du Cap correspond à l'espèce s'étendant de l'Afrique du Nord à l'Afrique du Sud et de l'Afrique de l'Est jusqu'en Arabie et au Proche-Orient, généralement dans des milieux ouverts. Elle pourrait regrouper près de 12 sous-espèces (Hoffmann et Smith 2005). En Europe, *L. capensis* est seulement présent en Sardaigne mais résulte d'une introduction récente par l'Homme (Gippoliti et Amori, 2006). En Israël, le lièvre du Cap et le lièvre d'Europe occuperaient le territoire en parapatrie, respectivement au nord et au sud (Angermann, 1983). *Lepus capensis* produit entre six et huit portées par an avec en moyenne deux levrauts (Flux, 1981b).

Le domaine vital de cette espèce varie selon le type d'habitat dans lequel il se trouve (Flux et Angermann 1990).

**g. Morphologie dentaire  
des lièvres méditerranéens**

La morphologie dentaire est généralement d'une grande importance dans les études en systématique des léporidés, puisqu'elle permet dans de nombreux cas, d'identifier des espèces distinctes, tant actuelles

que fossiles. En général, la morphologie est considérée comme constante au sein d'une espèce donnée (Palacios et López-Martínez, 1980) bien qu'il existe une certaine variabilité (Angermann, 1966 ; cf. Chapitre 2). Quelques dents (p3) provenant de notre échantillon de référence ainsi que de spécimens de la littérature, représentant l'ensemble des lièvres du pourtour méditerranéen décrits précédemment, ont été sélectionnées afin d'illustrer ces critères distinctifs ou variables (Figure 21).



**Figure 21** : p3 des différentes espèces de lièvres (genre *Lepus*) du pourtour méditerranéen. A : *L. capensis*, 1 : MNHN 1856-734 (Alger, Algérie), 2 : MNHN 1961-1072 (Djenienne Bourezg, Algérie), 3 : MNHN 1951-421 (Essaouira, Maroc), 4 : MNHN 1971-377 (Echemmaia, Maroc), 5 : MNHN 1962-2545 (Tozeur, Tunisie) ; B : *L. granatensis*, 1 : LAZ-UAM GRA-3 (Madrid, Espagne), 2 : LAZ-UAM GRA-5 (Paracuellos de Jarama, Espagne), 3 : LAZ-UAM GRA-6 (Paracuellos de Jarama, Espagne), 4 : MNHN 1979-391 (Burgos, Espagne), 5 : MNHN 1984-1174 (Oropesa, Espagne) ; C : *L. castroviejo*, 1 : LAZ-UAM CAS-1 (Cantabrie, Espagne), 2 : UZA 1983.10.24.02\* (Cantabrie, Espagne), 3 : UZA 1983.10.28.01\* (Cantabrie, Espagne), 4 : 7512101\*\* (Lugo, Espagne), 5 : 76107702001\*\* (Villablino, Espagne) ; D : *L. corsicanus*, 1 : AMNH 160959\* (Vieste, Italie), 2 : AMNH 160956\* (Lago Fucino, Italie), 3 : INBS 3830\* (Mongiana, Italie), 4 : MZ 10871\* (Palerme, Italie), 5 : MZ 10870\* (Milazzo, Italie) ; E : *L. europaeus*, 1 : MHNG 1632-92 (Genève, Suisse), 2 : MHNG 1627-86 (Col de la Faucille, France), 3 : MNHN 2009-255 (Toulouse, France), 4 : MNHN 2006-447 (Odessa, Ukraine), 5 : MNHN 1966-232 (Luzy-sur-Marne, France) ; F : *L. timidus*, 1 : MNHN 1961-161 (Sélestat, France), 2 : MHNG 876-46 (Grisons, Suisse), 3 : MHNG 101404 (Genève, Suisse), 4 : LAZ-UAM TIM-1 (Galashiels, Ecosse), 5 : MNHN 2009-263 (Janakkala, Finlande). \*Palacios, 1996 ; \*\*Palacios et López-Martínez, 1980. MNHN = Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris ; LAZ-UAM = Laboratoire d'Archéozoologie, Université Autonome de Madrid ; MHNG = Muséum d'Histoire Naturelle de Genève.

Le lièvre du Cap (*L. capensis*) est le seul lièvre de notre région d'étude à posséder une p3 avec les deux antéroconides (lingual et vestibulaire) de tailles et de formes similaires. Généralement, les autres lièvres présentent un antéroconide vestibulaire plus gros que l'antéroconide lingual. La forme globale de la dent est subcirculaire du fait d'un hypoconide fort et d'une présence relativement fréquente d'un entoconide marqué. Au contraire, la présence d'un paraflexide est très rare.

Le lièvre ibérique (*L. granatensis*) présente généralement un antéroflexide marqué, bien que Palacios et López-Martínez (1980) signalent qu'il peut occasionnellement être absent. Ces auteurs indiquent également qu'un paraflexide est très fréquemment retrouvé. Le protoconide et l'hypoconide sont de taille similaire, le protoflexide présente le plus souvent un angle aigu et l'entoconide est généralement absent ou peu marqué.

Le lièvre cantabrique (*L. castroviejo*) a la particularité de ne pas présenter d'antéroflexide ou, quand il est présent, ce dernier est très peu marqué (Palacios et López-Martínez, 1980 ; Palacios, 1996). L'hypoconide est équivalent voire plus gros que le protoconide et le protoflexide possède un angle généralement obtus. En outre, Palacios et López-Martínez (1980) indiquent que le paraflexide est systématiquement absent.

Le lièvre d'Europe (*L. europaeus*) montre un profil élargi distalement dû à un hypoconide très proéminent comparativement aux autres espèces de lièvres. Le protoconide est développé et l'antéroflexide est moyennement profond (Donard, 1982). Palacios et López-Martínez (1980) indiquent que le paraflexide est systématiquement absent chez *L. europaeus*, tandis qu'Angermann (1966) indique une présence variable de ce caractère chez les spécimens de lièvre d'Europe. Dans ce travail, nous l'avons observé assez régulièrement chez les spécimens analysés. En outre, l'antéroconide lingual est en général de taille plus réduite que l'antéroconide vestibulaire (Palacios et López-Martínez, 1980).

Le lièvre des Apennins (*L. corsicanus*) montre une réelle ressemblance générale avec le lièvre d'Europe (Palacios, 1996). La surface de la dent est subcirculaire avec un antéroflexide souvent profond, même si cela peut être variable chez certains spécimens. Le paraflexide semble quant à lui absent.

Le lièvre variable (*L. timidus*) est probablement

l'espèce de lièvre se distinguant le plus aisément des autres de part un entoconide marqué ou encore un antéroconide vestibulaire spécifique sur sa partie mésiale, fortement déjeté vers le côté vestibulaire. En outre, l'antéroconide lingual est très réduit, donnant une forme plutôt subtriangulaire à la p3. Selon Palacios et López-Martínez (1980), le paraflexide est systématiquement absent, mais nous avons remarqué sa présence occasionnelle chez certains spécimens.

Globalement, *L. timidus* et *L. castroviejo* se distinguent relativement aisément des autres espèces de lièvres. Dans un autre contexte géographique, *L. capensis* semble également bien se démarquer. En revanche, les critères de distinction concernant *L. granatensis*, *L. europaeus* et *L. corsicanus* ne paraissent pas si discriminants que cela compte tenu de la variabilité existante chez les léporidés actuels.

### 3. Conclusions éco-éthologiques et implications pour le registre fossile

Les données que nous venons de récapituler sur les populations de lapins et de lièvres actuels forment un prérequis de grande importance avant d'amorcer les études sur des populations fossiles. Le principal constat que nous soulevons concerne les caractéristiques éco-éthologiques et morphologiques très différentes entre les deux genres. Dans le cadre des études paléontologiques, cela induit des méthodologies et des objectifs différents selon les taxons fossiles :

- Concernant le lapin, ses particularités sont un atout considérable pour le paléontologue : le fait qu'il soit une proie de choix pour près de 40 prédateurs et qu'il soit sédentaire et fouisseur, accentue grandement les possibilités de découvertes dans le registre fossile. En outre, les restes de lapins sont très fréquemment retrouvés et en grande quantité dans les gisements, ce qui constitue une grande opportunité pour l'étude (*sensu lato*) de ce taxon. Les lièvres sont des animaux plutôt solitaires et très mobiles. Ils possèdent une plus grande taille corporelle et une plus grande vitesse de course comparativement au lapin, ce qui diminue le nombre de prédateurs potentiels. Ces caractéristiques ont de fait limité leurs dépôts dans les sites archéologiques ou paléontologiques. On constate justement dans les gisements, la prévalence de restes éparses ou d'individus isolés. Comme l'ont fait remarquer de nombreux auteurs, les avens-pièges constituent alors

une source précieuse de données pour les études de populations fossiles (e.g., Boudadi-Maligne, 2010 ; Kuntz, 2011 ; Coumont *et al.*, 2013). La forte mobilité du lièvre sur de vastes territoires augmente statistiquement ses chances d'être piégé dans les avens, où ses restes osseux sont régulièrement retrouvés en bon état de conservation et parfois en grande quantité (Cochard, 2004 ; Pelletier *et al.*, 2015b ; Pelletier *in* Crégut-Bonnoure *et al.*, 2016 ; Mallye et Pelletier, *en préparation*).

- L'endémisme ibérique du lapin en fait une espèce considérée comme typiquement méditerranéenne. En revanche, le succès de son intégration dans le monde entier constitue un potentiel frein dans les reconstructions paléoenvironnementales. Néanmoins, ses particularités morphologiques, couplées plus largement avec les données palynologiques, fauniques, taphonomiques ou sédimentologiques des gisements étudiés, pourraient constituer une contribution non-négligeable à de plus fines reconstitutions des environnements du passé. À l'inverse, chaque espèce de lièvre semble marquer un biotope bien spécifique et vit principalement en parapatrie avec une autre espèce. Leurs distributions actuelles sont alors relativement contraintes par des conditions environnementales locales d'une part, mais également par l'existence d'une haute compétition interspécifique. Ainsi, la reconnaissance taxinomique de lièvre dans le registre fossile laisse entrevoir un fort potentiel quant aux études paléoenvironnementales et paléobiogéographiques

- Le nombre relativement important de travaux portant sur la biologie, l'écologie et l'ostéologie du lapin permettent de mieux cadrer et définir nos méthodologies d'étude. L'existence ou non d'un dimorphisme sexuel, les variations de taille corporelle et l'occupation stricte du territoire par deux sous-espèces distinctes sont des éléments de bases à considérer pour mieux appréhender l'évolution biologique de l'espèce tout au long du Pléistocène. Cela doit donc être intégré en parallèle avec les oscillations climatiques, caractéristiques de cette époque géologique, afin de mieux observer les paramètres intervenant dans les changements morphologiques et biométriques des populations. Concernant le genre *Lepus*, les nombreuses recherches menées en génétique contrastent avec le peu de travaux en biologie (ostéologie) ou paléontologie. Ainsi, de nombreuses questions relatives aux variations de la taille corporelle (en relation avec les conditions climatiques ou géographique) ou au dimorphisme sexuel restent en suspens. Cela vient d'une part par les différences éco-éthologiques avec le lapin (Tableau 5) qui ne permettent pas de grande collecte d'individus (*versus* capture dans une garenne), mais aussi à cause du statut particulier que peuvent avoir certaines espèces de lièvre. En effet, le déclin des populations engendre des plans d'action de conservation (Angelici *et al.*, 2008 ; Drew *et al.*, 2008 ; Smith et Johnston, 2008a, 2008b, 2008c, 2008d) qui pourraient limiter les prélèvements dans la nature pour les collections ostéologiques.

	Lapin ( <i>Oryctolagus</i> )	Lièvre ( <i>Lepus</i> )
Taille	De 38 à 53 cm.	De 45 à 70 cm
Poids	<2 Kg	De 2 à 7 Kg
Vitesse de course	36 km/h	64 km/h
Zone Bioclimatique	Tempérée et méditerranéenne	Très variée
Fouisseur	Oui	Non
Domaine Vital	< 20 hectares Jusqu'à 1000-1500 m d'altitude maximum	Entre 85 et 100 hectares Jusqu'à 3500 m d'altitude
Densité de population	Plusieurs dizaines de reproducteurs / ha	De 1 à 2 individus pour 100 ha
Mobilité	Très réduite	Élevée (Migration saisonnière)
Organisation sociale	Groupe familial de 2 à 10 adultes	Solitaire

**Tableau 5 :** Comparaison des principales caractéristiques morphologiques et éco-éthologique des lapins (genre *Oryctolagus*) et des lièvres (genre *Lepus*).



• Enfin, la compréhension de l'histoire paléobiogéographique des léporidés passe par l'intégration et la comparaison d'un large spectre de données. Ainsi, coupler les connaissances éco-éthologiques et climatiques avec celle du registre paléontologique, permettra de mieux cerner la mobilité et l'expansion des différentes espèces au cours du temps. Reconstituer l'histoire paléobiogéographique des léporidés nous offrira ainsi l'opportunité de mettre en relation la présence et l'abondance de ces proies dans l'environnement avec leur importance dans le registre archéologique. Cela dans le but d'alimenter les débats sur l'intégration de ces petits gibiers dans la diète des groupes humains, faisant suite soit à des changements cognitifs, culturels ou économiques, soit coïncidant avec leurs disponibilités dans le milieu.

## II. Référentiel actualiste : de nouveaux résultats

Les travaux antérieurs menés sur les populations actuelles ont amplement contribué à appréhender la variabilité naturelle et notamment l'influence du contexte environnemental sur la taille des individus. Une contribution majeure concerne l'analyse de nombreuses mesures crâniennes ou encore des longueurs maximales des éléments longs du squelette (Callou, 2003). Néanmoins, sur les séries fossiles dont les restes sont souvent fragmentés, ces mesures sont rarement applicables. De plus, les études paléontologiques sont principalement focalisées sur l'analyse métrique et morphologique de la p3 (Donard, 1982 ; López-Martínez, 1989 ; Nocchi et Sala, 1997a ; De Marfà, 2009 ; Angelone et Rook, 2012). Dans notre travail, l'étude de populations actuelles nous paraissait essentielle, d'une part afin de tester et vérifier les résultats antérieurs et d'autre part pour développer une base de données de mesures linéaires complémentaires sur les ossements et dents qui pourront être comparées à celles obtenues sur les fossiles. Enfin, ce travail permet également de tester de nouvelles méthodes, telle que la morphométrie géométrique, afin de quantifier les variations morphologiques et les paramètres pouvant être à l'origine de cette variabilité.

### 1. Le lapin de Garenne

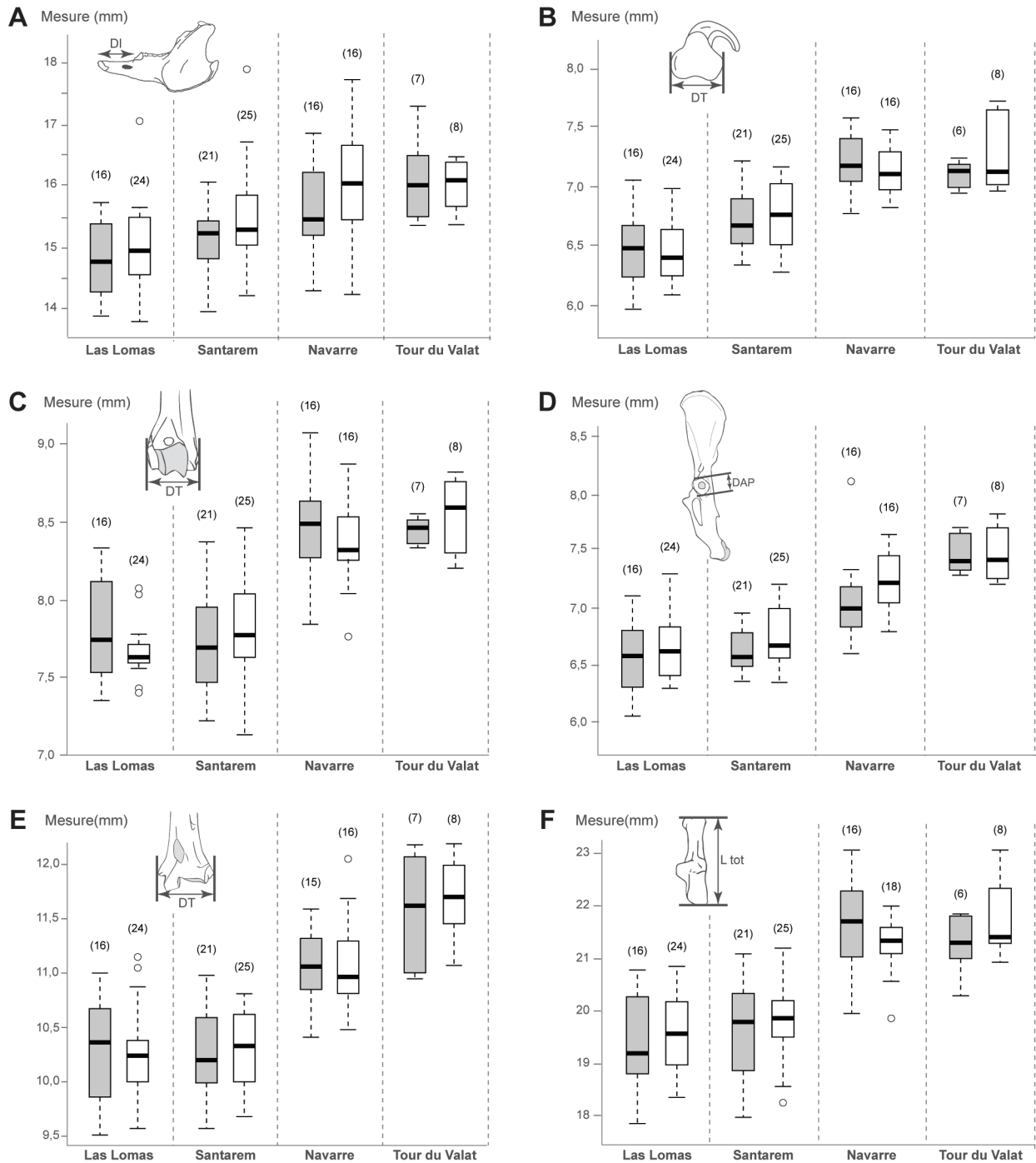
#### a. Dimorphisme sexuel

Comme nous l'avons vu précédemment, de nombreux auteurs réfutent l'idée d'un dimorphisme sexuel chez le lapin. Dans certains cas, il peut occasionnellement être présent mais va varier selon les populations. La parution d'un travail affirmant le contraire (Jones, 2006) nous a conduits à vérifier l'existence ou non d'un dimorphisme, car son implication sur le fossile serait alors déterminante.

Callou (2003) avait mesuré le degré de dimorphisme sur 24 mesures squelettiques, dont 14 mesures crâniennes et 10 mesures sur le squelette postcrânien (principalement la longueur maximale des os longs). À partir des mêmes populations de références étudiées par Callou (*ibidem*), nous avons sélectionné huit éléments anatomiques (p3, mandibule, scapula, humérus, coxal, fémur, tibia, calcaneus) regroupant ainsi 18 mesures complémentaires (Tableau 6). Dans un premier temps, nos résultats, dont certains sont illustrés à travers la figure 22, confirment les observations de Callou (2003) qui mettait déjà en évidence un dimorphisme sexuel variable et quasi-nul selon les mesures et les populations considérées. Nous avons appliqué un test statistique de Wilcoxon afin d'évaluer si les différences étaient significatives entre les deux sexes au sein de chacune des populations étudiées (Tableau 6).

	Mesure	LLOM M/F	SANT M/F	NAVA M/F	VALA M/F
p3	DMD	0,619	0,808	0,808	0,808
	DVL	0,379	0,495	0,379	0,495
Mand.	DI	0,602	0,470	0,470	0,602
	SDI	0,201	0,092	0,678	0,244
	HM	0,604	0,631	0,895	0,895
Scap.	DCG	0,445	0,445	0,445	0,582
	DAP	0,812	0,421	0,421	0,862
Hum.	DTd	0,391	0,396	0,391	0,391
	L troc	0,257	0,376	0,695	0,772
Coxal	DAP	1,000	1,000	1,000	1,000
	DT	0,543	0,155	0,155	0,954
Fémur	DTp	0,740	0,740	0,740	0,740
	DTd	0,905	0,973	0,054	0,328
Tibia	DTp	0,642	0,820	0,594	0,594
	DTd	0,811	0,811	0,607	0,811
	DAPd	0,534	0,534	0,534	0,534
Calc.	L tot	0,343	0,597	0,343	0,343
	Larg	0,708	0,708	0,708	0,708

**Tableau 6 :** Résultat du test de Wilcoxon. Comparaison des mesures des éléments dentaires et postcrâniens entre les lapins mâles (M) et femelles (F) en fonction de leur position géographique. LLOM : Las Lomas ; SANT : Santarem ; NAVA : Navarre ; VALA : Tour du Valat. La différence est significative quand  $p < 0,05$ . Les p-valeurs ont été ajustées selon la méthode « Benjamini-Hochberg » (BH). Les mesures considérées sont illustrées sur la figure 7.



**Figure 22 :** Représentation de la taille des ossements des lapins mâles (en gris) et femelles (en blanc) en fonction de leur population. A : Mandibule, longueur du diastème ; B : Scapula, diamètre transversal de la cavité glénoïde ; C : Humérus, diamètre transversal distal ; D : Os coxal, diamètre antéro-postérieur de l'acétabulum ; E : Tibia, diamètre transversal distal ; F : Calcaneus, longueur totale. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.

Quelle que soit la population et la mesure considérée, aucune différence significative n'a été relevée. L'ensemble de nos données ainsi que celles obtenues par Callou (*ibidem*), indiquent un dimorphisme très peu marqué, voire absent sur l'ensemble des parties squelettiques de cette espèce, rendant donc impossible la distinction des deux sexes à partir de mesures linéaires. Cela tend à indiquer d'une part que la méthode de Jones (2006) n'est pas valide, mais cela nous permet en

outre d'amorcer nos études paléontologiques sur les populations fossiles sans prendre en considération un éventuel impact du dimorphisme.

**b. Variation géographique de taille corporelle**

À l'échelle de l'Europe occidentale, les variations de taille corporelle du lapin sont principalement expliquées d'une part par la latitude (Sharples *et al.*, 1996 ; Callou, 2003), et d'autre part par la

température (Davis et Moreno-García, 2007). Nous avons donc souhaité vérifier les variations de tailles de nos populations de références en fonctions de ces paramètres.

Exceptées les populations de l'île de Riou et des Six Chemins (Figure 4A), les populations sont les mêmes que celles étudiées par Callou (2003). Bien que nous ayons considéré des mesures différentes, pour une meilleure application au registre fossile, nos résultats sont en parfaite concordance : plus la latitude augmente, plus la taille corporelle des individus est importante (Figure 23 ; humérus :  $\rho=0,79$ , tibia :  $\rho=0,76$ , calcanéus :  $\rho=0,78$ ). Le constat fait par Callou (2003) concernant la population de Navarre (cf. *supra*) est ici le même : situées à une latitude plus basse que la population de Camargue (Tour du Valat), elle possède des tailles corporelles équivalentes. Cela proviendrait des caractéristiques environnementales locales comme la température moyenne, les précipitations annuelles moyennes ou encore le type de végétation (Figure 4).

Néanmoins, cette observation n'est vraie que lorsque l'on distingue les populations continentales des populations insulaires. En effet, les populations de Zembra et de Riou sont respectivement de plus grande taille corporelle que celles de Las Lomas ou des Six Chemins, pourtant situées à des latitudes bien plus élevées. Ainsi, si on ne peut exclure les influences de la latitude et de la température sur le fait que la taille corporelle des individus de Riou soit bien plus importante que celle de Zembra, d'autres paramètres peuvent intervenir comme la superficie de l'île, le degré d'isolement des populations, l'absence de prédation ou de compétition (Blondel, 1986).

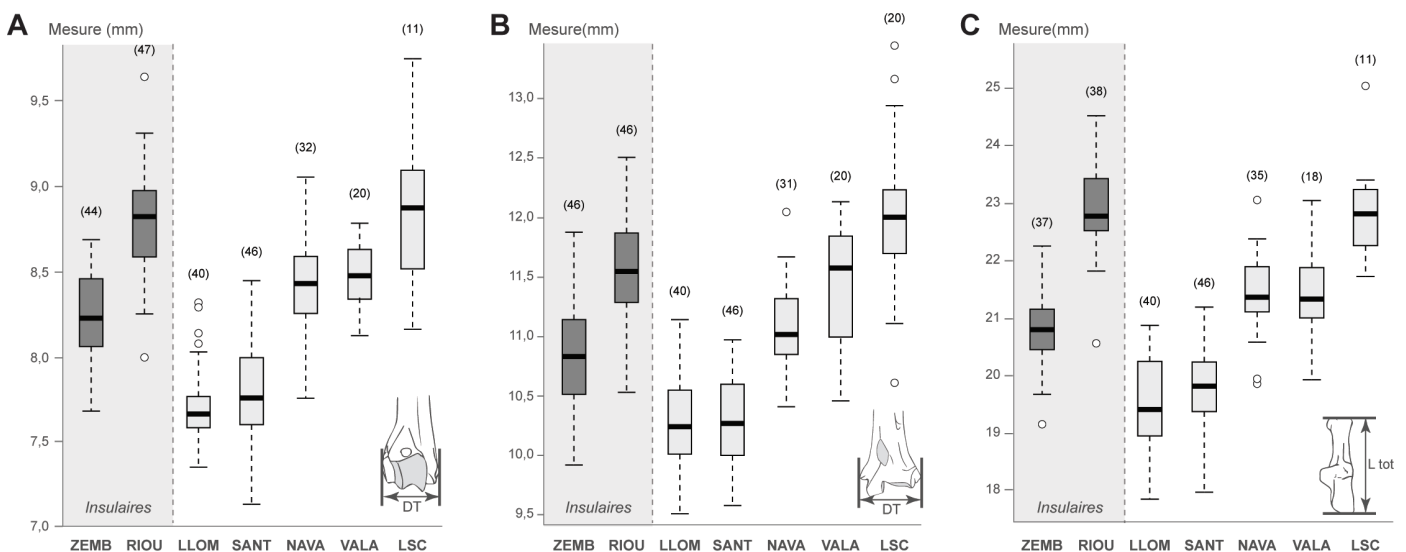
Ces observations nous permettent de confirmer que les populations continentales de la zone géographique considérée, répondent à la loi de Bergmann. En outre, les deux populations îliennes étudiées semblent marquées par un phénomène d'insularité, qui tend vers un *gigantisme insulaire* (e.g., Palombo, 2008 ; Herczeg *et al.*, 2009).

### c. Morphométrie géométrique 2D sur la p3

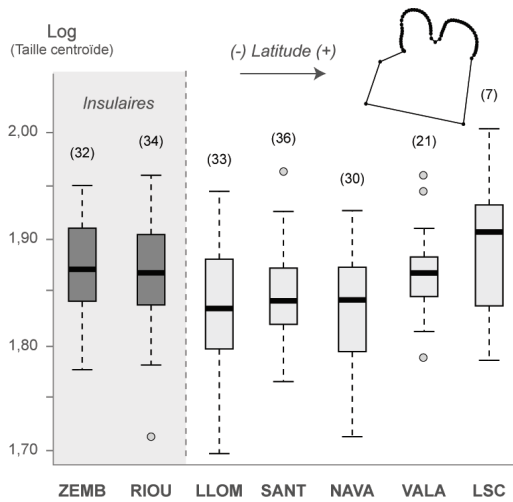
Dans cette étude, nous avons analysé un total de 193 p3 des cinq populations continentales décrites précédemment : Las Lomas, Santarem, Navarre, Tour du Valat, Les Six Chemins, ainsi que les populations insulaires de Zembra et de Riou. La variation et la covariation de la taille et de la forme des dents ont été analysées en utilisant des *landmarks* et *sliding semi-landmarks* (cf. Chapitre 2).

Si les variations de la taille centroïde entre chaque population sont ténues (Figure 24 ; Kruskal Wallis avec  $p = 3,06E^{-03}$ ), des différences significatives ont notamment été trouvées entre la population de Zembra et celles de Navarre et de Santarem, ainsi qu'entre celles de Navarre et du Riou (Wilcoxon avec  $p < 0,05$ ).

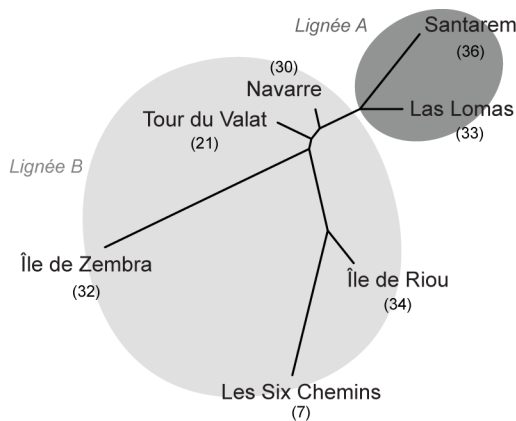
En outre, l'analyse de variance multivariée (MANOVA avec  $p < 0,05$ ) montre une structuration claire de la variation phénotypique pour la conformation de la p3 (Figure 25). La population de Riou présente davantage d'affinités dans sa conformation dentaire avec la population des Six Chemins ; la population de Santarem avec celle de Las Lomas ; la population de Navarre avec celle de



**Figure 23 :** Représentation de la taille des ossements des lapins actuels en fonction de la position géographique des populations. A : Humérus, diamètre transversal distal ; B : Tibia, diamètre transversal distal ; C : Calcanéus, longueur totale. ZEMB : Île de Zembra ; RIOU : Île de Riou ; LLOM : Las Lomas ; SANT : Santarem ; NAVA : Navarre ; VALA : Tour du Valat ; LSC : Les Six Chemins. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.



**Figure 24 :** Représentation de la taille centroïde (Log) de la p3 des lapins actuels en fonction de la position géographique des populations. ZEMB : Île de Zembra ; RIOU : Île de Riou ; LLOM : Las Lomas ; SANT : Santarem ; NAVA : Navarre ; VALA : Tour du Valat ; LSC : Les Six Chemins. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.



**Figure 25 :** Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale de la p3 de lapin entre les individus de la lignée mitochondriale A (gris foncé) et ceux de la lignée mitochondriale B (gris clair). Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.

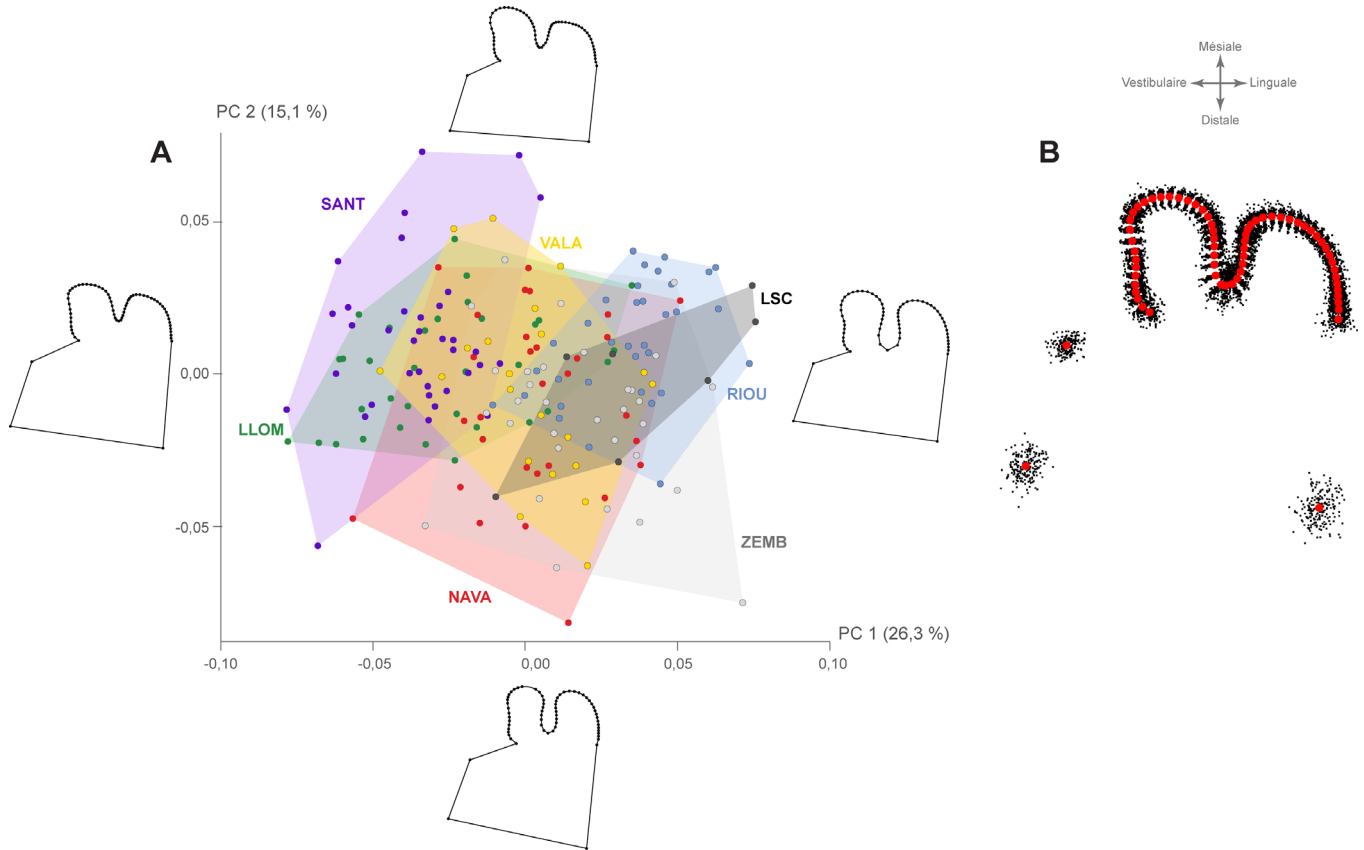
la Tour du Valat ; tandis que la population de Zembra est plus éloignée des autres.

La variation de la conformation de la p3 du lapin correspond principalement à un approfondissement / rétrécissement de l'antéroflexide (PC 1) associé à un élargissement / rétrécissement des antéroconides linguaux et vestibulaires (PC 2 ; Figure 26). Les populations ibériques (Santarem, Las Lomas et Navarre) ont tendance à posséder un antéroflexide moins profond que les populations du Sud de la France (Tour du Valat et Les Six Chemins). Les populations insulaires (Zembra et Riou) ont quant à

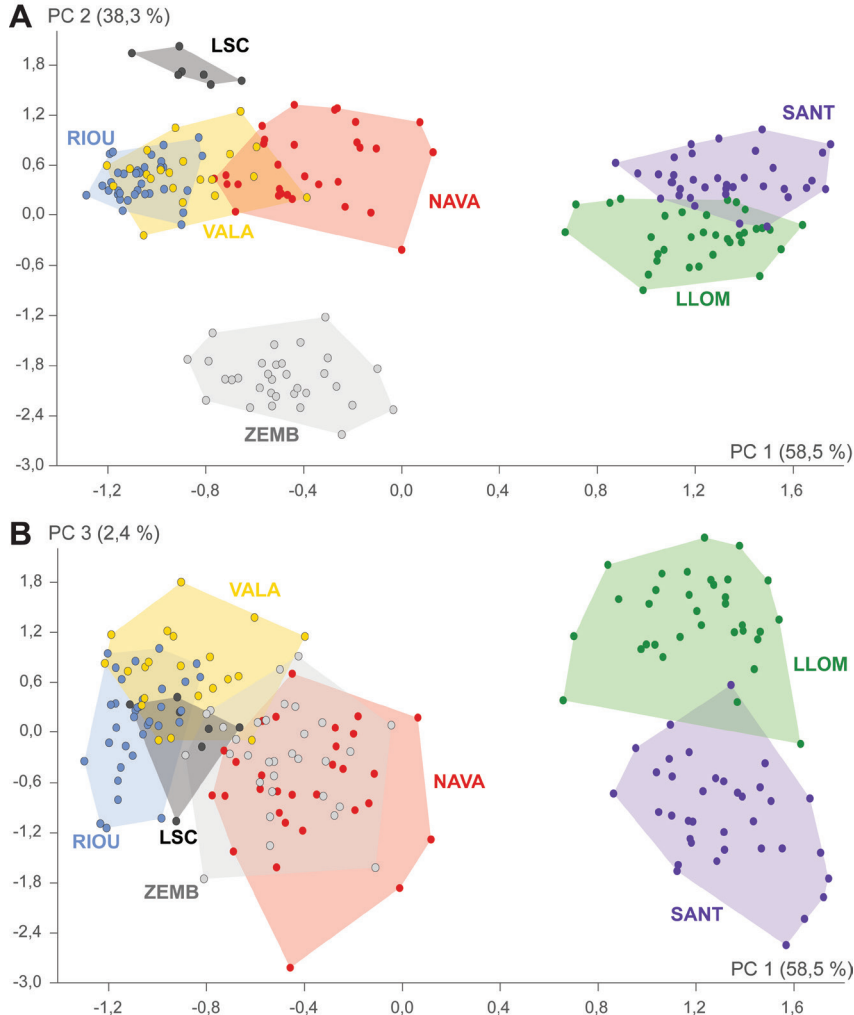
elles tendance à se rapprocher des conformations dentaires des populations continentales de Navarre, de la Tour du Valat et des Six Chemins. En revanche, la composante allométrique globale faible (0,55 %, permutation  $P < 0,0001$ ) ne semble indiquer aucune réelle relation entre la taille et la conformation.

Nous avons vu précédemment que la taille corporelle des individus est très largement influencée par l'emplacement géographique. Ainsi, nous avons souhaité contrôler l'influence de la taille, de la position géographique, de la lignée génétique et du climat sur la conformation de la p3. Pour cela, un modèle linéaire (cf. Chapitre 2) a été utilisé (Figure 27). Les populations sud-ouest ibériques (Santarem et Las Lomas) diffèrent alors distinctement des autres populations analysées (PC 1), tandis que la population insulaire de Zembra semble nettement se différencier des autres (PC 2). Il est intéressant de noter que, sur la PC 1, une dichotomie est observée entre les populations appartenant à la lignée maternelle A (Santarem et Las Lomas) et les autres appartenant à la lignée B. Comme vu précédemment, le modèle confirme une contribution non-significative de la taille (0,4 %,  $p > 0,05$ ) sur la forme de la dent. En revanche, il indique une influence relativement équilibrée de la position géographique (7,6 %) et du climat (6,5 %), ainsi qu'une faible influence de la lignée génétique (2,3 %) (pour tous  $p < 0,001$ ). L'élimination de la taille, de la phylogénie, de la géographie et du climat a fourni une variance résiduelle de 77,3% qui s'explique donc par l'influence d'autres paramètres, non-quantifiés dans la présente étude et restant encore inconnus aujourd'hui.

Le signal géographique apparaît de première importance pour expliquer en partie la conformation de la p3. Les individus de Santarem et de Las Lomas restent relativement proches entre eux, tout comme les populations vivants sous des latitudes similaires (Navarre, Tour du Valat et Riou). Les populations présentes aux latitudes les plus extrêmes (Les Six Chemins et Zembra) semblent également se différencier des autres. Ces différenciations pourraient également avoir un lien avec les conditions climatiques puisqu'elles ont également une influence significative pouvant expliquer les différences de forme. Par exemple, la population insulaire de Riou est relativement proche de celle de Camargue (Tour du Valat).



**Figure 26 :** Morphométrie géométrique 2D sur la p3 de lapin. A : Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 (PC1) et 2 (PC2) aux valeurs extrêmes de chaque axe (ZEMB : île de Zembra ; RIOU : île de Riou ; LLOM : Las Lomas ; SANT : Santarem ; NAVA : Navarre ; VALA : Tour du Valat ; LSC : Les Six Chemins) ; B : superposition Procruste (points rouges = conformation moyenne obtenue à partir des *landmarks* et *semilandmarks*).



**Figure 27 :** Analyse en composantes principales obtenue à partir du modèle linéaire sur la p3 de lapin. A : Représentation selon les axes 1 et 2 ; B : Représentation selon les axes 1 et 3. ZEMB : île de Zembra ; RIOU : île de Riou ; LLOM : Las Lomas ; SANT : Santarem ; NAVA : Navarre ; VALA : Tour du Valat ; LSC : Les Six Chemins.



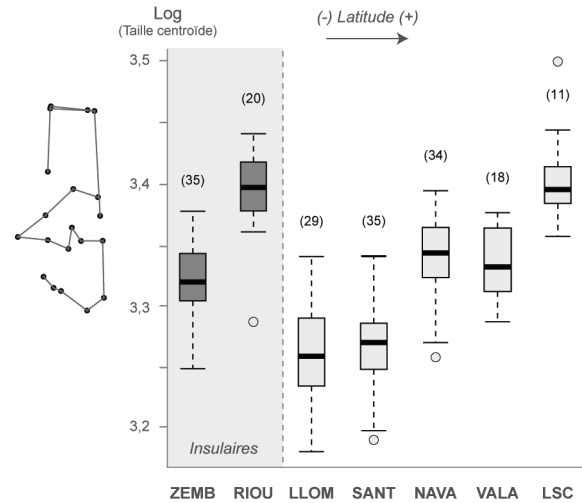
**d. Morphométrie géométrique 3D sur le calcanéus**

Nous avons analysé 182 calcanéus provenant des mêmes populations de références que celles analysées pour les p3. La variation et la covariation de la taille et de la forme des calcanéus ont été analysées en utilisant uniquement des *landmarks* (cf. Chapitre 2).

Les analyses sur le calcanéus montrent des différences significatives entre presque toutes les populations dans la taille centroïde (Figure 28 ; Kruskal Wallis avec  $p < 0,05$ ), confirmant ce que nous avons vu précédemment concernant la taille corporelle des individus (Figure 22). Seules les populations des Six Chemins et de Riou, de Navarre et de la Tour du Valat, de la Tour du Valat et de Zembra, ainsi que les populations de Santarem et de Las Lomas ne diffèrent pas significativement entre elles (Tableau 7).

Concernant la conformation du calcanéus, l'analyse montre une structuration biologique différente de ce que nous avons vu précédemment sur la p3 (Figure 29 ; MANOVA avec  $p < 0,05$ ). La population de Riou présente plus d'affinités avec les populations de Santarem et de Navarre ; la population de Las Lomas avec celle des Six Chemins d'une part et avec celles de Navarre et de Santarem d'autre part ; une fois encore, la population de Zembra semble assez éloignée des autres mais possède toutefois une conformation du calcanéus plus proche de la population de la Tour du Valat. Nous observons que les populations ibériques ont tendance à posséder un segment antérieure (*i.e.*, corps du calcanéus) proportionnellement plus court et plus épais (Figure 30). La tubérosité calcanéenne est en outre moins allongée au sien des populations de Camargue et de Charente par rapport à celle de Santarem. La population insulaire de Zembra est comparativement plus gracile par rapport aux populations ibériques davantage robustes. Nos résultats indiquent également une quasi-absence d'impact allométrique sur la conformation du calcanéus (0,86 %, permutation  $P < 0,0001$ ).

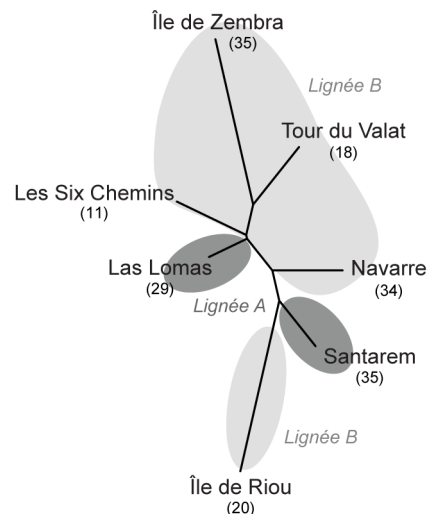
De la même manière que pour la p3, un modèle linéaire a été construit pour étudier les effets de la taille, de la position géographique, des lignées génétiques et du climat sur la forme du calcanéus. Ainsi, comme pour la p3, les populations sud-ouest ibériques (Santarem et Las Lomas) diffèrent distinctement des autres populations analysées (PC 1), tout comme la population insulaire de Zembra (PC 2 ; Figure 31). Le modèle indique ici une légère



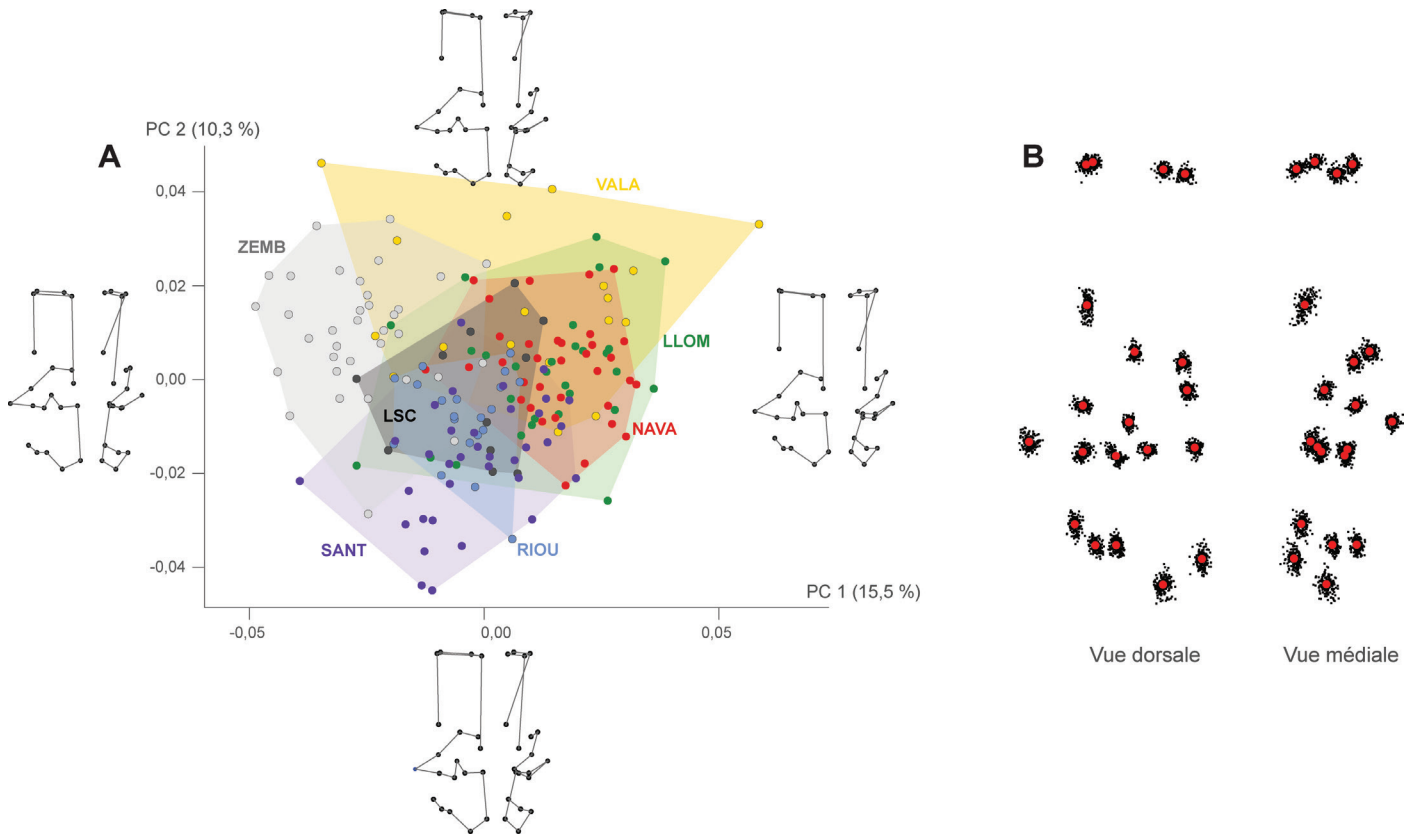
**Figure 28 :** Représentation de la taille centroïde (Log) du calcanéus des lapins actuels en fonction de la position géographique des populations. ZEMB : Île de Zembra ; RIOU : Île de Riou ; LLOM : Las Lomas ; SANT : Santarem ; NAVA : Navarre ; VALA : Tour du Valat ; LSC : Les Six Chemins. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.

p-valeur	LSC	RIOU	NAVA	VALA	ZEMB	SANT
RIOU	0,98					
NAVA	<b>5,46E-6</b>	<b>2,68E-7</b>				
VALA	<b>1,05E-5</b>	<b>6,34E-6</b>	0,50			
ZEMB	<b>1,57E-8</b>	<b>1,97E-9</b>	<b>2,83E-3</b>	0,10		
SANT	<b>6,30E-10</b>	<b>5,57E-12</b>	<b>1,10E-11</b>	<b>2,10E-9</b>	<b>3,36E-8</b>	
LLOM	<b>2,27E-9</b>	<b>3,60E-11</b>	<b>3,60E-11</b>	<b>2,57E-8</b>	<b>1,03E-7</b>	0,65

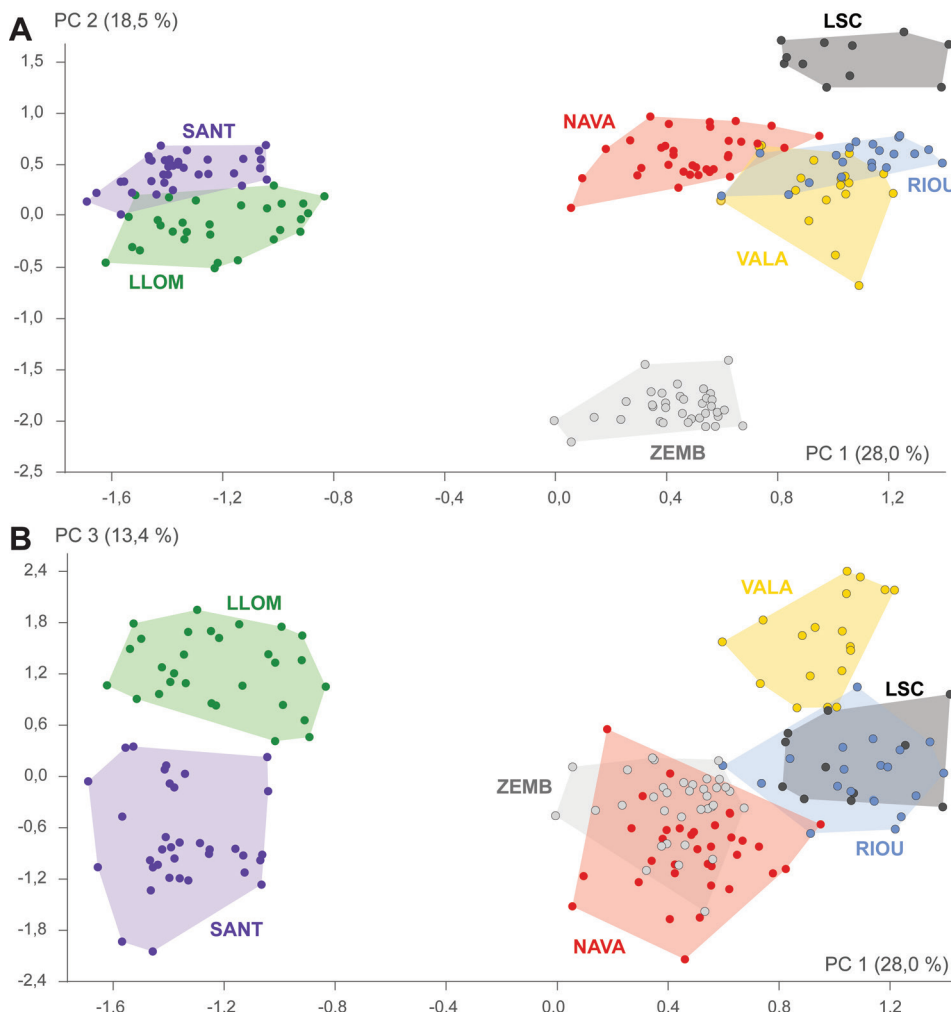
**Tableau 7 :** Résultat du test de Wilcoxon. Comparaison de la taille centroïde du calcanéus entre les différentes populations de lapins actuels. LSC : Les Six Chemins ; RIOU : Île de Riou ; NAVA : Navarre ; VALA : Tour du Valat ; ZEMB : Île de Zembra ; SANT : Santarem ; LLOM : Las Lomas. La différence est significative quand  $p < 0,05$  (en gras). Les p-valeurs ont été ajustées selon la méthode « Benjamini-Hochberg » (BH).



**Figure 29 :** Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale du calcanéus de lapin entre les individus de la lignée mitochondriale A (gris foncé) et ceux de la lignée mitochondriale B (gris clair). Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.



**Figure 30** : Morphométrie géométrique 3D sur le calcaneus de lapin. A : Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation (vues dorsale et médiale) le long des axes 1 (PC1) et 2 (PC2) aux valeurs extrêmes de chaque axe (ZEMB : Île de Zembra ; RIOU : Île de Riou ; LLOM : Las Lomas ; SANT : Santarem ; NAVA : Navarre ; VALA : Tour du Valat ; LSC : Les Six Chemins) ; B : superposition Procruste (points rouges = conformation moyenne obtenue à partir des *landmarks*).



**Figure 31** : Analyse en composantes principales obtenue à partir du modèle linéaire sur le calcaneus de lapin. A : Représentation selon les axes 1 et 2 ; B : Représentation selon les axes 1 et 3. ZEMB : Île de Zembra ; RIOU : Île de Riou ; LLOM : Las Lomas ; SANT : Santarem ; NAVA : Navarre ; VALA : Tour du Valat ; LSC : Les Six Chemins.

contribution de la taille (1,4 %,  $p < 0,05$ ), un impact significatif du climat (12,4 %), ainsi qu'une influence faible mais équilibrée de la position géographique (5,4 %) et de la phylogénie (4,7 %) (tous avec des  $p < 0,001$ ). L'élimination de la taille, de la phylogénie, de la géographie et du climat a fourni une variance résiduelle de 81,6 %, ce qui laisse entrevoir la dominance d'autres paramètres non-quantifiés ici pour expliquer la conformation du calcanéus au sein des populations actuelles.

La conformation du calcanéus est principalement expliquée par le signal climatique. La similitude morphologique entre les populations de Santarem, de Las Lomas et de Navarre pourrait sans étonnement être liée à leur proximité géographique (péninsule Ibérique). En France, malgré leur éloignement géographique, on constate une proximité de forme entre les populations des Six Chemins et de la Tour du Valat. Il apparaît néanmoins une différence entre les populations ibériques et françaises. Cette dichotomie pourrait refléter une différenciation due aux environnements écologiques de part et d'autre des Pyrénées. La population de Zembra semble une fois de plus, bien se démarquer des autres populations. La population de Riou semblait plus proche des populations continentales du Sud de la France pour la conformation dentaire, mais se présente en revanche comme étant plus proche des individus ibériques pour la morphologie du calcanéus.

## 2. Les lièvres du pourtour méditerranéen

### a. Variation de taille corporelle

Peu d'études se concentrent spécifiquement sur les variations de la taille des éléments squelettiques pour chaque espèce de lièvres. Malgré le peu d'individus disponibles dans les collections ostéologiques, il semble que la taille corporelle diffère nettement entre chaque espèce de lièvre (Figure 32). Le lièvre du Cap présent en Afrique du Nord a tendance à être de nettement plus petite taille que ses homologues européens. Le seul individu mesuré appartenant à *L. castroviejo* rentre dans la variabilité des *L. granatensis*. Néanmoins, Palacios (1989) indique que la taille corporelle des lièvres des Monts cantabriques est en moyenne un peu plus importante que celle des lièvres ibériques. Ces derniers apparaissent comme étant les plus petits lièvres présents en Europe. L'espèce ayant la plus grande répartition géographique sur le vieux continent (*i.e.*, *L. europaeus*) est en moyenne de plus grande taille corporelle que le lièvre variable (*L. timidus*). Dans l'ensemble ce constat tend à confirmer les observations antérieures sur les différentes espèces de lièvres (*e.g.*, Koby, 1959 ; Palacios, 1989).

En revanche, il est difficile de statuer si les différences de taille observées au sein d'une seule et même espèce varient en fonction des régions, à l'instar de ce que nous avons abordé précédemment avec les lapins (loi de Bergmann). D'après Angerbjörn et Flux (1995), c'est le cas pour le lièvre variable. En revanche pour le lièvre d'Europe, Palacios (1989) n'observe aucune différence entre les spécimens ibériques et les spécimens d'Europe centrale.

D'après les données que nous avons récoltées, il semblerait que pour une espèce donnée, la taille corporelle tende à augmenter avec la latitude

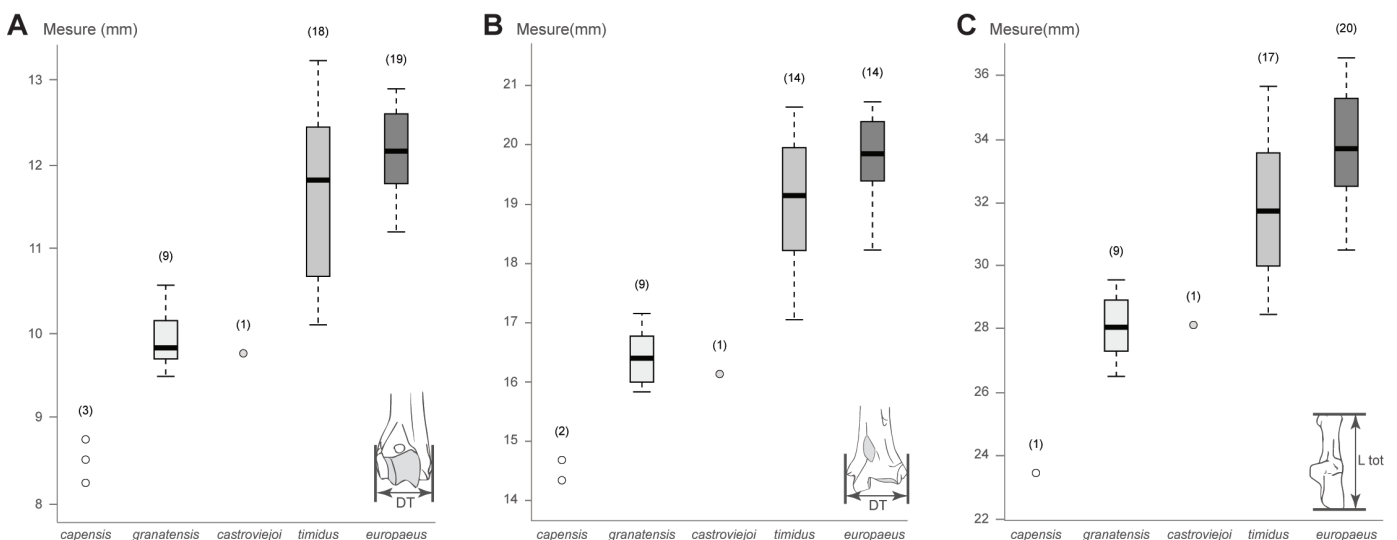


Figure 32 : Représentation de la taille des ossements des espèces de lièvres actuels. A : Humérus, diamètre transversal distal ; B : Tibia, diamètre transversal distal ; C : Calcaneus, longueur totale. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.



(Figure 33). Concernant les lièvres d'Afrique du Nord, cela ne semble vrai que pour certaines mesures (e.g., hauteur de la mandibule HM). En Ibérie, la latitude semble effectivement jouer un rôle dans la taille corporelle des populations. Cette observation est également visible sur les données de Palacios (1989). En revanche, l'effet de la latitude sur la taille corporelle des *L. timidus* et *L. europaeus* n'est pas particulièrement visible à partir des individus considérés dans notre étude. La plupart des spécimens proviennent des Alpes françaises ou suisses et présentent une assez large variabilité métrique, tant pour le lièvre d'Europe que pour le lièvre variable. En outre, il faut relever par exemple la petite taille des spécimens écossais comparativement aux lièvres alpins. Il pourrait s'agir ici de conditions écologiques locales particulières (i.e., climat, topographie, prédation, absence de compétition interspécifique).

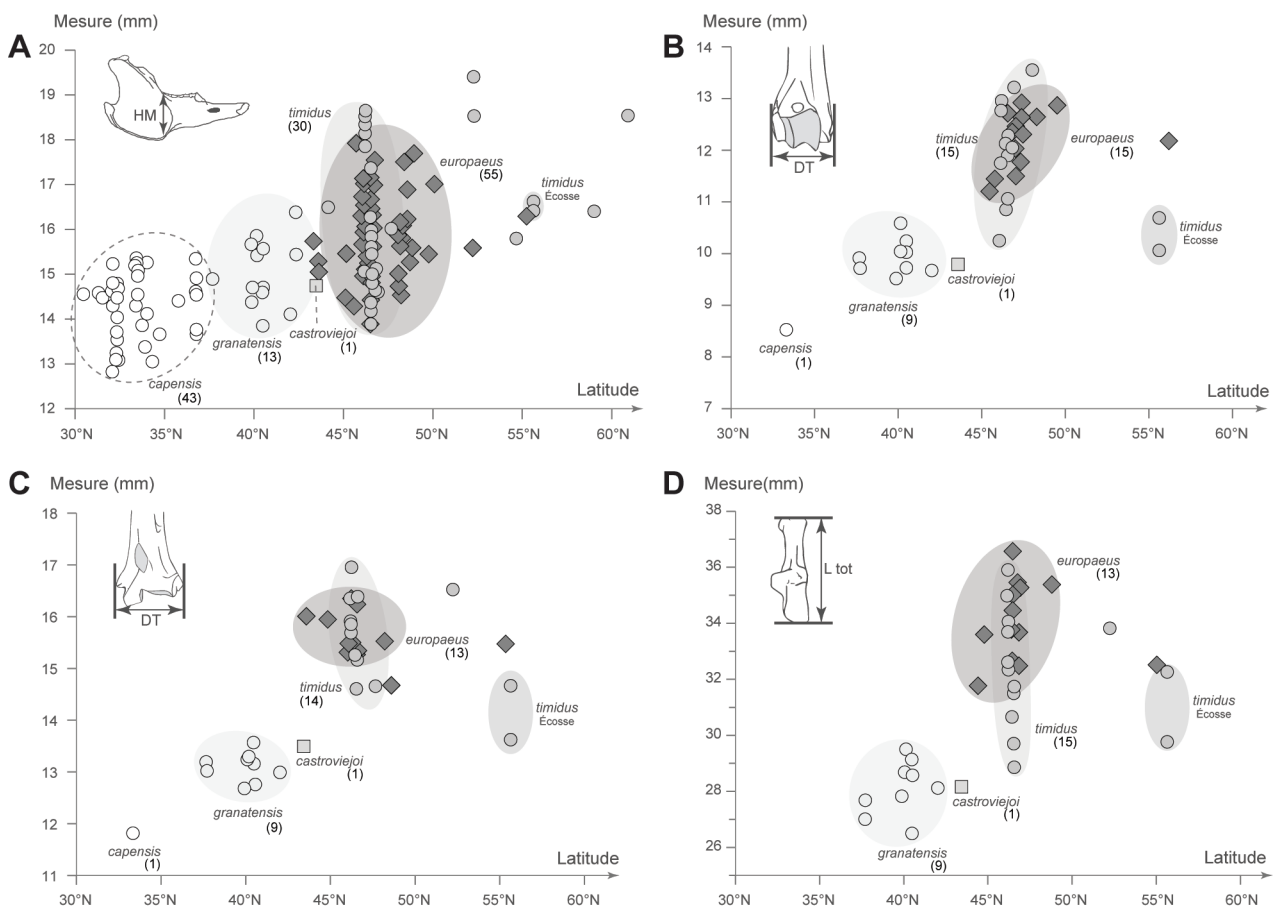
Bien qu'on ne puisse présentement répondre avec précision à cette question de cause(s) à effet(s), il semblerait que la latitude joue un rôle important dans la variation de taille corporelle des différentes espèces de lièvres. Toutefois, cette question

mériterait d'être approfondie à l'avenir, avec un plus large corpus d'étude pour chaque espèce et à plus large échelle géographique.

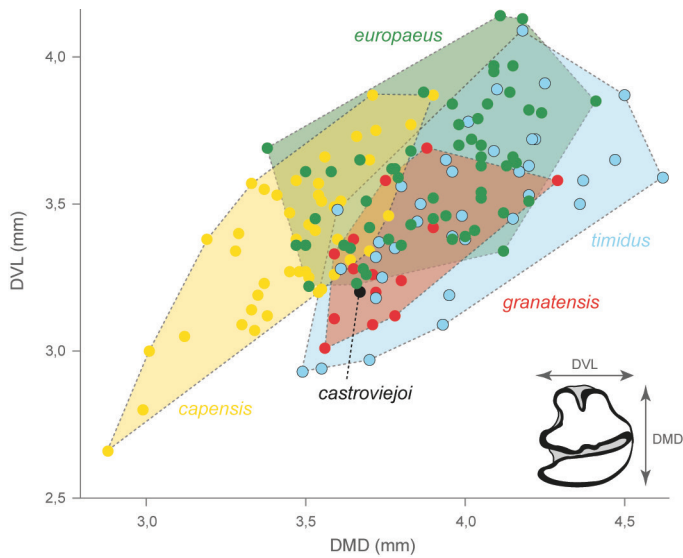
### b. Morphométrie géométrique 2D sur la p3

Concernant la p3, le critère de taille seul n'est pas suffisant pour distinguer les espèces actuelles (Figure 34), d'autant que comme nous venons de le voir, la taille peut en outre être influencée par la position géographique des populations. En revanche, la morphologie de la p3 semble avoir une relative valeur spécifique (cf. Figure 21). En effet, quelques doutes subsistent sur la pertinence de certains des critères dentaires visant à déterminer spécifiquement les individus, d'autant que la variabilité morphologique des léporidés peut être assez conséquente ; mais également du fait de leur répartition géographique assez large.

Identifier correctement une espèce dans le registre fossile est une question essentielle car chaque taxon occupe un biotope bien précis qui nous renseigne potentiellement sur les climats du passé. Nous avons analysé un total de 114 p3 de



**Figure 33 :** Représentation de la taille des ossements des espèces de lièvres actuels en fonction de leur position géographique (latitude). A : Mandibule, hauteur de la mandibule ; B : Humérus, diamètre transversal distal ; C : Tibia, diamètre transversal distal ; D : Calcanéus, longueur totale. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.



**Figure 34 :** Relation biométrique entre le diamètre mésio-distal (DMD) et le diamètre vestibulo-lingual (DVL) de la p3 des espèces de lièvres actuels.

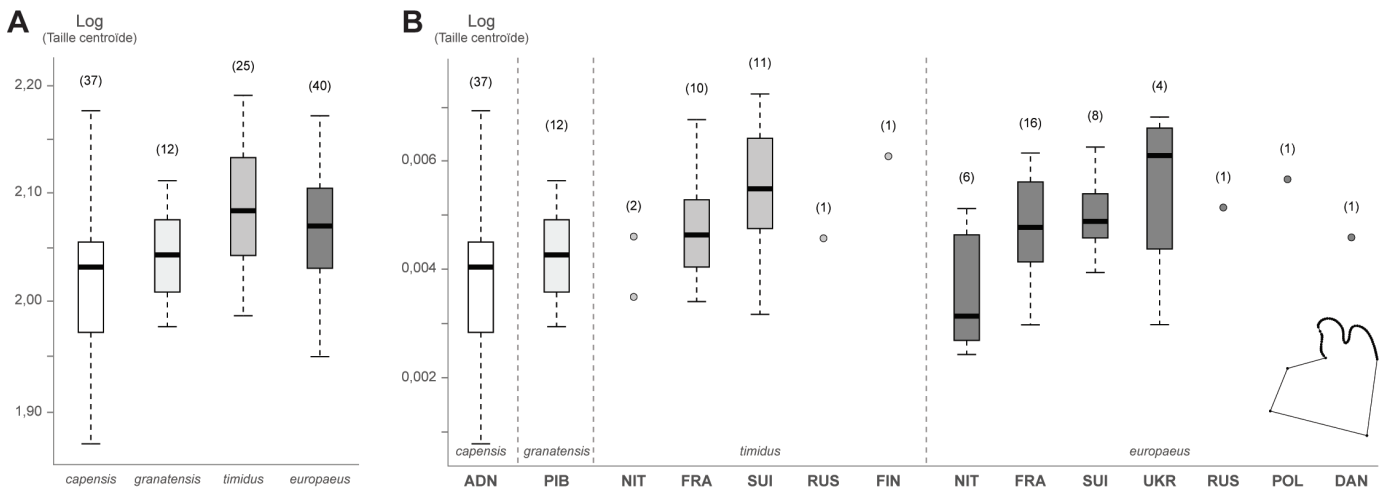
lièvre, appartenant à quatre des six espèces de lièvres précédemment énumérées : *L. europaeus* (N = 40), *L. capensis* (N = 37), *L. timidus* (N = 25), et *L. granatensis* (N = 12). *L. castroviejo* (avec une seule dent) et *L. corsicanus* (aucun individu analysé) ont été exclus. La variation et la covariation de la taille et de la forme des dents ont été analysées en utilisant des *landmarks* et *sliding semi-landmarks* (cf. Chapitre 2).

La p3 a montré des différences significatives entre les espèces considérées pour la taille centroïde (Figure 35A ; Kruskal Wallis avec  $p = 8,35E^{-04}$ ), et spécifiquement entre les *L. capensis* et les *L. europaeus* et les *L. timidus* (Wilcoxon avec  $p < 0,05$ ). De plus, lorsqu'on décompose l'analyse par espèce ainsi qu'en fonction de leur position géographique, on note plusieurs différences notables (Figure 35B).

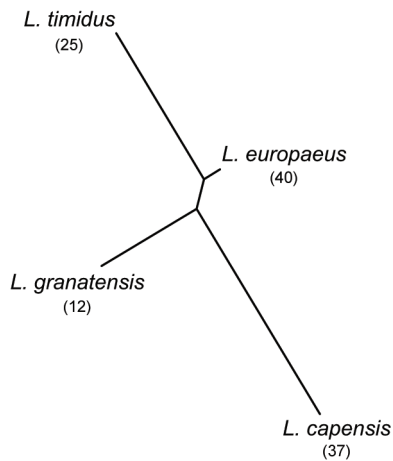
Pour *L. timidus* et *L. europaeus*, les individus présents aux plus hautes latitudes ont tendance à posséder une taille centroïde plus importante. Ce constat confirme en partie les observations précédentes (cf. *supra*) sur les variations biométriques des différents ossements en lien avec le facteur géographique. Néanmoins, le nombre limité d'individus (e.g., un individu respectivement pour la Russie, la Pologne, le Danemark et la Finlande) nous incite à considérer avec prudence ces observations.

Concernant la variation de la conformation, la p3 montre une structuration claire des différents phénotypes en clusters (Figure 36 ; MANOVA avec  $p < 0,001$ ). La conformation de la p3 des lièvres ibériques se rapproche de celle des lièvres d'Europe, tandis que les p3 de lièvres variables et de lièvres du Cap semblent relativement bien se différencier.

Chez le genre *Lepus*, la principale variation de la conformation de la p3 correspond à un allongement / rétrécissement des diamètres mésio-distal et vestibulo-lingual (PC 1) couplé à un élargissement / rétrécissement de l'antéroconide lingual (PC 2 ; Figure 37). Ces résultats concordent avec la morphologie globale de la p3 des différentes espèces décrites précédemment (cf. Figure 21). Par exemple, le lièvre du Cap (*L. capensis*) a tendance à posséder deux antéroconides (lingual et vestibulaire) de tailles similaires et une conformation plutôt quadratique, tandis que le lièvre variable (*L. timidus*) marque une conformation davantage rectangulaire (i.e., notamment due à un allongement mésio-distale plus important) avec un antéroconide lingual plus réduit. La superposition des nuages de points concernant *L. granatensis* et *L. europaeus* confirme le partage



**Figure 35 :** Représentation de la taille centroïde (Log) de la p3 des lièvres actuels. A : Représentation en fonction des espèces. B : Représentation en fonction des espèces et de leur position géographique. ADN : Afrique du Nord ; PIB : péninsule Ibérique ; NIT : Nord de l'Italie ; FRA : France ; SUI : Suisse ; RUS : Russie ; FIN : Finlande ; UKR : Ukraine ; POL : Pologne ; DAN : Danemark. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.

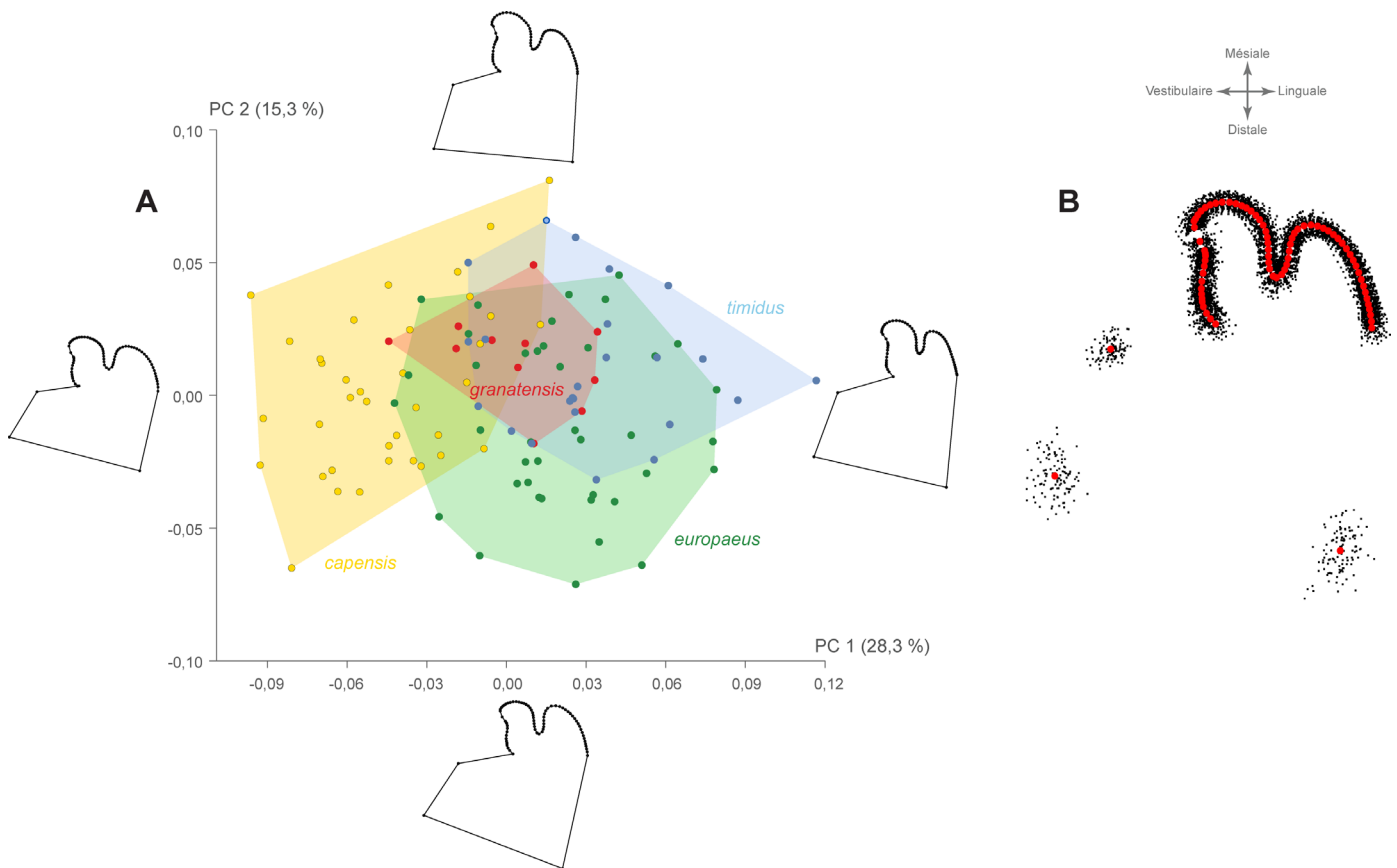


**Figure 36 :** Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale de la p3 entre les lièvres actuels. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.

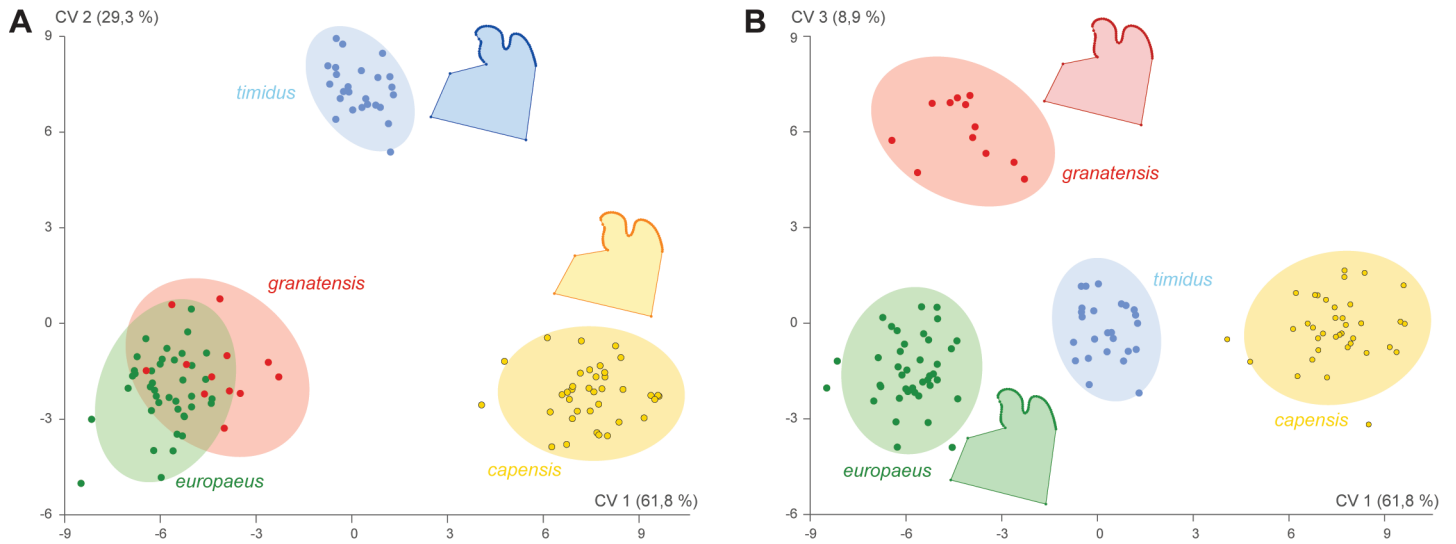
de caractères morphométriques et la difficulté à correctement les distinguer sur la seule base de la morphologie de la p3.

Le long des premiers axes de l'analyse canonique (CV 1, CV 2 et CV 3), nous pouvons observer les changements de conformation révélant les principales caractéristiques morphologiques pour chaque taxon

(Figure 38). Les lièvres nord-africains (*L. capensis*) ont un diamètre mésio-distal proportionnellement plus court et un diamètre vestibulo-lingual plus long, ainsi qu'un antéroconide lingual plus développé (*i.e.*, forme générale carrée). La p3 de lièvre variable est généralement plus allongée selon l'axe mésio-distale avec un antéroconide lingual de taille relativement réduite. Les conformations des p3 de lièvres ibériques et d'Europe présentent des antéroconides linguaux et vestibulaires de taille et de forme relativement semblables. Ce modèle discriminant montre que les p3 peuvent permettre de différencier les 4 lièvres de notre ensemble de données avec 87% de classification correcte avec validation croisée (Tableau 8). Parmi les erreurs d'attribution, trois *L. capensis* ont été assignés à *L. europaeus* (N = 2) ou *L. granatensis* (N = 1) ; cinq *L. europaeus* ont été assignés à *L. capensis* (N = 2) ou *L. granatensis* (N = 3) ; quatre *L. granatensis* ont été discriminés comme appartenant à *L. europaeus* ; et enfin trois *L. timidus* ont été classés comme *L. europaeus*. Si la confusion dans la classification concerne principalement *L. europaeus* et *L. granatensis*, notons que cela n'a jamais concerné *L. timidus* (aucun spécimen mal classé). Ce dernier point confirme la bonne distinction



**Figure 37 :** Morphométrie géométrique 2D sur la p3 de lièvre. A : Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 (PC1) et 2 (PC2) aux valeurs extrêmes de chaque axe ; B : superposition Procruste (points rouges = conformation moyenne obtenue à partir des landmarks et semilandmarks).



**Figure 38** : Analyse canonique de variance comparant les conformations des p3 des lièvres actuels avec visualisation des différences de conformation en fonction des espèces. A : Représentation selon les axes 1 et 2 ; B : Représentation selon les axes 1 et 3. Sont représentées également les ellipses de confiance à 95%.

Espèce	Total	Classification correcte		Erreur de classification		Nombre de spécimen mal classé			
		N	%	N	%	<i>L. capensis</i>	<i>L. europaeus</i>	<i>L. granatensis</i>	<i>L. timidus</i>
<i>L. capensis</i>	37	34	92	3	8	-	2	1	0
<i>L. europaeus</i>	40	35	88	5	13	2	-	3	0
<i>L. granatensis</i>	12	8	67	4	33	0	4	-	0
<i>L. timidus</i>	25	22	88	3	12	0	3	0	-
<b>TOTAL</b>	<b>114</b>	<b>99</b>	<b>87</b>	<b>15</b>	<b>13</b>	<b>2</b>	<b>9</b>	<b>4</b>	<b>0</b>

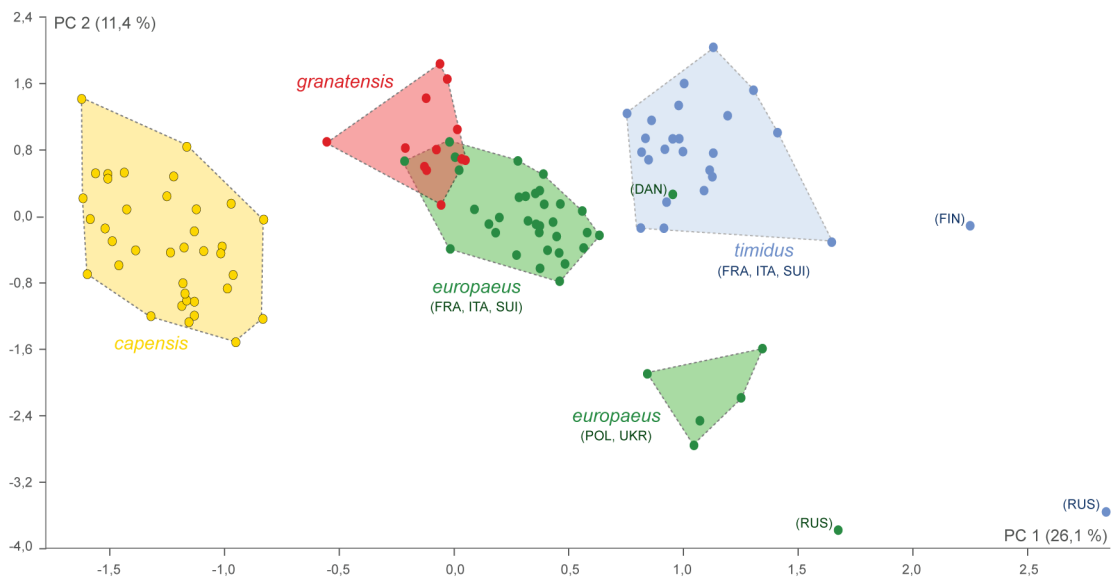
**Tableau 8** : Pourcentage et détail des classifications après validation croisée pour l'analyse discriminante de la p3 pour chaque espèce de lièvre.

morphologique du lièvre variable par rapport aux autres lièvres méditerranéens. Enfin, notons que la composante allométrique est non-significative (0,50 %, permutation  $p < 0,0001$ ), ce qui indique qu'il n'y a pas de relation significative entre la taille et la forme.

Nous avons également établi un modèle linéaire pour contrôler les effets de la taille (centroïde), de la position géographique (latitude, longitude), de la phylogénie (espèces) et du climat (température, pluviométrie) sur la forme des dents. Sans surprise, les individus se répartissent globalement par espèce. Les lièvres variables d'une part et les lièvres nord-africains d'autre part, se distinguent assez nettement des lièvres d'Europe et ibériques (Figure 39). Quelle que soit l'espèce considérée, les individus présents dans les plus hautes latitudes (spécimens provenant d'Ukraine, de Pologne, de Finlande ou de Russie) sont en marge de la variabilité des spécimens provenant de France, de Suisse ou d'Italie. Le modèle confirme

que la taille à une contribution non-significative sur la forme de la dent (0,3 %,  $p > 0,05$ ), tout comme le climat (3,2 %,  $p > 0,05$ ). La position géographique (3,2 %,  $p < 0,05$ ) et la phylogénie (3,1 %,  $p < 0,001$ ) ont en revanche une influence significative sur la forme de la p3. L'élimination de ces paramètres fournit une variance résiduelle de 81,1 %.

Le signal spécifique apparaît comme étant le paramètre majeur expliquant les variations de forme de la p3 chez les différentes espèces de lièvres. Malgré le peu d'individus d'Europe de l'Est et du Nord de notre échantillon, une tendance s'observe quant à l'éloignement géographique et climatique (relativement aux populations des Alpes) pouvant induire des variations morphologiques dans la forme de la p3. L'influence du climat sur la forme de la dent a été observée précédemment chez le lapin et pourrait aussi influencer sur nos résultats.



**Figure 39** : Analyse en composantes principales obtenue à partir du modèle linéaire sur la p3 de lièvre. ITA : Italie ; FRA : France ; SUI : Suisse ; RUS : Russie ; FIN : Finlande ; UKR : Ukraine ; POL : Pologne ; DAN : Danemark.

### III. Conclusions

Nous avons vu que la taille corporelle des lapins est influencée par leur position géographique et suivrait la loi de Bergmann. Cela semble également être le cas pour les différentes espèces de lièvres, bien que cette question nécessite un travail complémentaire à l'avenir. Il est intéressant de noter que ces différences de taille n'influent pas sur les variations de forme, tant dans la morphologie dentaire (*i.e.*, p3 ; *Oryctolagus* et *Lepus*) que sur le calcanéus (*i.e.*, *Oryctolagus*). En revanche, il semblerait que les variations morphologiques de la p3 et du calcanéus ne dépendent pas strictement des mêmes facteurs. Les variations observées dans cette étude concordent avec les observations de Suchentrunk *et al.* (2000) qui signalaient déjà les effets vraisemblables d'adaptations morphologiques aux conditions environnementales ou de flux génétiques.

#### 1. Les lapins actuels

Les similitudes morphométriques entre les lapins du Sud-Ouest de la péninsule Ibérique (Santarem et Las Lomas) ne sont pas surprenantes étant données leur proximité géographique ainsi que leur parenté génétique (lignée A, Biju-Duval *et al.*, 1991 ; Monnerot *et al.*, 1994). Ces résultats confirment les observations morphologiques et biométriques d'études précédentes (*e.g.*, Callou, 2003 ; Ferreira *et al.*, 2015). Ce constat semble être le même concernant

les populations de Navarre et de la Tour du Valat, de lignée mitochondriale B et vivants à des latitudes similaires. Ces résultats peuvent alors être mis en parallèle de la discussion concernant la distinction des sous-espèces de lapins en Europe occidentale (cf. Figure 16). Alternativement à ces signaux géographiques et génétiques, il pourrait également s'agir d'une convergence dans des environnements écologiques et climatiques analogues.

La température et les précipitations opposent principalement les régions méditerranéennes chaudes et sèches aux régions aux influences continentales plus froides et humides. Le régime climatique détermine les ressources disponibles et pourrait ainsi constituer une pression sélective indirecte sur la forme des différents éléments dentaires et squelettiques. Par exemple, les populations de la Tour du Valat et de Navarre évoluent toutes les deux sous la ceinture mésoméditerranéenne mais respectivement avec une végétation halophytique et « garriguénnes ». Les ressources exploitées par les lapins pourraient alors significativement varier selon les régions. En outre, les populations des Six Chemins et de la Tour du Valat occupent des zones agricoles (viticole et/ou céréalière), de milieux ouverts et de basses altitudes. Les populations de Santarem, de Las Lomas et de Navarre vivent au contraire dans des territoires enclavés entre des régions montagneuses. Ces effets climatiques et écologiques sont en revanche difficiles à quantifier, bien qu'ils puissent avoir un impact indirect sur nos résultats.



La population de Zembra semble en revanche bien distincte des autres. Cela pourrait provenir du caractère insulaire de la population et de son isolement géographique relativement long (Vigne, 1988) par rapport aux populations continentales. Les événements stochastiques sont réputés importants sur les îles, avec des effets fondateurs et des dérives génétiques au sein de populations aux effectifs réduits. De tels facteurs auraient pu favoriser une divergence importante dans la morphologie, en lien avec la situation topo-géographique de l'île ou encore avec les contraintes environnementales locales. Au contraire, la population de Riou ne semble pas s'isoler complètement des populations continentales du Sud de la France et de Navarre (toutes de lignée B). Outre les aspects phylogénétiques et géographiques, cette proximité morphologique peut s'expliquer par le fait que cette population ait été introduite très récemment, il y a près de 60 ans. Elle n'aurait pas eu le temps de véritablement se démarquer morphologiquement, à l'inverse des lapins de l'île de Zembra.

Chez les populations actuelles analysées, les similitudes dans la morphologie de la p3 et du calcanéus semblent tout de même se regrouper en fonction de la position géographique et/ou du profil génétique. Ce dernier point semble impliquer des caractéristiques morphologiques plus discrètes, suggérant que de tels changements peuvent simplement s'accumuler à un rythme lent (e.g., population de Riou *versus* population de Zembra). Pour confirmer cela, il semble qu'une étude génétique spécifique soit nécessaire afin de vérifier la valeur de l'impact de l'histoire phylogéographique dans la forme des dents ou du squelette, comme cela a été démontré chez la souris (Ledevin *et al.*, 2016).

La variance résiduelle élevée de nos modèles indique donc que des facteurs, autres que la géographie, le climat ou encore la phylogénie, ont contribué à la divergence de la forme de la p3 et du calcanéus au cours du temps (e.g., taux de prédation, compétition intra et inter-spécifique, alimentation, topographie, anthropisation, effet fondateur...). Cela suggérerait en outre plusieurs types d'adaptations locales n'ayant aucune valeur spécifique. Néanmoins, le fait que les populations se discriminent selon leurs caractéristiques génétiques (et géographiques) se présente comme une observation fort intéressante dans l'application au registre fossile, au suivi et à l'évolution des populations au cours du Pléistocène.

## 2. Les lièvres actuels

Les études morphométriques menées sur les lapins d'une part et sur les lièvres d'autre part n'ont pu être réalisées à la même résolution, notamment parce qu'ils se composent d'une *versus* six espèces, mais également parce qu'ils possèdent des caractéristiques éco-éthologiques foncièrement différentes. Les différentes espèces de lièvres se démarquent relativement bien les unes des autres, de par leur position géographique, leur taille corporelle ou encore leur morphologie dentaire. Les résultats couplés de ces trois paramètres permettent alors d'identifier correctement les taxons.

Les distinctions nettes dans la morphologie de *L. capensis*, *L. castroviejo* et *L. timidus* ne paraissent pas étonnantes sachant leur éloignement ou leur isolement géographique (respectivement Afrique du Nord, Cordillère Cantabrique et hautes altitudes/latitudes). En revanche, les différences morphologiques ne sont pas si strictes concernant *L. europaeus* et *L. granatensis*. Nos résultats confirment les observations morphologiques d'études précédentes (e.g., Palacios et López-Martínez, 1980 ; Donard, 1982 ; Palacios, 1996) et permettent de mettre en lumière des différences biométriques marquées dans la taille corporelle entre chaque espèce.

À l'instar de ce qui a été observé chez le lapin, la morphologie des lièvres est impactée par différents paramètres géographiques, écologiques ou climatiques. En effet comme nous l'avons vu précédemment, les différentes espèces de lièvres occupent des biotopes bien particuliers et qui ne se chevauchent pas, cela étant dû à la forte compétition interspécifique. Bien que d'autres paramètres locaux non quantifiés dans notre étude aient pu affecter les variations morphologiques de la p3, il semblerait néanmoins que le signal génétique soit le principal facteur des distinctions entre les espèces. Cette observation présente un potentiel tout à fait intéressant dans le cadre d'une application au registre fossile. Cela permettra en effet une bonne identification des taxons présents au Pléistocène en Europe occidentale dans le but de mieux appréhender l'histoire biogéographique du genre en lien avec les variations des milieux.

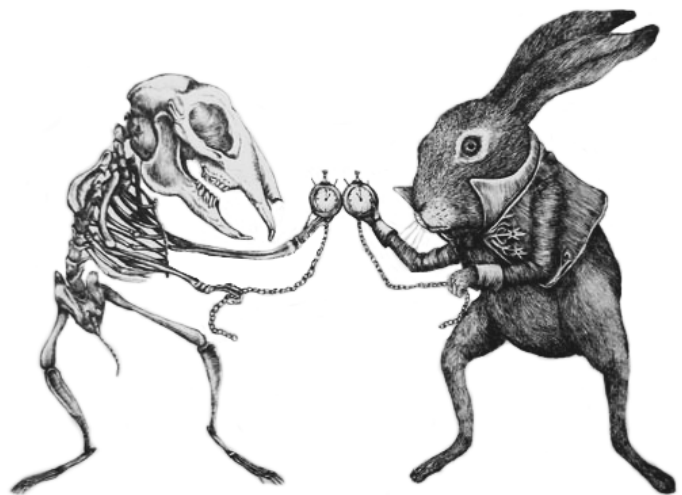


---

# **Chapitre 4 :**

## **Les populations fossiles**

---







Le bilan exposé en première partie du manuscrit indique la présence de six espèces de lapins en Europe occidentale au cours du Quaternaire, la plupart apparaissant bien avant au Pléistocène moyen : *O. laynensis* (Pliocène final - première moitié du Pléistocène inférieur : Gélasien), *O. lacosti* (Gélasien), *O. giberti* et *O. valdarnensis* (seconde moitié du Pléistocène inférieur : Calabrien), *O. burgi* (Pléistocène moyen) et *O. cuniculus* (Pléistocène moyen - actuel). Deux lignées évolutives distinctes ont été mises en évidence (cf. Chapitre 1). Néanmoins au Pléistocène inférieur, nous constatons qu'il existe presque autant d'espèces que de localités fossiles. La confrontation de ces données (inter-sites/inter-espèces) constitue alors un travail inédit. A l'inverse, pour les lièvres le peu de données disponibles et utilisables pour le Pléistocène inférieur nous contraint à ne nous intéresser qu'aux lièvres du Pléistocène moyen et supérieur. Dans notre étude, les deux genres sont étudiés de manière indépendante, d'une part car leurs caractéristiques éco-éthologiques sont très différentes, et d'autre part du fait de leur séparation phylétique ancienne (12-11 Ma ; Ge *et al.*, 2013). Les résultats sont ensuite présentés chronologiquement, depuis les collections et populations des gisements les plus anciens jusqu'aux plus récents, datés de la fin du Tardiglaciaire. Nous suivons dans ce travail et du mieux que possible la chronologie isotopique marine. L'intégralité des mesures acquises au cours de cette étude sont disponibles en Annexe 3.

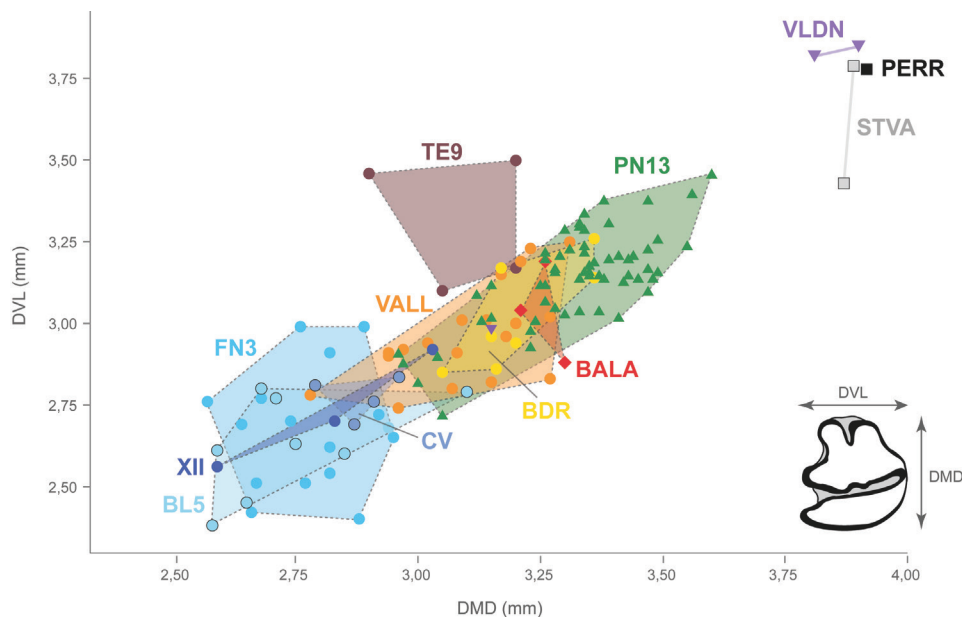
## I. Les léporidés du Pléistocène inférieur

### 1. Le genre *Oryctolagus*

#### a. Ostéométrie

Malgré un faible effectif pour ces périodes, il est possible de dégager des tendances dans les variations métriques des éléments dentaires et du squelette postcrânien. Suivant l'étude de la p3, nous remarquons que les populations du Sud-Est de l'Espagne (Barranco León 5, Cueva Victoria, Fuente Nueva 3, Xàbia II), rapportées à *O. giberti*, sont constituées d'individus dont les dents sont de très petite taille (Figure 40). En règle générale, ces lapins possèdent une p3 plus petite que ceux du Sud-Est de la France (grotte du Vallonnet, Bois-de-Riquet, Balaruc I). Une exception concerne les lapins de la Sima del Elefante et de Pirro Nord 13, dont les p3 sont de plus grande taille que celles de Bois-de-Riquet, gisement pourtant situé à plus haute latitude. Les dents des individus de Saint-Vallier et de Perrier, puis du Valdarno, rapportés respectivement à *O. lacosti* et *O. valdarnensis*, sont de très grande taille, sortant complètement de la variabilité des autres lapins du Pléistocène inférieur.

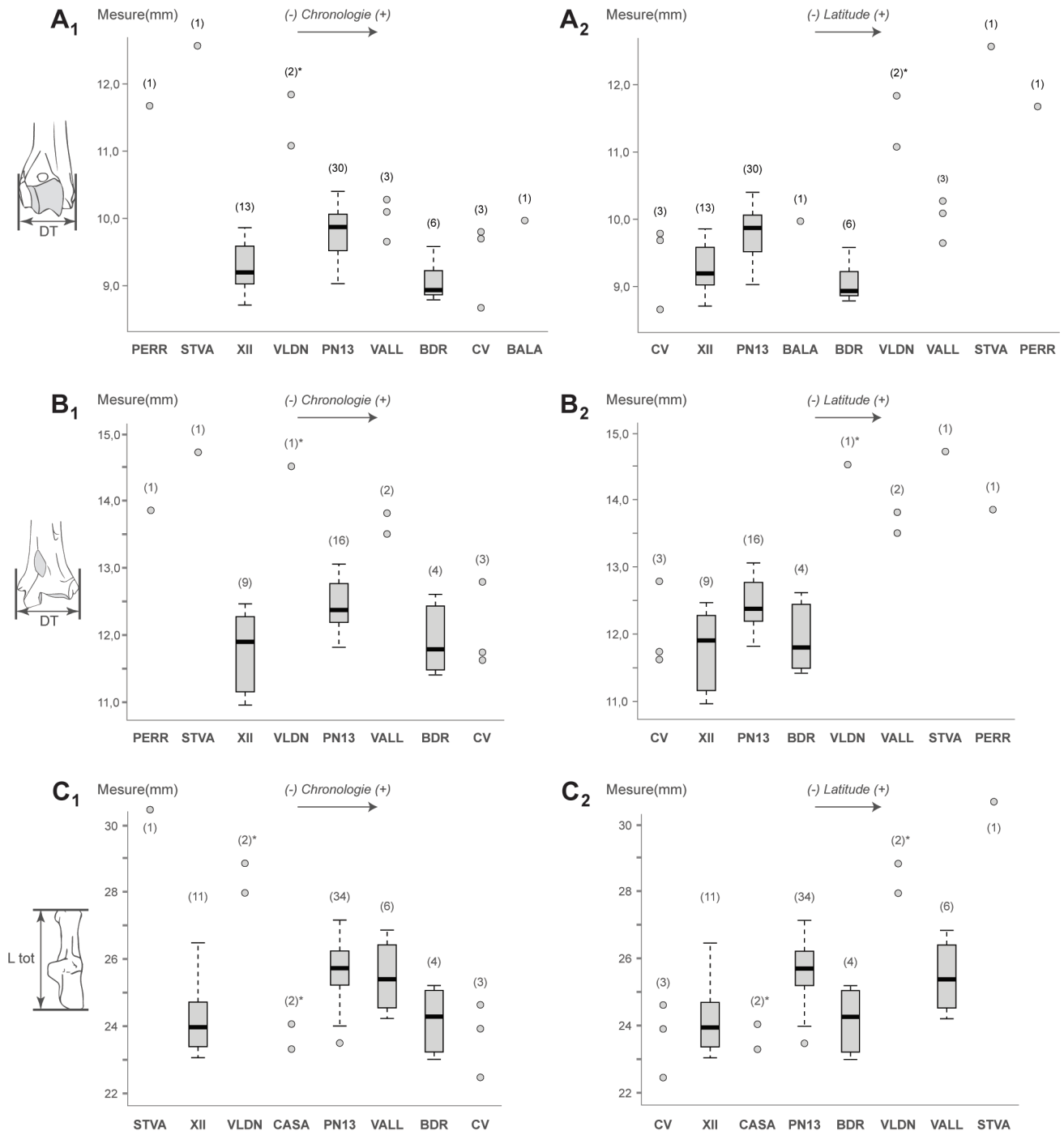
Bien que peu nombreux, les individus des sites les plus anciens, comme Perrier ou Saint-Vallier, possèdent incontestablement les ossements de plus



**Figure 40** : Relation biométrique entre le diamètre mésio-distal (DMD) et le diamètre vestibulo-lingual (DVL) de la p3 des lapins du Pléistocène inférieur. BL5\* : Barranco León 5 ; XII : Xàbia II ; FN3\* : Fuente Nueva 3 ; CV : Cueva Victoria ; VALL : Vallonnet ; BDR : Bois-de-Riquet ; BALA : Balaruc I ; TE9\* : Sima del Elefante ; PN13 : Pirro Nord 13 ; VLDN\*\* : Valdarno ; PERR : Perrier ; STVA : Saint-Vallier. \*données d'après De Marfà, 2009 ; \*\*données d'après Angelone et Rook, 2012.

grandes dimensions (Figure 41A<sub>1</sub>-C<sub>1</sub>). Sur les sites les plus récents en revanche, les lapins semblent plus petits (e.g., Bois-de-Riquet, Cueva Victoria). Ce constat indiquerait une diminution de la taille des éléments au cours du temps. Mais lorsque l'on considère les séries par régions géographiques (i.e., Sud-Est de l'Espagne, Italie, Sud-Est de la France), on note que plus la latitude augmente et plus les individus ont une taille importante (Figure 41A<sub>2</sub>-C<sub>2</sub>). Cette tendance de variation de taille selon

la chronologie et la latitude ne semble pourtant pas impacter de la même manière l'ensemble des populations. Par exemple la population de Pirro Nord 13 (Sud de l'Italie) est de plus grande taille que celle du Bois-de-Riquet (Sud-Est de la France), ou encore les lapins du Valdarno (Nord de l'Italie) sont plus grands que ceux du Vallonnet (Sud-Est de la France) ; ce qui impliquerait l'influence d'autres facteurs dans les variations de la taille des lapins à cette période.



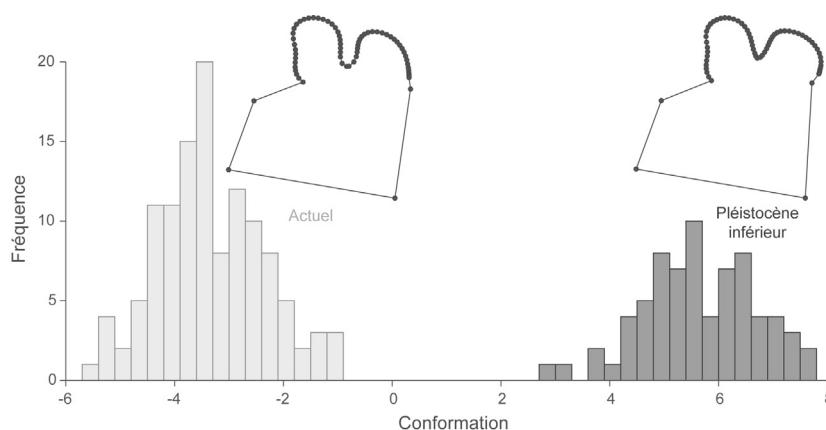
**Figure 41** : Représentation de la taille des ossements des lapins du Pléistocène inférieur. 1 : Représentation en fonction de la chronologie ; 2 : Représentation en fonction de la latitude ; A : Humérus, diamètre transversal distal ; B : Tibia, diamètre transversal distal ; C : Calcaneus, longueur totale. PERR : Perrier ; STVA : Saint-Vallier ; XII : Xàbia II ; VLDN : Valdarno (\*données d'après De Marfà, 2009) ; PN13 : Pirro Nord 13 ; VALL : Vallonnet ; BDR : Bois-de-Riquet ; CV : Cueva Victoria ; BALA : Balaruc I. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.

**b. Morphométrie géométrique 2D sur la p3**

Dans un premier temps, nous avons comparé la morphologie des lapins du Pléistocène inférieur avec celle de populations actuelles étudiées lors du chapitre précédent. Cette première étape permet, d'une part, d'appréhender l'ordre de grandeur de la variation morphologique et, d'autre part, d'identifier si la source principale de cette variation correspond plutôt à la chronologie, à la position géographique ou à la taxinomie. Pour cela, une analyse canonique de variance a été réalisée à partir des populations actuelles de Las Lomas (N = 36), Santarem (N = 33), Navarre (N = 30) et Tour du Valat (N = 21), ainsi que celles du Pléistocène inférieur de Bois-de-Riquet (N = 15), Cueva Victoria (N = 5), Vallonnet (N = 8) et Pirro Nord 13 (N = 43).

Pour chaque p3 appartenant à ces huit populations, le modèle discriminant (Figure 42) a trouvé une identification chronologique (*i.e.*, Pléistocène inférieur *versus* Actuel) correcte pour plus de 91 % des classifications après la validation croisée (Tableau 9). Cela montre que ce modèle peut distinguer avec précision une p3 isolée à partir du registre archéologique dans un contexte du Pléistocène inférieur. La visualisation des changements de conformation (Figure 42) indique que la principale différence entre les p3 de lapins du Pléistocène inférieur et actuels réside dans le paraflexide, nettement plus marqué chez les populations fossiles.

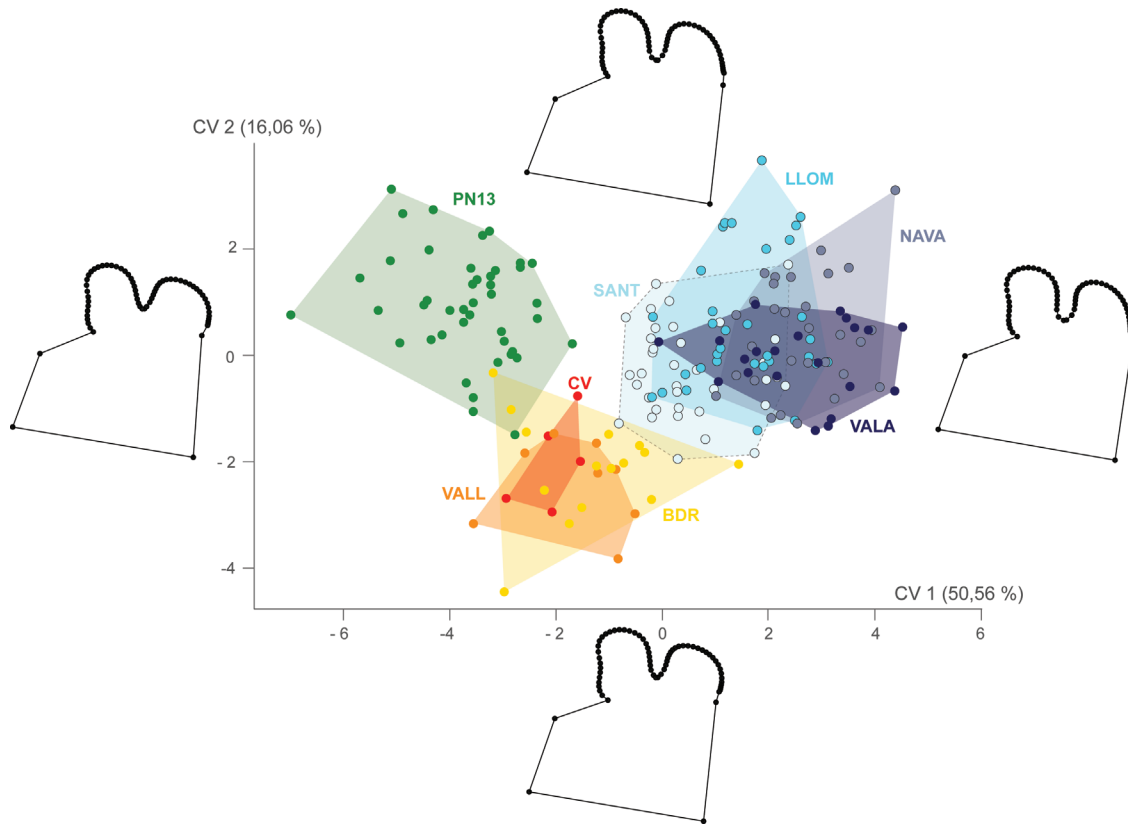
Nous avons effectué une analyse canonique de variance sur ces huit populations afin de voir si la variation relève de distinctions taxinomiques ou géographiques. Pour chaque site, le modèle discriminant montre que seulement 50 % des p3 peuvent être correctement classées après validation croisée (Tableau 9). En revanche, le modèle discriminant indique un signal taxinomique clair séparant les populations en trois groupes (Figure 43) : 1) les quatre populations actuelles, appartenant à l'espèce *O. cuniculus* (Callou, 2003), 2) les populations de la Cueva Victoria, Bois-de-Riquet et Vallonnet, rapportées à *O. giberti* (*e.g.*, De Marfà, 2008 ; Pelletier *et al.*, 2015a) et 3) la population de Pirro Nord, rattachée à *O. valdarnensis* (Angelone et Rook, 2012). Pour la p3 des populations actuelles, l'antéroflexide est plus profond et les antéroconides vestibulaire et lingual sont symétriques. La particularité de ce groupe se trouve au niveau du paraflexide qui est très peu marqué voire absent, par rapport aux populations fossiles analysées. Pour la p3 de Pirro Nord, l'antéroflexide est moins profond et les antéroconides sont asymétriques : l'antéroconide vestibulaire est rectangulaire et plus allongé mésialement, tandis que l'antéroconide lingual est arrondi. Cette asymétrie s'explique par la présence du paraflexide très marqué, caractère majeur qui semble distinguer nettement cette population. Enfin, la p3 de la forme *giberti* se rapproche de la conformation de Pirro Nord, notamment concernant la forme de la partie mésial de la dent. Le paraflexide reste toutefois présent bien que moins marqué.



**Figure 42 :** Histogrammes montrant la distribution des fréquences de conformation et visualisation des différences de conformation entre les p3 des lapins du Pléistocène inférieur et des populations actuelles. En abscisse, la variable de conformation correspond au premier axe de l'analyse canonique de variance entre les groupes.

	d.f	Pillai	Approx F	num d.f.	den d.f.	p-valeur	CCV
<b>Actuel / PLI</b>	1	0,956	9,516	132	58	< 2,2E-16	91,10
<b>Site</b>	7	5,704	1,933	924	406	4,97E-14	50,79

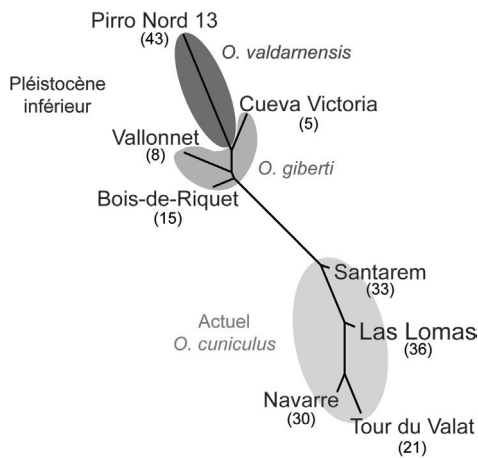
**Tableau 9 :** Résultats de l'analyse de variance multivariée (MANOVA) des différences entre la p3 des individus actuels et du Pléistocène inférieur (PLI) et le pourcentage de classification correcte après validation croisée (CCV).



**Figure 43 :** Analyse canonique de variance comparant les conformations des p3 des lapins de chaque population, avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 (CV1) et 2 (CV2) aux valeurs extrêmes de chaque axe. PN13 : Pirro Nord 13 ; VALL : Vallonnet ; BDR : Bois-de-Riquet ; CV : Cueva Victoria ; SANT : Santarem ; LLOM : Las Lomas ; NAVA : Navarre ; VALA : Tour du Valat.

Cette analyse nous indique donc les particularités morphologiques distinguant les trois groupes. Toutefois, les populations du Pléistocène inférieur semblent plutôt se rapprocher entre elles comme le montre la structuration de la variation phénotypique (Figure 44).

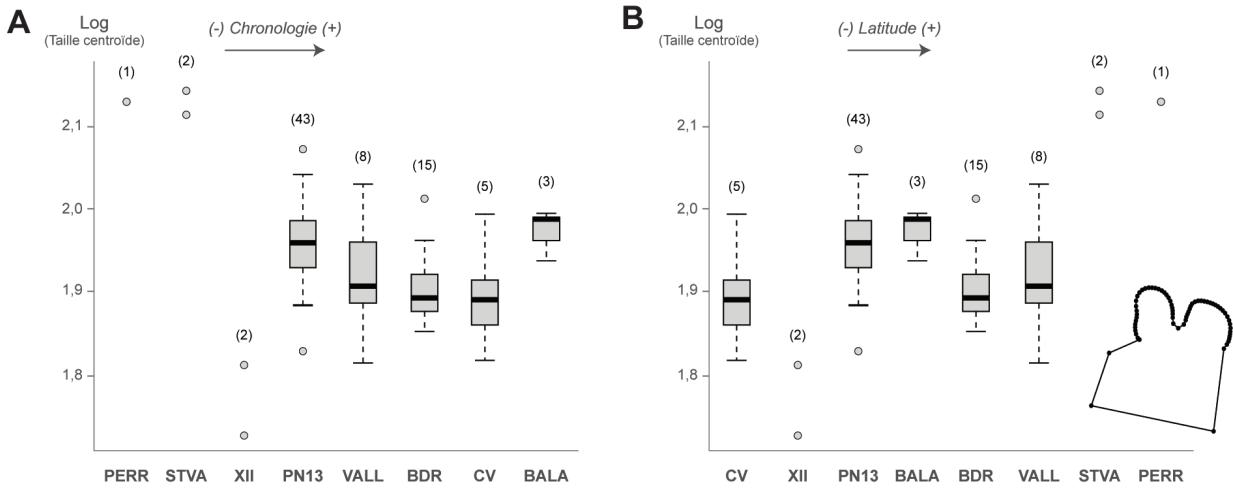
Nous nous sommes par la suite uniquement concentré sur les individus fossiles provenant de huit localités du Pléistocène inférieur regroupant 79 p3 (Tableau 10). Elles montrent des différences significatives dans la taille centroïde entre certaines populations considérées (Figure 45 ; Kruskal Wallis avec  $p = 6,34E^{-05}$ ). La population de Pirro Nord 13 est différente du Bois-de-Riquet, de Saint-Vallier et de Xàbia II (Tableau 11). À l'image de ce qui a été observé précédemment lors de l'étude biométrique du squelette postcrânien, la taille centroïde de la p3 aurait tendance à diminuer au cours du temps



**Figure 44 :** Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale de la p3 entre les lapins du Pléistocène inférieur et actuels. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.

	p3	Calcanéus
Balaruc I	3	-
Bois-de-Riquet	15	7
Cueva Victoria	5	3
Perrier	1	-
Pirro Nord 13	43	32
Saint-Vallier	2	2
Grotte du Vallonnet	8	6
Xàbia II	2	11

**Tableau 10 :** Détail des effectifs (*Oryctolagus*) rapportés au Pléistocène inférieur, utilisés pour les études en morphométrie géométrique 2D et 3D.



**Figure 45 :** Représentation de la taille centroïde (Log) de la p3 des lapins du Pléistocène inférieur. A : Représentation en fonction de la chronologie. B : Représentation en fonction de la latitude. PERR : Perrier ; STVA : Saint-Vallier ; XII : Xàbia II ; PN13 : Pirro Nord 13 ; VALL : Vallonnet ; BDR : Bois-de-Riquet ; CV : Cueva Victoria ; BALA : Balaruc I. Le nombre d’individus considérés est précisé entre parenthèses.

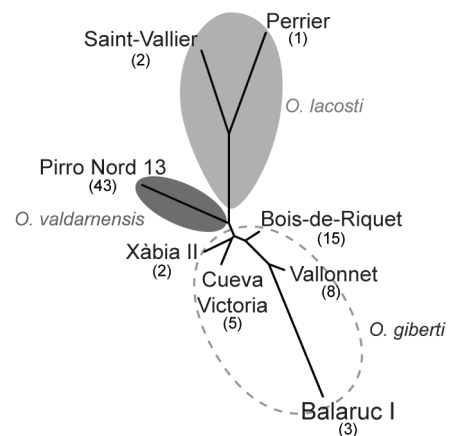
(Figure 45A). On peut également voir que les valeurs semblent se répartir en fonction de la latitude, avec les plus grande taille centroïde de la p3 vers le nord, malgré la relative toute petite taille des individus de Xàbia II et celle comparativement de Pirro Nord 13.

La conformation de la p3 montre une structuration visible de la variation phénotypique (Figure 46 ; MANOVA avec  $p < 0,05$ ). Les individus de Perrier et de Saint-Vallier présentent une conformation dentaire similaire, proche également de celle de Pirro Nord 13. Les populations du Sud-Est de la France (Balaruc I, Bois-de-Riquet et Vallonnet) montrent une conformation dentaire analogue, tendant à se rapprocher des populations espagnoles de la Cueva Victoria et de Xàbia II.

La principale variation de la conformation de la p3 des lapins du Pléistocène inférieur correspond à un approfondissement / rétrécissement du paraflexide et de l’antéroflexide associé à un élargissement / rétrécissement des antéroconides linguaux et vestibulaires (Figure 47). La population de Pirro Nord 13 possède un antéroflexide assez profond, un paraflexide très marqué, ainsi qu’un antéroconide lingual plutôt grand, arrondi et déjeté vers l’intérieur de la mandibule. Chez les populations du Sud-Est de la France, l’antéroflexide est très réduit et les antéroconides sont proportionnellement plus petits et rectangulaires. Les populations du Sud-Est de l’Espagne possèdent également un antéroflexide plus réduit, mais présentent un diamètre mésio-distal proportionnellement plus court que leurs homologues français, donnant ainsi à la surface occlusale un aspect quadratique plutôt que rectangulaire. Enfin,

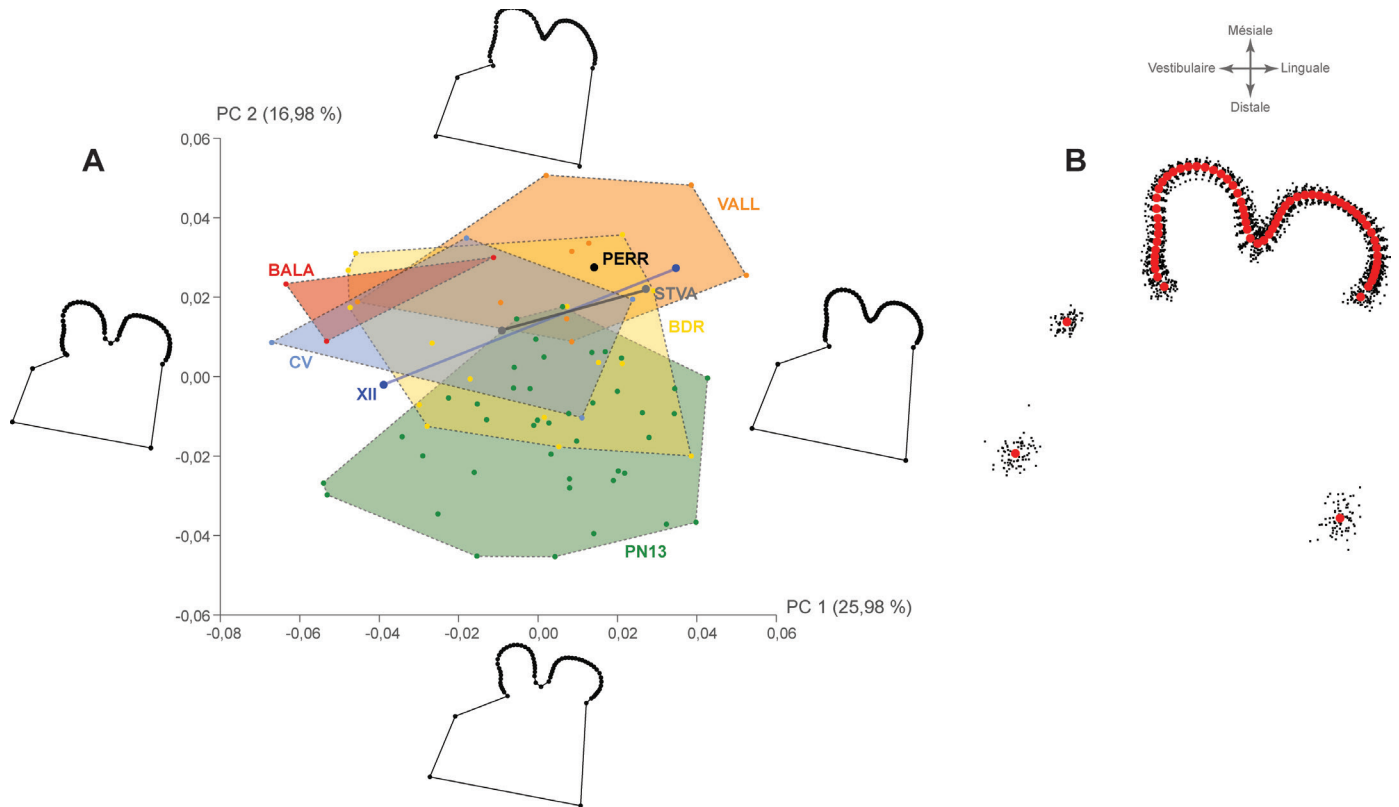
p-valeur	BALA	BDR	CV	PERR	PN13	STVA	VALL
<b>BDR</b>	0,12						
<b>CV</b>	0,37	0,70					
<b>PERR</b>	0,58	0,25	0,44				
<b>PN13</b>	0,58	<b>1,46E<sup>-03</sup></b>	0,12	0,13			
<b>STVA</b>	0,33	0,08	0,21	1	<b>0,02</b>		
<b>VALL</b>	0,33	0,58	0,70	0,35	0,14	0,13	
<b>XII</b>	0,33	0,08	0,21	0,70	<b>0,02</b>	0,44	0,13

**Tableau 11 :** Résultat du test de Wilcoxon. Comparaison de la taille centroïde de la p3 entre les différentes populations de lapins du Pléistocène inférieur. BALA : Balaruc I ; BDR : Bois-de-Riquet ; CV : Cueva Victoria ; PERR : Perrier ; PN13 : Pirro Nord 13 ; STVA : Saint-Vallier ; VALL : Vallonnet ; XII : Xàbia II. La différence est significative quand  $p < 0,05$  (en gras). Les p-valeurs ont été ajustées selon la méthode « Benjamini-Hochberg » (BH).



**Figure 46 :** Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale de la p3 entre les lapins du Pléistocène inférieur. Le nombre d’individus considérés est précisé entre parenthèses.





**Figure 47 :** Morphométrie géométrique 2D sur la p3 des lapins du Pléistocène inférieur. A : Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 (PC1) et 2 (PC2) aux valeurs extrêmes de chaque axe (PERR : Perrier ; STVA : Saint-Vallier ; XII : Xàbia II ; PN13 : Pirro Nord 13 ; VALL : Vallonnet ; BDR : Bois-de-Riquet ; CV : Cueva Victoria ; BALA : Balaruc I) ; B : superposition Procruste (points rouges = conformation moyenne obtenue à partir des *landmarks* et *semilandmarks*).

les *O. lacosti* présents à Perrier et Saint-Vallier possèdent une conformation proche de ce qui est observé à Pirro Nord 13 : soit un antéroflexide profond, un paraflexide marqué, ainsi que deux grands antéroconides de même taille, bien que l'antéroconide lingual possède une forme plus rectangulaire comme ce que l'on retrouve chez les spécimens du Sud-Est de la France. Malgré les grandes différences de taille observées précédemment dans les dimensions de la p3 (Figure 40), nous notons que la composante allométrique de la p3 est relativement faible (3,52 %, permutation  $p < 0,05$ ).

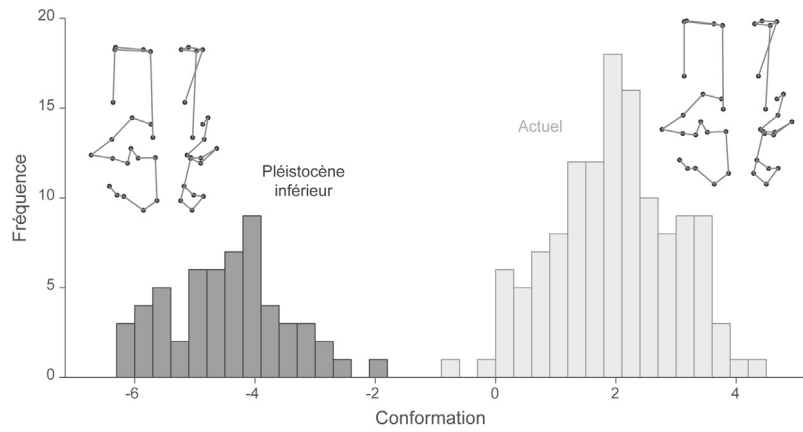
### c. Morphométrie géométrique 3D sur le calcanéus

À partir du calcanéus, nous avons procédé de la même manière que pour la p3 afin de comparer la morphologie des lapins du Pléistocène inférieur avec celle de populations actuelles. Une analyse canonique de variance a donc été réalisée à partir des populations actuelles de Las Lomas (N = 29), Santarem (N = 35), Navarre (N = 34), Tour du Valat (N = 18) et Les Six Chemins (N = 11), ainsi que celles du Pléistocène inférieur de Bois-de-Riquet (N = 7), Xàbia II (N = 11), Vallonnet (N = 6) et Pirro Nord 13 (N = 32).

Pour chaque calcanéus de ces neuf populations, le modèle discriminant (Figure 48) a trouvé une identification chronologique (*i.e.*, Pléistocène inférieur *versus* Actuel) correcte pour près de 99 % des classifications après la validation croisée (Tableau 12). Cela montre la grande précision de ce modèle qui pourrait distinguer aisément un calcanéus isolé dans un gisement du Pléistocène inférieur. Dans les changements de conformation (Figure 48), cela s'exprime principalement par une conformation générale davantage effilée chez les lapins du Pléistocène inférieur, ainsi que par une facette ectale globalement plus robuste que chez les populations actuelles.

Nous avons alors effectué une analyse canonique de variance sur ces neuf populations afin d'appréhender l'origine de la variation (*i.e.*, taxinomique ou géographique). Le modèle discriminant indique que plus de 75 % des calcanéus ont été correctement classés après validation croisée, pour chaque site (Tableau 12). En outre, le modèle discriminant indique un signal taxinomique clair séparant les populations en deux groupes (Figure 49) : 1) les cinq populations actuelles, appartenant à l'espèce *O. cuniculus* (Callou, 2003) et 2) les populations du Pléistocène inférieur, rapportées à

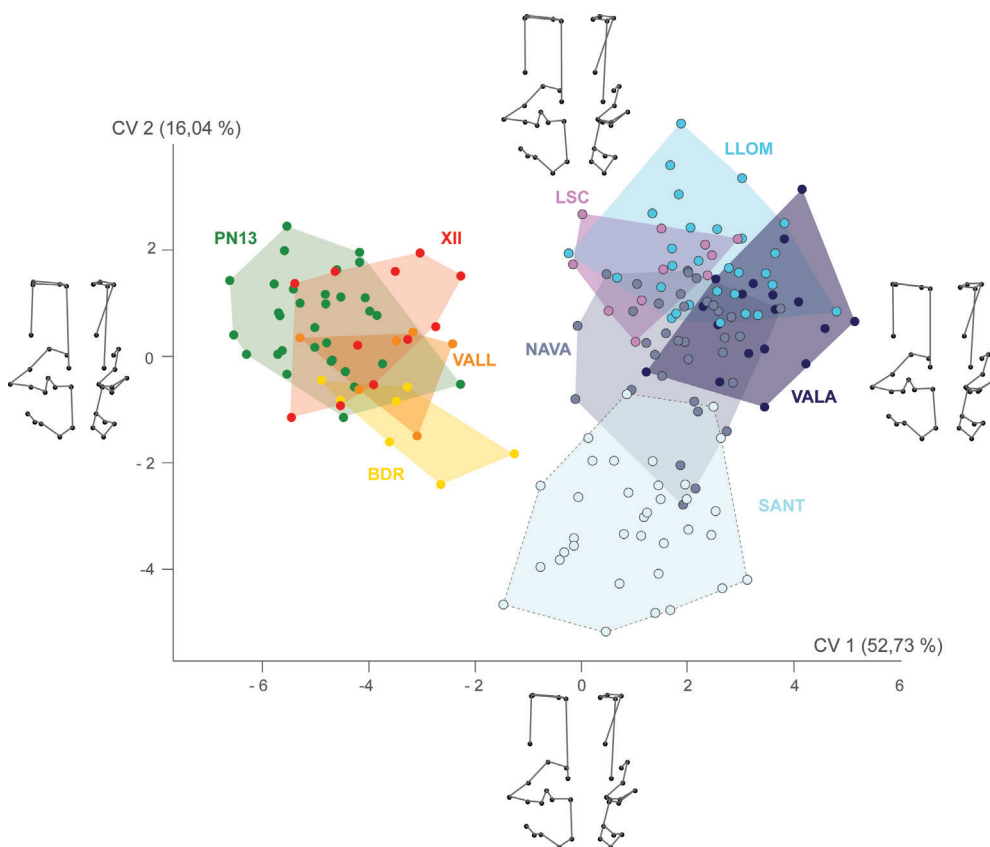




**Figure 48 :** Histogrammes montrant la distribution des fréquences de conformation et visualisation des différences de conformation entre les calcanésus des lapins du Pléistocène inférieur et des populations actuelles. En abscisse, la variable de conformation correspond au premier axe de l'analyse canonique de variance entre les groupes.

	d.f	Pillai	Approx F	num d.f.	den d.f.	p-valeur	CCV
<b>Actuel / PLI</b>	1	0,904	19,093	60	122	< 2,2E-16	98,91
<b>Site</b>	8	5,050	3,482	480	976	< 2,2E-16	75,96

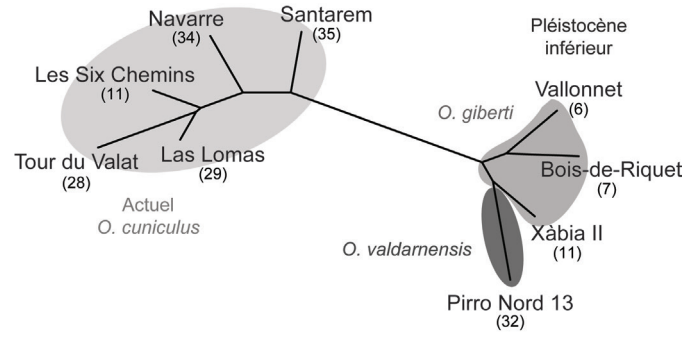
**Tableau 12 :** Résultats de l'analyse de variance multivariée (MANOVA) des différences entre le calcanésus des individus actuels et du Pléistocène inférieur (PLI) et le pourcentage de classification correcte après validation croisée (CCV).



**Figure 49 :** Analyse canonique de variance comparant les conformations des calcanésus des lapins de chaque population, avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 (CV1) et 2 (CV2) aux valeurs extrêmes de chaque axe. PN13 : Pirro Nord 13 ; VALL : Vallonnet ; BDR : Bois-de-Riquet ; XII : Xàbia II ; SANT : Santarem ; LLOM : Las Lomas ; NAVA : Navarre ; VALA : Tour du Valat ; LSC : Les Six Chemins.

*O. giberti* pour Bois-de-Riquet, Vallonnet et Xàbia II (e.g., De Marfà, 2008 ; Pelletier *et al.*, 2015a) et *O. valdarnensis* pour Pirro Nord (Angelone et Rook, 2012). Néanmoins, la population de Santarem marque une conformation générale légèrement plus robuste, notamment avec des segments postérieur (i.e., tubérosité calcanéenne) et antérieur (i.e., corps du calcanéus) comparativement plus courts et épais, ce qui tend à la faire sortir de la variabilité des autres populations actuelles étudiées. Comme pour la p3, la conformation du calcanéus converge au sein de populations fossiles étudiées, tout comme chez les populations actuelles (Figure 50). Cette analyse nous révèle que la variation de la conformation est induite en grande partie par la taxinomie.

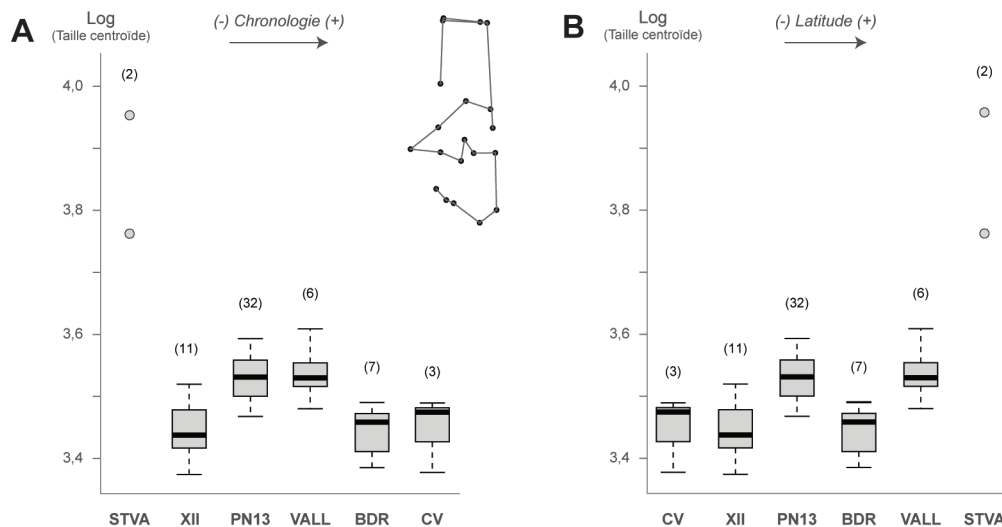
Nous avons par la suite étudié distinctement 61 calcanéus provenant de six localités du Pléistocène inférieur (Tableau 10). Les analyses menées montrent des différences significatives entre plusieurs populations dans la taille centroïde (Figure 51 ; Kruskal Wallis avec  $p < 0,05$ ), coïncidant parfaitement avec ce que nous avons vu précédemment dans les variations de la taille corporelle des individus (Figure 41), c'est-à-dire que la taille tend à diminuer au cours du temps, bien qu'une latitude élevée puisse également influencer. Notons que la population de Pirro Nord 13, et celle du Vallonnet dans une moindre mesure, se distinguent significativement des autres populations (Tableau 13).



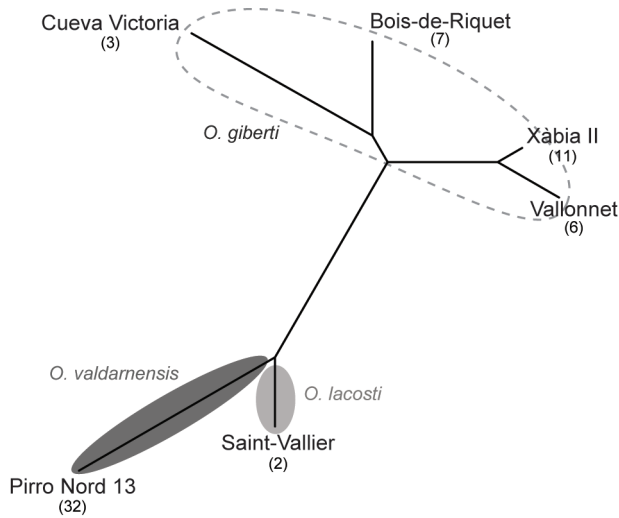
**Figure 50** : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale du calcanéus entre les lapins du Pléistocène inférieur et actuels. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.

p-valeur	BDR	CV	PN13	STVA	VALL
<b>CV</b>	1				
<b>PN13</b>	<b>1,77E-4</b>	<b>0,03</b>			
<b>STVA</b>	0,09	0,27	0,01		
<b>VALL</b>	0,01	0,09	0,99	0,11	
<b>XII</b>	0,99	1	<b>6,41E-5</b>	0,05	<b>5,66E-3</b>

**Tableau 13** : Résultat du test de Wilcoxon. Comparaison de la taille centroïde du calcanéus entre les différentes populations de lapins du Pléistocène inférieur. BDR : Bois-de-Riquet ; CV : Cueva Victoria ; PN13 : Pirro Nord 13 ; STVA : Saint-Vallier ; VALL : Vallonnet ; XII : Xàbia II. La différence est significative quand  $p < 0,05$  (en gras). Les p-valeurs ont été ajustées selon la méthode « Benjamini-Hochberg » (BH).



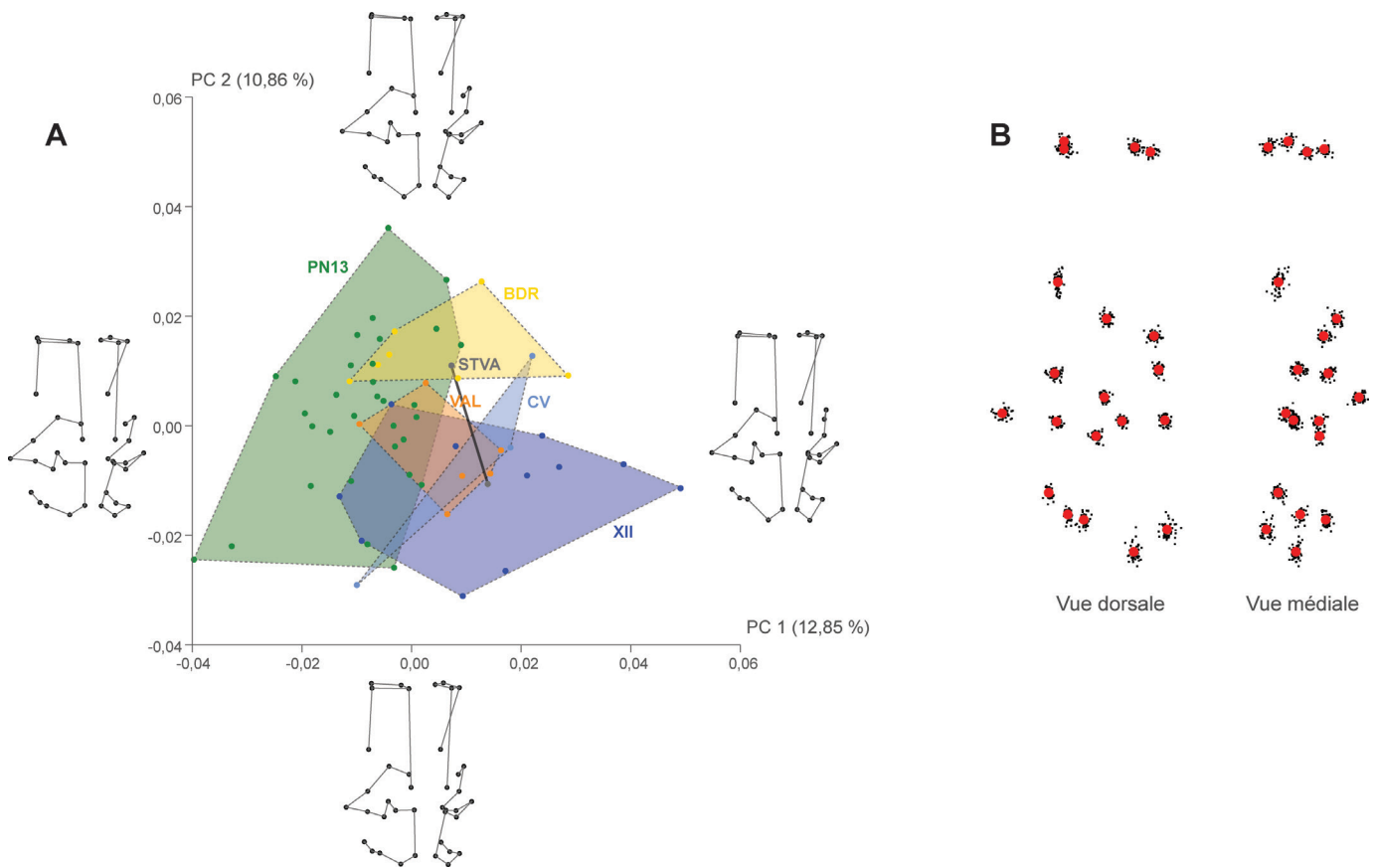
**Figure 51** : Représentation de la taille centroïde (Log) du calcanéus des lapins du Pléistocène inférieur. A : Représentation en fonction de la chronologie. B : Représentation en fonction de la latitude. STVA : Saint-Vallier ; XII : Xàbia II ; PN13 : Pirro Nord 13 ; VALL : Vallonnet ; BDR : Bois-de-Riquet ; CV : Cueva Victoria. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.



**Figure 52 :** Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale du calcanéus entre les lapins du Pléistocène inférieur. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.

Dans la conformation du calcanéus, notre analyse montre clairement un regroupement entre les populations du Sud-Est de la France et du Sud-Est de l'Espagne d'une part (*O. giberti*), et les individus de Saint-Vallier (*O. lacosti*) et de Pirro Nord 13 (*O. valdamensis*) d'autre part (Figure 52 ; MANOVA avec  $p < 0,05$ ). Cette organisation de la variation phénotypique du calcanéus se rapproche en partie à ce que nous avons vu précédemment sur la p3.

À Pirro Nord 13 et à Saint-Vallier, les calcanéus montrent une conformation globalement plus robuste (*i.e.*, largeur plus importante et réduction de la longueur) alors qu'ils ont tendance à être plus graciles en Espagne. Les individus du Sud de la France ont tendance à être plus graciles que ceux de Pirro Nord 13, mais ils possèdent un segment postérieur (*i.e.*, tubérosité calcanéenne) proportionnellement plus court (Figure 53). Nos résultats indiquent globalement une faible influence de la taille sur la forme du calcanéus (2,19 %, permutation  $p < 0,05$ ).



**Figure 53 :** Morphométrie géométrique 3D sur le calcanéus des lapins du Pléistocène inférieur. A : Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation (vues dorsale et médiale) le long des axes 1 (PC1) et 2 (PC2) aux valeurs extrêmes de chaque axe (STVA : Saint-Vallier ; XII : Xàbia II ; PN13 : Pirro Nord 13 ; VALL : Vallonnet ; BDR : Bois-de-Riquet ; CV : Cueva Victoria) ; B : superposition Procruste (points rouges = conformation moyenne obtenue à partir des *landmarks*).

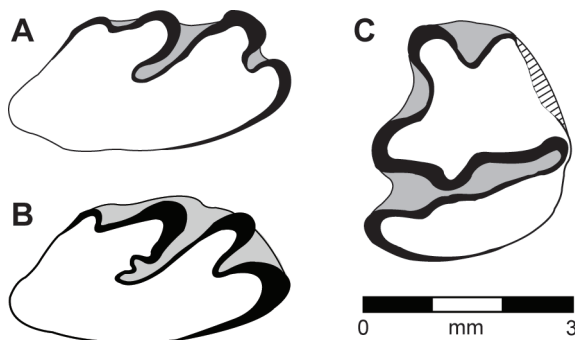
## 2. Le genre *Lepus*

Les restes fossiles de *Lepus* dans les gisements du Pléistocène inférieur sont plutôt rares et leurs critères morphologiques spécifiques sont actuellement inconnus (cf. Chapitre 1). Néanmoins, ils restent aisément identifiables, notamment à partir du critère de taille des différents éléments squelettiques. Il est en effet régulièrement admis que ce seul critère est suffisamment discriminant pour distinguer les genres *Lepus* et *Oryctolagus* (e.g., Donard 1982 ; Pelletier *et al.* 2015a). Au cours de notre étude, de nouveaux restes attribuables au genre *Lepus* ont été découverts provenant de sites datés de la seconde moitié du Pléistocène inférieur, confirmant ainsi leur présence en Europe occidentale à cette période. Le matériel, disponible en très petite quantité pour le Pléistocène inférieur, fait ici l'objet d'un travail plus descriptif de la morphologie en plus des analyses métriques, afin de parer au manque de données quantitatives.

### a. Le matériel du Bois-de-Riquet

Au Bois-de-Riquet, une incisive supérieure, deux P2, une p3 juvénile, une scapula, une extrémité distale d'humérus, deux calcanéus juvéniles et trois talus peuvent incontestablement être attribués à *Lepus* sp. Pour plus d'information concernant cette collection, nous renvoyons le lecteur à la publication Pelletier *et al.*, (2015a), disponible en Annexe 4.

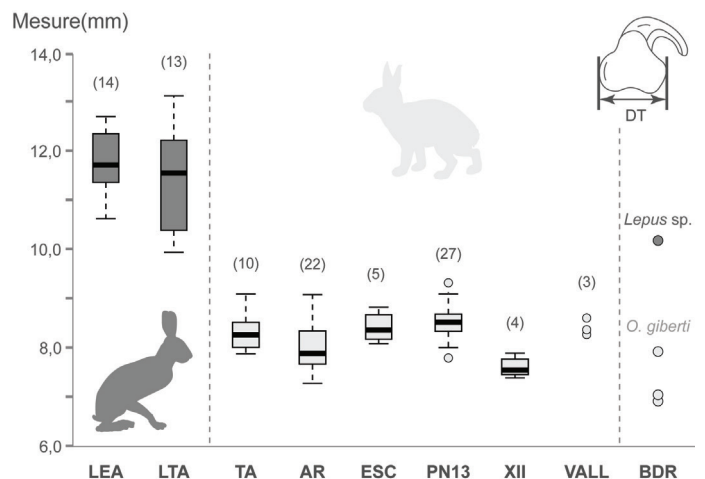
Bien que l'incisive supérieure ait un lobe mésial arrondi, trait plutôt caractéristique des *Oryctolagus*, sa taille (2 mm de long pour 3,1 mm de large) la classe parmi les lièvres (voir Donard, 1982). Les P2 sont ellipsoïdales et possèdent trois inflexions sur le bord mésial (Figure 54A-B). La surface du lagicone est semblable à l'hypercone mésial, et



**Figure 54** : Dents des lièvres (*Lepus* sp.) du Bois-de-Riquet. A-B : P2 droites ; C : p3 gauche juvénile.

le paraflexus pénètre plus profondément que le mésoflexus et l'hypoflexus faiblement développés. Ces traits morphologiques sont partagés avec les spécimens de la Sima del Elefante (De Marfà, 2009) et contrastent radicalement avec les différentes formes de lapins (*O. lacosti*, *O. valdarnensis* et *O. giberti*) du Pléistocène inférieur (Pelletier *et al.* 2015a). La p3 retrouvée au Bois-de-Riquet provient d'un individu juvénile. Les antéroconides sont bien développés mais asymétriques, caractérisés par un antéroconide vestibulaire plutôt allongé (Figure 54C). Le protoflexide forme un angle aigu tandis que le paraflexide est absent.

Le fragment scapulaire présente des différences significatives en termes de taille et de morphologie par rapport aux *Oryctolagus* du même gisement. En vue ventrale, la cavité glénoïde, le tubercule supraglénoïdal et le processus coracoïde de la surface articulaire se réunissent en une surface non-articulaire relativement plane, trait caractéristique des lièvres (Callou, 1997). De plus, le diamètre de la cavité glénoïde (10,17 mm) se situe dans la variabilité des lièvres pléistocènes et actuels et se distingue nettement des scapulas d'*Oryctolagus* (Figure 55).



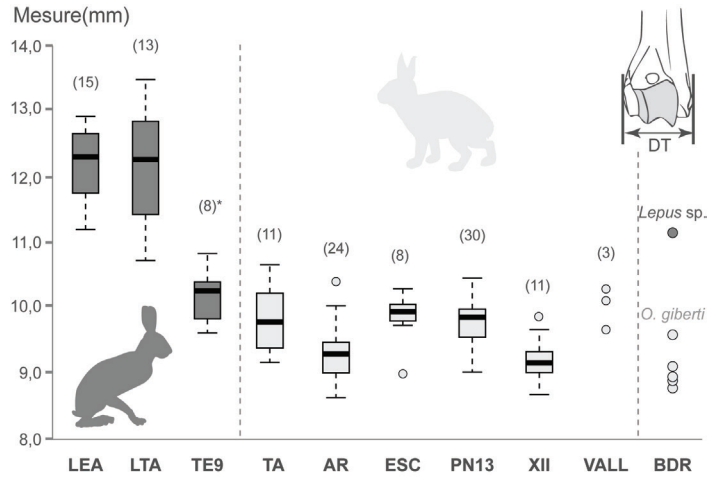
**Figure 55** : Représentation du diamètre transversal (DT) de la cavité glénoïde de la scapula chez les léporidés du Bois-de-Riquet, en comparaison avec des populations du genre *Oryctolagus* (gris clair) et *Lepus* (gris foncé). LEA : Lièvres d'Europe (*L. europaeus*) actuels ; LTA : Lièvres variables (*L. timidus*) actuels ; TA : Terra Amata ; AR : Caune de l'Arago ; ESC : L'Escale ; PN13 : Pirro Nord 13 ; XII : Xàbia II ; VALL : Vallonnet ; BDR : Bois-de-Riquet. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.

L'humérus a une trochlée épaisse et un épicondyle médial relativement émoussé, ce qui fait penser à la morphologie classique retrouvée chez les lièvres (Callou, 1997). Ses dimensions sortent de la variabilité des lapins du Bois-de-Riquet et des *Oryctolagus* en général, et sont nettement plus proches des dimensions des lièvres espagnols de la même période à la Sima del Elefante ; elles sont plus petites que celles des représentants actuels (Figure 56).

Deux des plus grands calcanéus du gisement du Bois-de-Riquet (Longueur = 23,06 mm pour le seul spécimen complet) présentent des caractères immatures (os poreux et extrémités non fusionnées). La comparaison avec des calcanéus d'*Oryctolagus* du même site au même stade de maturation indique une attribution de ces calcanéus à un *Lepus* juvénile. En vue proximale, les talus ont une trochlée relativement carrée, caractéristique retrouvée classiquement chez les lièvres (Callou, 1997). Les dimensions de la trochlée (i.e., diamètre transversal = 6,16 ; 6,45 et 6,64 mm) sont également plus proches de celles de *Lepus* sur la base des mesures disponibles dans Donard (1982).

**b. Le matériel de Pirro Nord 13**

Le gisement de Pirro Nord 13 dans la région des Pouilles en Italie ne contient pas uniquement du lapin. Au sein de la collection, nous avons retrouvé un os coxal dont les dimensions (DAP et DT) l'excluent de la variabilité des lapins et permettent de l'attribuer au lièvre (Figure 57). En termes de

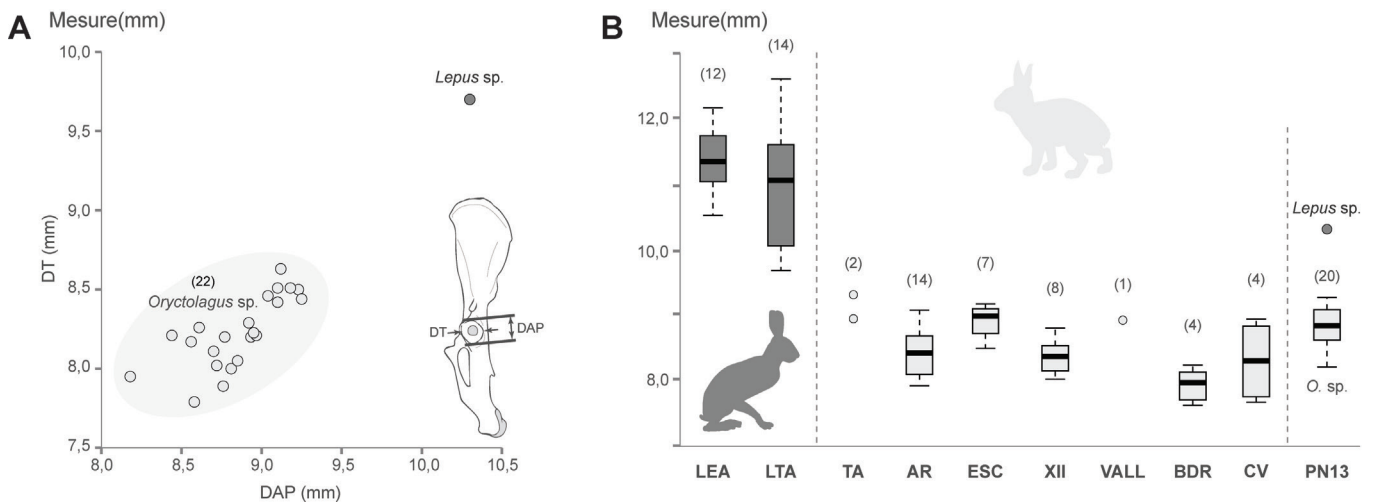


**Figure 56 :** Représentation du diamètre transversal (DT) distal d'humérus chez les léporidés du Bois-de-Riquet, en comparaison avec des populations du genre *Oryctolagus* (gris clair) et *Lepus* (gris foncé). LEA : Lièvres d'Europe (*L. europaeus*) actuels ; LTA : Lièvres variables (*L. timidus*) actuels ; TE9 : Sima del Elefante (\*données d'après De Marfà, 2009) ; TA : Terra Amata ; AR : Caune de l'Arago ; ESC : L'Escale ; PN13 : Pirro Nord 13 ; XII : Xàbia II ; VALL : Vallonnet ; BDR : Bois-de-Riquet. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.

morphologie, l'échancrure acétabulaire est ouverte, ce qui correspond typiquement à la morphologie des lièvres (Callou, 1997).

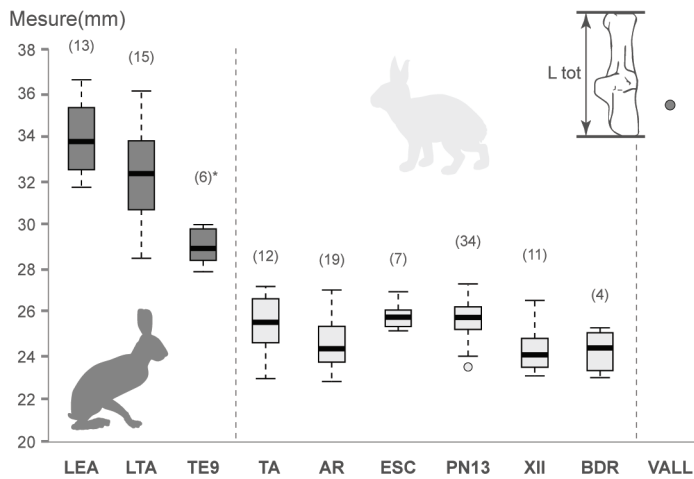
**c. Le matériel de la grotte du Vallonnet**

Au Vallonnet, seul un calcanéus de grande taille entrant dans la variabilité des lièvres a pu être identifié (Figure 58). Ses dimensions sont nettement supérieures à celles des lièvres retrouvés à la Sima del Elefante. Nous n'avons néanmoins identifié aucun trait caractéristique permettant d'identifier taxinomiquement cet individu.



**Figure 57 :** Représentation des dimensions de l'acétabulum de l'os coxal chez les léporidés de Pirro Nord 13, en comparaison avec des populations du genre *Oryctolagus* (gris clair) et *Lepus* (gris foncé). A : Relation biométrique entre le diamètre antéro-postérieur (DAP) et le diamètre transversal (DT) de l'acétabulum ; B : Représentation du diamètre antéro-postérieur (DAP) de l'acétabulum ; LEA : Lièvres d'Europe (*L. europaeus*) actuels ; LTA : Lièvres variables (*L. timidus*) actuels ; TA : Terra Amata ; AR : Caune de l'Arago ; ESC : L'Escale ; XII : Xàbia II ; VALL : Vallonnet ; BDR : Bois-de-Riquet ; CV : Cueva Victoria ; PN13 : Pirro Nord 13. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.





**Figure 58** : Représentation de la longueur totale (Ltot) du calcanéus de lièvre du Vallonnet, en comparaison avec des populations du genre *Oryctolagus* (gris clair) et *Lepus* (gris foncé). LEA : Lièvres d'Europe (*L. europaeus*) actuels ; LTA : Lièvres variables (*L. timidus*) actuels ; TE9 : Sima del Elefante (\*données d'après De Marfà, 2009) ; TA : Terra Amata ; AR : Caune de l'Arago ; ESC : L'Escale ; PN13 : Pirro Nord 13 ; XII : Xàbia II ; BDR : Bois-de-Riquet ; VALL : Vallonnet. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.

## II. Les léporidés du Pléistocène moyen

### 1. Le genre *Oryctolagus* de la première moitié du Pléistocène moyen (stades isotopique 16 à 12)

#### a. Ostéométrie

Excepté la présence singulière d'un lapin italien appelé spécifiquement *O. burgi* sur le site de Valdemino en Italie (Nocchi et Sala, 1997a), le Pléistocène moyen n'abrite plus qu'une seule espèce en Europe occidentale, le lapin de Garenne, *O. cuniculus*. Bien que les données soient relativement dispersées dans le temps et l'espace, quelques tendances s'observent dans la variation de la taille de certains ossements. La différence de taille entre les individus de Benisants (Sud-Est de l'Espagne) et de la grotte de l'Escale (Sud-Est de la France) indique que les populations aux plus hautes latitudes possèdent les plus grandes dimensions corporelles (Figure 59). Les lapins de Valdemino sont de taille proche à ceux de la grotte de l'Escale, deux gisements proches géographiquement. Entre les niveaux du stade isotopique 14 et du stade isotopique 12 de la grotte de la Caune de l'Arago, les lapins ne varient pas significativement de taille (Tableau 14).

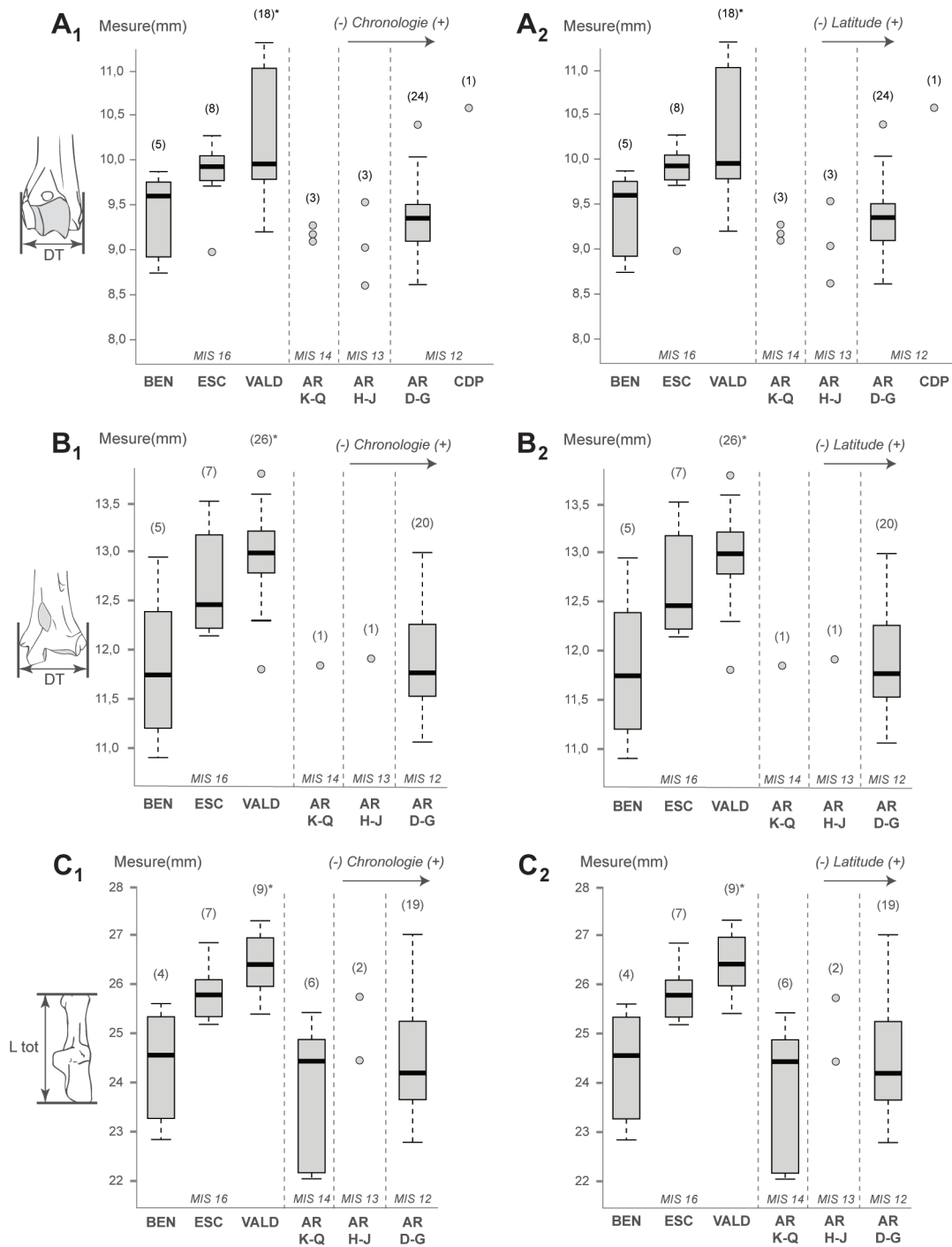
#### b. Morphométrie géométrique 2D sur la p3

En premier lieu, nous avons comparé la morphologie des lapins du Pléistocène moyen avec celle de populations actuelles. Selon le même protocole que pour le Pléistocène inférieur, une analyse canonique de variance a été réalisée à partir des populations actuelles de Las Lomas, Santarem, Navarre et Tour du Valat, ainsi que celles de 21 séries datées du Pléistocène moyen (Tableau 15).

Pour chaque p3 appartenant à ces 25 populations, le modèle discriminant (Figure 60) a trouvé une identification chronologique (*i.e.*, Pléistocène moyen *versus* Actuel) correcte pour 91 % des classifications après la validation croisée (Tableau 16). Ce modèle permet donc de distinguer avec une bonne précision une p3 d'un lapin du Pléistocène moyen de celle d'un individu actuel. Suivant la visualisation des conformations des deux groupes (Figure 60), la principale différence se situe au niveau du paraflexide, bien marqué chez les populations fossiles et absent chez les populations actuelles.

Dès lors, nous avons effectué une analyse canonique de variance sur ces 25 populations afin d'appréhender l'origine de la variation (*i.e.*, géographique, chronologique ou taxinomique). Après validation croisée, le modèle discriminant révèle que seulement 32 % des p3 ont été correctement classées pour chaque site et 48 % l'ont été au sein de chaque stade isotopique (Tableau 16). Toutefois, il est possible de distinguer les populations selon trois principaux groupes (Figure 61) : 1) les quatre populations actuelles, 2) les populations de la première moitié du Pléistocène moyen (*i.e.*, stades isotopiques 16 à 12 ; Benisants, Escale, Caune de l'Arago et Camp de Peyre) et 3) les populations de la seconde moitié du Pléistocène moyen (*i.e.*, stades isotopiques 11 à 6 ; Sant Llorenç, Galeria Pesada, Terra Amata, Lunel-Viel I, Les Rameaux, Orgnac III, Vaufray, Baume Bonne, Lazaret, les Cèdres, Coudoulous I, Pech-de-l'Azé II, Combe-Grenal et Gavaudun). Chez les populations actuelles, la p3 est marquée par la symétrie des deux antéroconides et surtout par l'absence de paraflexide. Ce dernier caractère est très exprimé sur l'ensemble des p3 de lapins datés du Pléistocène moyen. En outre, les populations du début de cette période présentent des antéroconides de taille plus réduite et de forme plus allongée que ce que l'on retrouve chez les individus des stades isotopique 11 à 6. Cette analyse nous indique donc les particularités morphologiques se répartissant préférentiellement en trois groupes





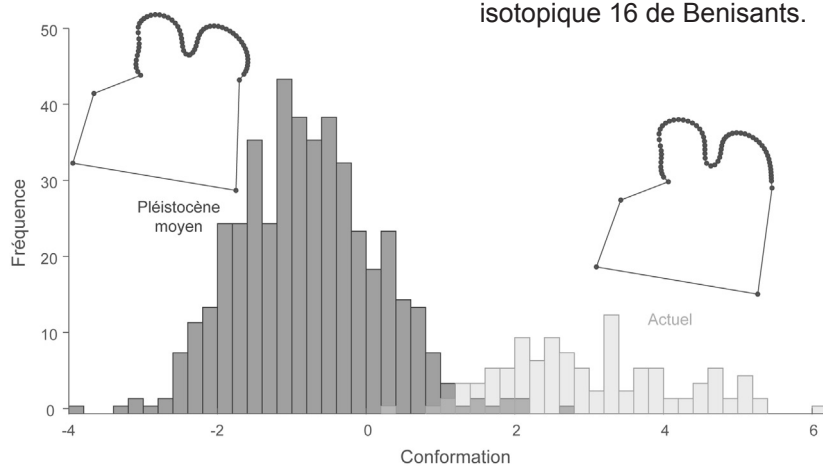
**Figure 59 :** Représentation de la taille des ossements des lapins aux stades isotopiques (MIS) 16 à 12. 1 : Représentation en fonction de la chronologie ; 2 : Représentation en fonction de la latitude ; A : Humérus, diamètre transversal distal ; B : Tibia, diamètre transversal distal ; C : Calcaneus, longueur totale. BEN : Benisants ; ESC : L'Escale ; VALD : Valdemino (\*données d'après Nocchi et Sala, 1997a) ; AR K-Q : Caune de l'Arago (couches K à Q) ; AR H-J : Caune de l'Arago (couches H à J) ; AR D-G : Caune de l'Arago (couches D à G) ; CDP : Camp de Peyre. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.

	p-valeur	AR K-Q	AR H-J
Humérus	AR H-J	0,70	
	AR D-G	0,70	0,70
Tibia	AR H-J	1	
	AR D-G	1	1
Calcaneus	AR H-J	0,60	
	AR D-G	0,71	0,60

**Tableau 14 :** Résultat du test de Wilcoxon. Comparaison de la taille des ossements de lapins (diamètre transversal distale de l'humérus, diamètre transversal distale de Tibia, longueur totale du calcaneus) entre les différents ensembles de la Caune de l'Arago. AR K-Q : Couches K à Q ; AR H-J : Couches H à J ; AR D-G : Couches D à G. La différence est significative quand  $p < 0,05$ . Les p-valeurs ont été ajustées selon la méthode « Benjamini-Hochberg » (BH).

Période	Site	N
Actuel	Las Lomas (LLOM)	36
	Santarem (SANT)	33
	Navarre (NAVA)	30
	Tour du Valat (VALA)	21
MIS 16	Benisants (BEN)	5
	Escale (ESC)	8
MIS 14	Caune de l'Aargo, couches K-Q (AR K-Q)	17
MIS 13	Caune de l'Aargo, couches H-J (AR H-J)	14
MIS 12	Caune de l'Aargo, couches D-G (AR D-G)	68
	Camp de Peyre (CDP)	12
MIS 11	Bassa de Sant Llorenç (BSLL)	10
	Galeria Pesada, couche J (GP-J)	16
MIS 10	Terra Amata (TA)	20
MIS 9	Lunel-Viel I (LVI)	52
	Igue des Rameaux, station aval (RX-AV)	26
	Igue des Rameaux, station amont (RX-AM)	21
	Orgnac III (ORG3)	53
MIS 7	Vaufrey (VAUF)	14
	Baume Bonne (BB)	17
MIS 6	Lazaret, UA25 (LAZ-25)	19
	Grotte des Cèdres (GDC)	8
	Coudoulous I (COUDI)	31
	Pech-de-l'Azé II (PAZII)	7
	Combe-Grenal (CG)	8
	Gavaudun (GAV)	25
<b>TOTAL</b>		<b>571</b>

**Tableau 15** : Détail des effectifs (*O. cuniculus*) des populations actuelles et rapportées au Pléistocène moyen, utilisés pour les études en morphométrie géométrique 2D sur la p3.



**Figure 60** : Histogrammes montrant la distribution des fréquences de conformation et visualisation des différences de conformation entre les p3 des lapins du Pléistocène moyen et des populations actuelles. En abscisse, la variable de conformation correspond au premier axe de l'analyse canonique de variance entre les groupes.

	d.f	Pillai	Approx F	num d.f.	den d.f.	p-valeur	CCV
<b>Actuel / PLM</b>	1	0,705	8,094	132	447	< 2,2E-16	91,03
<b>MIS</b>	9	3,454	2,109	1188	4023	< 2,2E-16	48,28
<b>Site</b>	25	8,236	1,664	3300	11175	< 2,2E-16	32,24

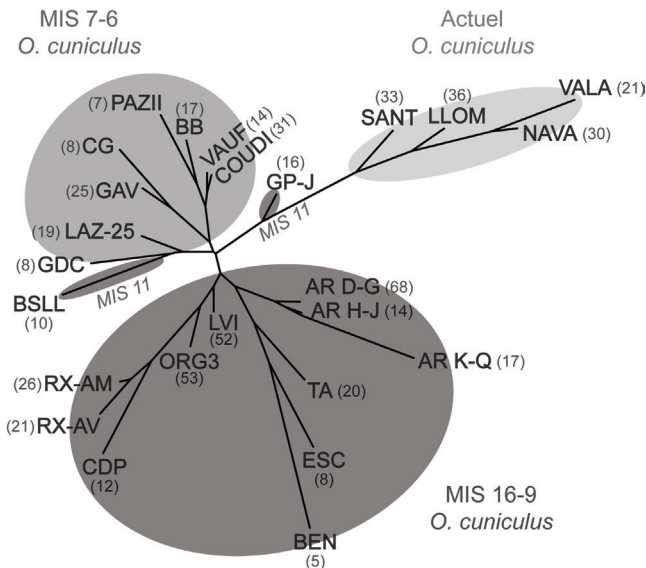
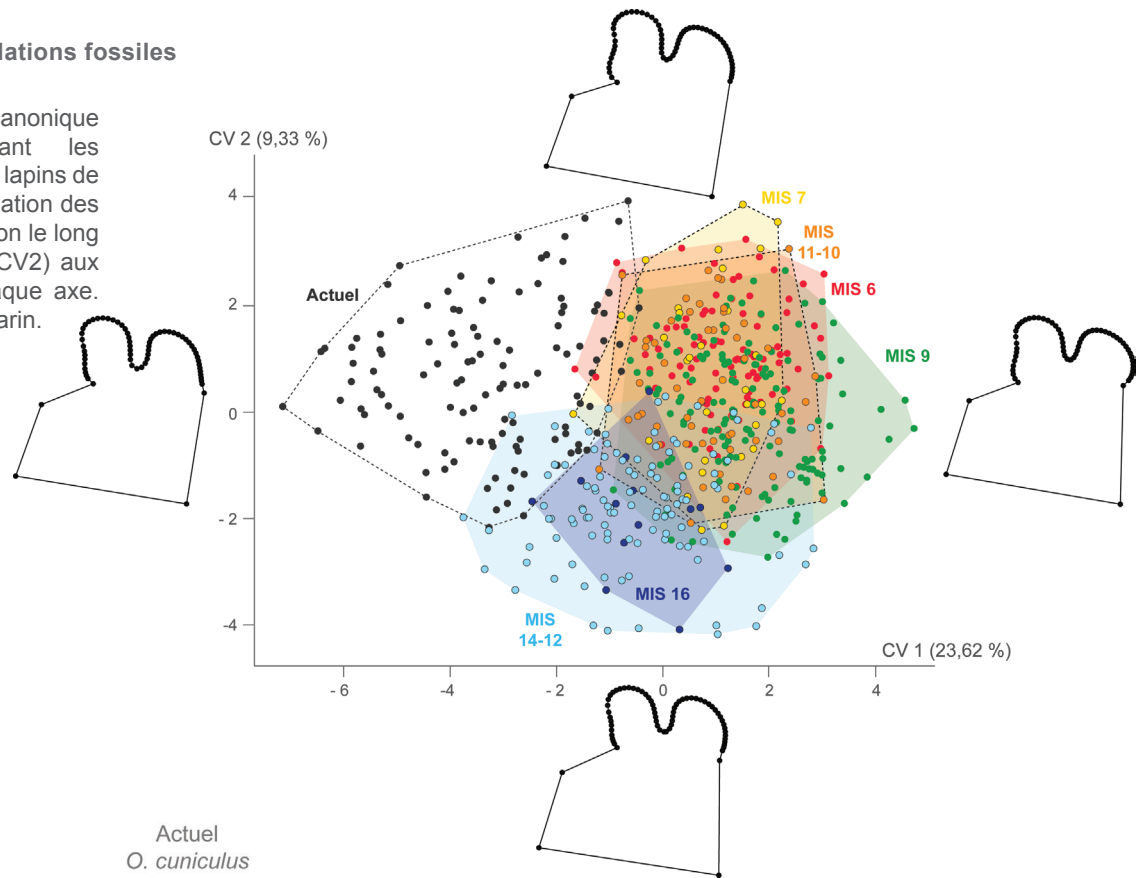
**Tableau 16** : Résultats de l'analyse de variance multivariée (MANOVA) des différences entre la p3 des individus actuels et du Pléistocène moyen (PLM) et le pourcentage de classification correcte après validation croisée (CCV). MIS : Stade Isotopique Marin.

et reflétant très certainement une variation de la conformation au cours du temps. La structuration de la variation nous montre que les populations des stades isotopiques 16 à 9 présentent globalement une conformation proche, puis elle paraît différente à partir du stade isotopique 7 (Figure 62).

Afin de mieux cerner les liens qui unissent les différentes populations du Pléistocène moyen, nous avons procédé à un découpage chronologique plus fin de cette période. Dans un premier temps nous avons analysé 124 p3 provenant de quatre gisements, regroupant six collections datées entre les stades isotopiques 16 et 12 (Tableau 17). Il existe des différences significatives dans la taille centroïde de ces populations (Figure 63 ; Kruskal Wallis avec  $p = 4,53E^{-04}$ ). Comme cela a été observé à partir des mesures du squelette postcrânien, les dimensions des lapins de Benisants sont nettement plus réduites par rapport à celles des lapins de la grotte de l'Escale, alors que Camp de Peyre, population plus récente et située à une latitude plus élevée, possède des dimensions intermédiaires.

La conformation de la p3 indique une proximité entre les différents ensembles de la Caune de l'Arago, mais aussi avec la population de la grotte de l'Escale (Figure 64 ; MANOVA avec  $p < 0,05$ ). Néanmoins, notre analyse montre que les individus du stade isotopique 12 de Camp de Peyre sont plus proches morphologiquement des individus du stade isotopique 16 de Benisants.

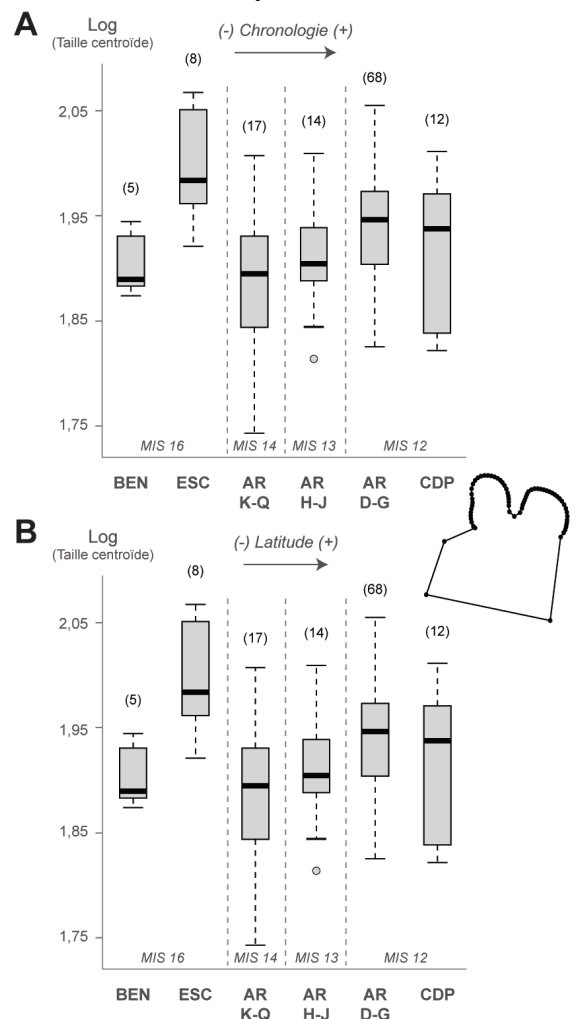
**Figure 61 :** Analyse canonique de variance comparant les conformations des p3 des lapins de chaque site, avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 (CV1) et 2 (CV2) aux valeurs extrêmes de chaque axe. MIS : Stade Isotopique Marin.



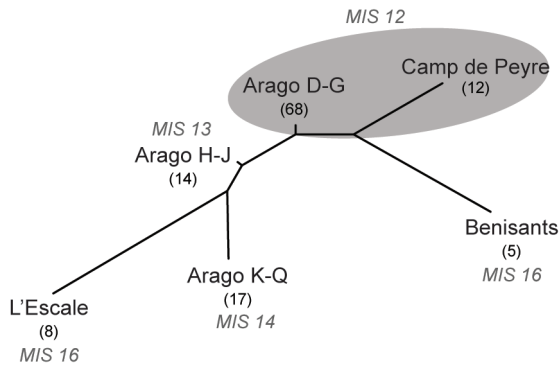
**Figure 62 :** Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale de la p3 entre les lapins du Pléistocène moyen et actuels. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses. Se reporter au tableau 15 pour un détail des abréviations utilisées.

		p3	Calcanéus
MIS 16	Benisants	5	1
	Escale	8	8
MIS 14	Arago K-Q	17	5
MIS 13	Arago H-J	14	2
MIS 12	Arago D-G	68	31
	Camp de Peyre	12	1

**Tableau 17 :** Détail des effectifs (*O. cuniculus*) rapportés aux stades isotopiques 16 à 12, utilisés pour les études en morphométrie géométrique 2D et 3D.



**Figure 63 :** Représentation de la taille centroïde (Log) de la p3 des lapins aux stades isotopiques (MIS) 16 à 12. A : Représentation en fonction de la chronologie. B : Représentation en fonction de la latitude. BEN : Benisants ; ESC : L'Escale ; AR K-Q : Arago (couches K à Q) ; AR H-J : Arago (couches H à J) ; AR D-G : Arago (couches D à G) ; CDP : Camp de Peyre. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.



**Figure 64 :** Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale de la p3 entre les lapins des stades isotopiques (MIS) 16 à 12. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.

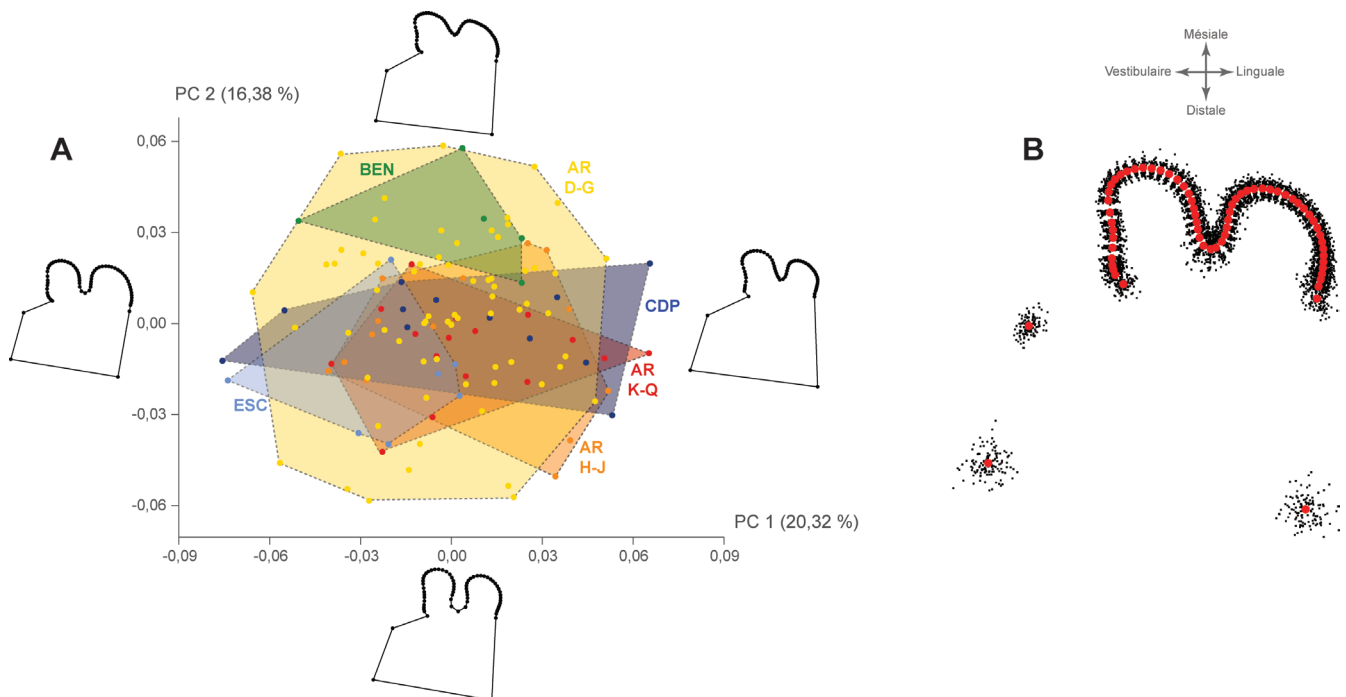
Les p3 de la grotte de l'Escale sont davantage marquées par un antéroflexide profond associé à des antéroconides linguaux et vestibulaires grands et de taille et de forme similaires (Figure 65). Le paraflexide est marqué et la surface occlusale apparaît carrée due aux proportions mésio-distales plus réduites. La population de Benisants possède un antéroflexide peu profond, couplé à un antéroconide lingual plus réduit et de forme rectangulaire. À l'Arago, la variabilité des formes retrouvées est relativement grande, peut être en lien avec un effectif nettement plus conséquent. Dans l'ensemble, il s'agit de dents à la surface occlusale plutôt rectangulaire, due à un

allongement mésio-distal, et ayant un antéroflexide profond. Dans ce gisement, les p3 présentent un paraflexide davantage marqué chez les populations du stade isotopique 14 que dans les niveaux plus récents. Ici encore, l'allométrie est très faible (0,90 %, permutation  $p < 0,05$ ).

### c. Morphométrie géométrique 3D sur le calcanéus

La première étape a concerné la comparaison morphologique du calcanéus entre les lapins du Pléistocène moyen et actuels. Une analyse canonique de variance a donc été réalisée à partir des populations actuelles de Las Lomas, Santarem, Navarre, Tour du Valat et Les Six Chemins, ainsi que de 19 séries fossiles du Pléistocène moyen (Tableau 18).

Le modèle discriminant (Figure 66) a correctement attribué chronologiquement (*i.e.*, Pléistocène moyen *versus* Actuel) plus de 97 % des calcanéus des 24 populations après la validation croisée (Tableau 19). Cela montre la bonne distinction entre les calcanéus du Pléistocène moyen et ceux des représentants actuels. La conformation révèle un corps du calcanéus et une facette ectale plus robuste chez les individus fossiles que ce que l'on retrouve actuellement chez les lapins (Figure 66).

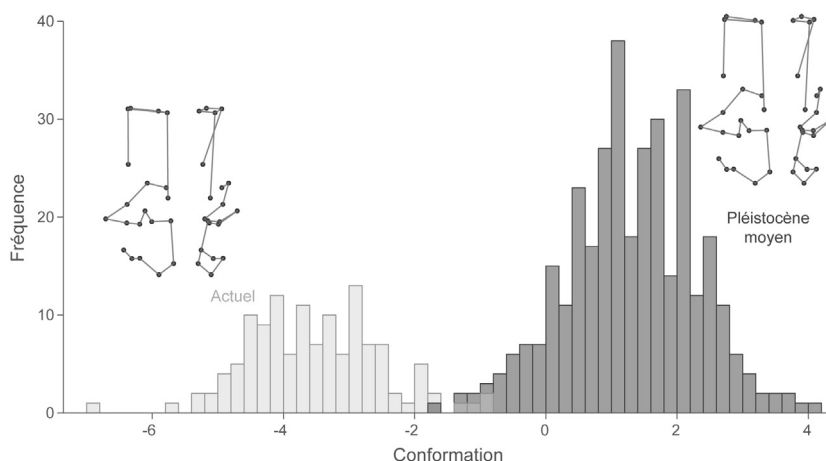


**Figure 65 :** Morphométrie géométrique 2D sur la p3 des lapins aux stades isotopiques (MIS) 16 à 12. A : Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 (PC1) et 2 (PC2) aux valeurs extrêmes de chaque axe (BEN : Benisants ; ESC : L'Escale ; AR K-Q : Caune de l'Arago (couches K à Q) ; AR H-J : Caune de l'Arago (couches H à J) ; AR D-G : Caune de l'Arago (couches D à G) ; CDP : Camp de Peyre) ; B : superposition Procruste (points rouges = conformation moyenne obtenue à partir des *landmarks* et *semilandmarks*).

Période	Site	N
Actuel	Las Lomas (LLOM)	29
	Santarem (SANT)	35
	Navarre (NAVA)	34
	Tour du Valat (VALA)	18
	Les Six Chemins (LSC)	11
MIS 16	Escale (ESC)	8
MIS 12	Caune de l'Aargo, couches D-G (AR D-G)	31
MIS 11	Bassa de Sant Llorenç (BSLL)	6
	Galeria Pesada, couche J (GP-J)	18
	Galeria Pesada, couche C (GP-C)	15
MIS 10	Terra Amata (TA)	11
MIS 9	Lunel-Viel I (LVI)	21
	Igue des Rameaux, station aval (RX-AV)	13
	Orgnac III (ORG3)	34
MIS 7	Vaufrey (VAUF)	5
	Baume Bonne (BB)	14
	Aubais (AUS)	13
MIS 6	Lazaret, Locus 8 (LAZ-L8)	19
	Lazaret, UA25 (LAZ-25)	27
	Grotte des Cèdres (GDC)	28
	Coudoulous I (COUDI)	12
	Pech-de-l'Azé II (PAZII)	26
	Combe-Grenal (CG)	15
	Gavaudun (GAV)	22
	<b>TOTAL</b>	<b>465</b>

**Tableau 18** : Détail des effectifs (*O. cuniculus*) des populations actuelles et rapportées au Pléistocène moyen, utilisés pour les études en morphométrie géométrique 3D sur le calcanéus

Une analyse canonique de variance a ensuite été réalisée sur ces 24 populations afin d'appréhender l'origine de la variation (e.g., chronologique, géographique). Le modèle discriminant indique que 63 % des calcanéus ont été correctement classés après validation croisée, pour chaque site et plus de 73 % ont été correctement replacés au sein de chaque stade isotopique (Tableau 19). L'origine de la variation dans la conformation du calcanéus pourrait donc être due à la position géographique mais aussi à la chronologie. La figure 67 illustre cette séparation : les individus actuels se discriminent relativement bien par rapport aux lapins du Pléistocène moyen sur l'axe canonique principal. Parmi ces derniers, une tendance semble se dessiner pour une discrimination entre les lapins du Sud-Ouest de la France et les lapins ibériques. Toutefois, la conformation du calcanéus des individus du Sud-Est de la France couvre l'ensemble de la variation observée au Pléistocène moyen. La structuration de la variation phénotypique confirme cela (Figure 68), notamment avec des proximités observées entre les sites ibériques, entre les sites du Sud-Est de la France, ainsi qu'entre ceux du Sud-Ouest de la France. Cette analyse nous confirme donc une origine plutôt géographique dans la variation de la conformation du calcanéus.

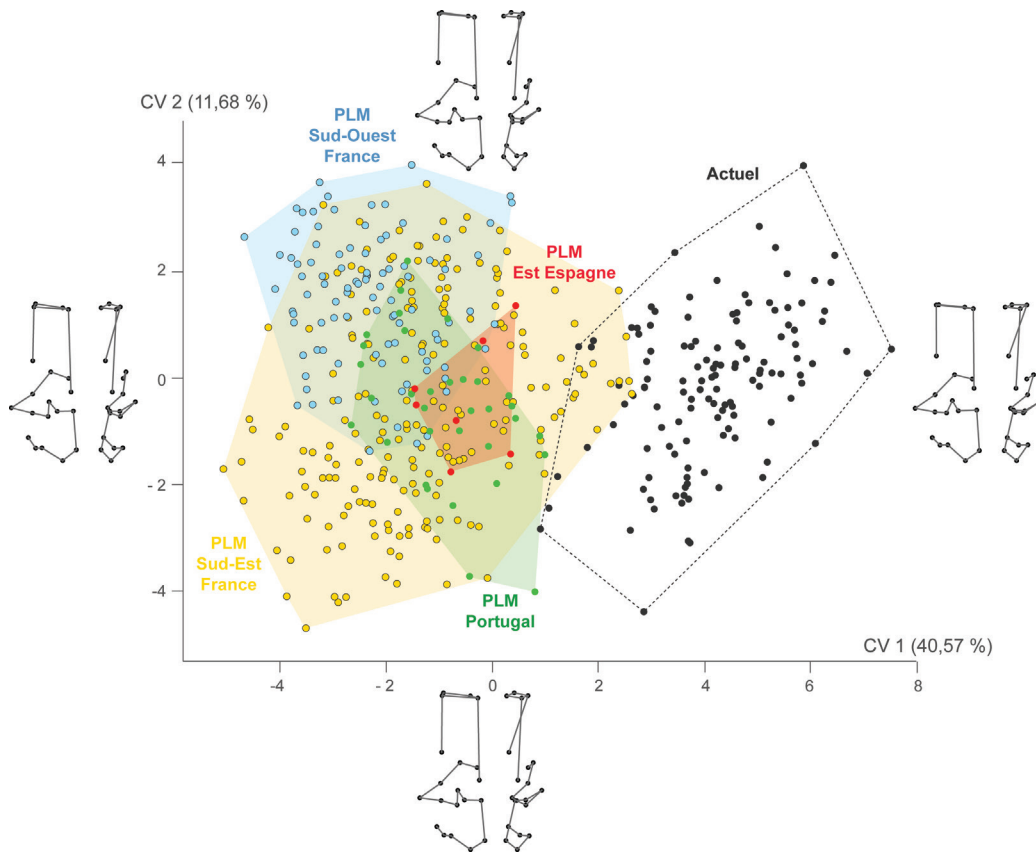


**Figure 66** : Histogrammes montrant la distribution des fréquences de conformation et visualisation des différences de conformation entre les calcanéus des lapins du Pléistocène moyen et des populations actuelles. En abscisse, la variable de conformation correspond au premier axe de l'analyse canonique de variance entre les groupes.

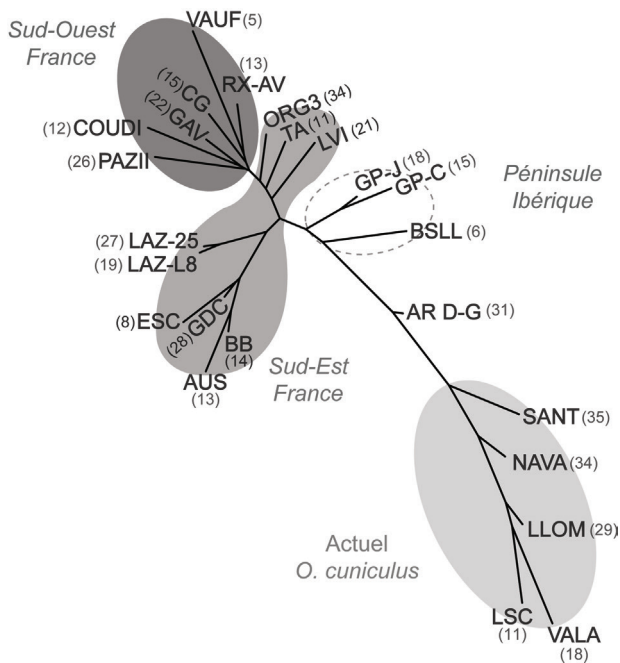
	d.f	Pillai	Approx F	num d.f.	den d.f.	p-valeur	CCV
<b>Actuel / PLM</b>	1	0,822	31,635	60	410	< 2,2E-16	97,66
<b>MIS</b>	6	2,461	4,753	360	2460	< 2,2E-16	73,67
<b>Site</b>	23	7,471	3,288	1380	9430	< 2,2E-16	63,48

**Tableau 19** : Résultats de l'analyse de variance multivariée (MANOVA) des différences entre le calcanéus des individus actuels et du Pléistocène moyen (PLM) et le pourcentage de classification correcte après validation croisée (CCV). MIS : Stade Isotopique Marin.





**Figure 67 :** Analyse canonique de variance comparant les conformations des calcanéus des lapins de chaque population, avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 (CV1) et 2 (CV2) aux valeurs extrêmes de chaque axe. PLM : Pléistocène moyen.



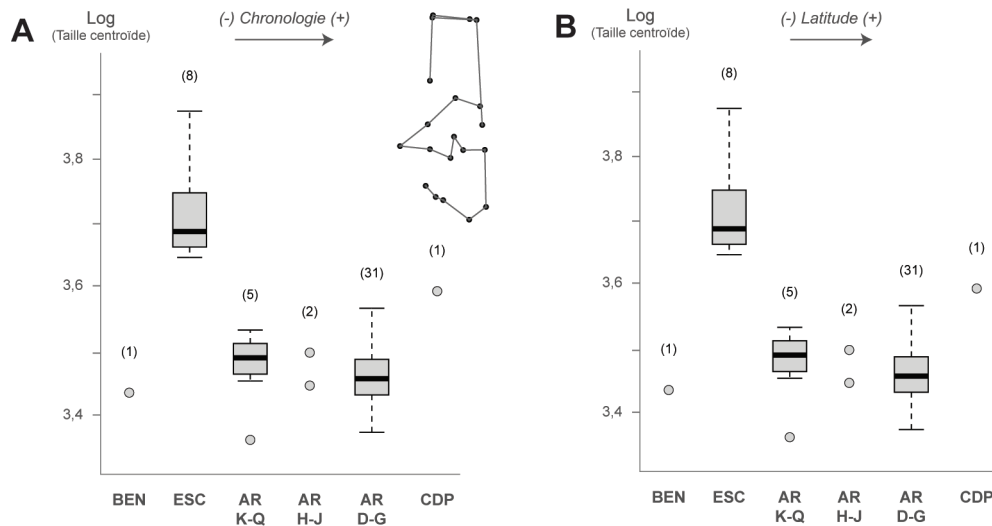
**Figure 68 :** Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale du calcanéus entre les lapins du Pléistocène moyen et actuels. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses. Se reporter au tableau 18 pour un détail des abréviations utilisées.

Nous avons ensuite étudié 48 calcanéus provenant des mêmes populations fossiles (Tableau 17). Les effectifs étant ici très limités, peu de différences significatives ont pu être mises en évidence dans la taille centroïde. Seule la population de la grotte de l'Escale se distingue significativement des autres populations de la Caune de l'Arago rapportées aux stades isotopiques 14 et 12 (Figure 69 ; Kruskal Wallis avec  $p < 0,05$  ; Tableau 20). Les résultats exposés par la morphométrie géométrique 3D se rapprochent de ce qui a été vu précédemment sur la taille corporelle des individus (cf. Figure 59). Les individus de la grotte de l'Escale se distinguent, étant relativement de très grande taille.

Dans cette analyse, l'individu de Camp de Peyre tend à se rapprocher morphologiquement de ceux de la grotte de l'Escale tandis que celui de Benisants se rapproche davantage de ceux de la Caune de l'Arago (Figure 70 ; MANOVA avec  $p < 0,05$ ). Néanmoins, cette observation est difficilement interprétable au vu du nombre relativement faible des effectifs.

Malgré un corps du calcanéus proportionnellement plus court, les calcanéus de Camps de Peyre et de la grotte de l'Escale possèdent une conformation relativement effilée, comparés à l'individu de Benisants qui semble plus large et court (Figure 71).





**Figure 69 :** Représentation de la taille centroïde (Log) du calcanéus des lapins aux stades isotopiques (MIS) 16 à 12. A : Représentation en fonction de la chronologie. B : Représentation en fonction de la latitude. BEN : Benisants ; ESC : L'Escale ; AR K-Q : Arago (couches K à Q) ; AR H-J : Arago (couches H à J) ; AR D-G : Arago (couches D à G) ; CDP : Camp de Peyre. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.

En revanche, on peut noter une influence significative, et non-négligeable, de la taille sur la forme du calcanéus (7,64 %, permutation  $p < 0,05$ ).

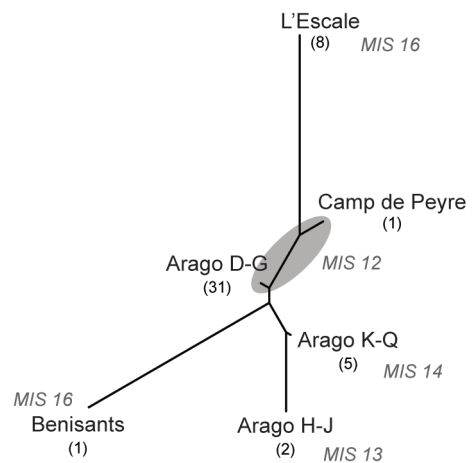
**d. Comparaison des conformations du Pléistocène inférieur et du stade isotopique 16**

Nous comparerons en premier lieu la taille corporelle des lapins du Pléistocène inférieur, censés représenter diverses espèces (*O. lacosti*, *O. giberti*, *O. valdarnensis*), avec les premiers lapins de Garenne (*O. cuniculus*) et le lapin italien (*O. burgi*) du Pléistocène moyen (Figure 72). Dans le Sud-Est de l'Espagne, *O. cuniculus* de Benisants daté du début du Pléistocène moyen est de taille équivalente à *O. giberti* de la seconde moitié du Pléistocène inférieur dans cette région (Xàbia II, Cueva Victoria). En revanche dans le Sud-Est de la France, les lapins de la grotte de l'Escale (*O. cuniculus*) sont de plus grande taille que les individus du Pléistocène inférieur du Bois-de-Riquet (*O. giberti*), mais de taille équivalente à celle des individus de la grotte du Vallonet (*O. giberti*) et de Valdemino (*O. burgi*). En outre, la forme *lacosti* (Perrier, Saint-Vallier) est toujours plus grande que n'importe quelle autre espèce, toutes périodes confondues. Pour l'Italie, il est toutefois impossible d'observer de telles variations de taille entre les deux époques géologiques du fait d'un nombre encore insuffisant de gisements découverts.

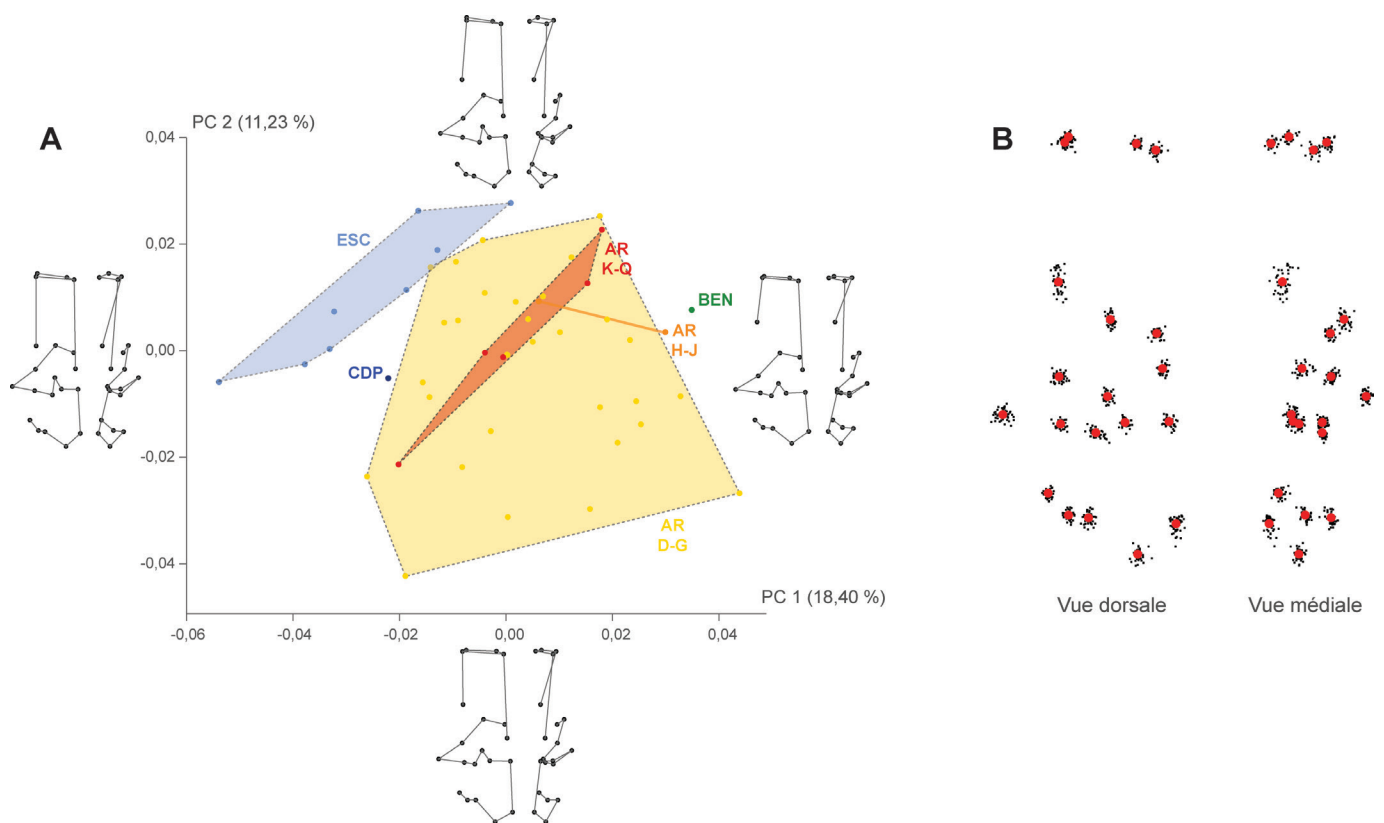
La structuration de la variation phénotypique observée révèle une proximité entre les populations du début du Pléistocène moyen de la grotte de l'Escale et de Benisants, avec la population de

p-valeur	AR D-G	AR H-J	AR K-Q	BEN	CDP
AR H-J	0,80				
AR K-Q	0,70	0,92			
BEN	0,80	0,80	0,80		
CDP	0,23	0,80	0,70	1	
ESC	<b>4,88E-7</b>	0,22	<b>0,01</b>	0,56	0,56

**Tableau 20 :** Résultat du test de Wilcoxon. Comparaison de la taille centroïde du calcanéus entre les différentes populations de lapins des stades isotopiques 16 à 12. AR D-G : Arago, couches D à G ; AR H-J : Arago, couches H à J ; AR K-Q : Arago, couches K à Q ; BEN : Benisants ; CDP : Camp de Peyre ; ESC : L'Escale. La différence est significative quand  $p < 0,05$  (en gras). Les p-valeurs ont été ajustées selon la méthode « Benjamini-Hochberg » (BH).



**Figure 70 :** Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale du calcanéus entre les lapins des stades isotopiques (MIS) 16 à 12. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.

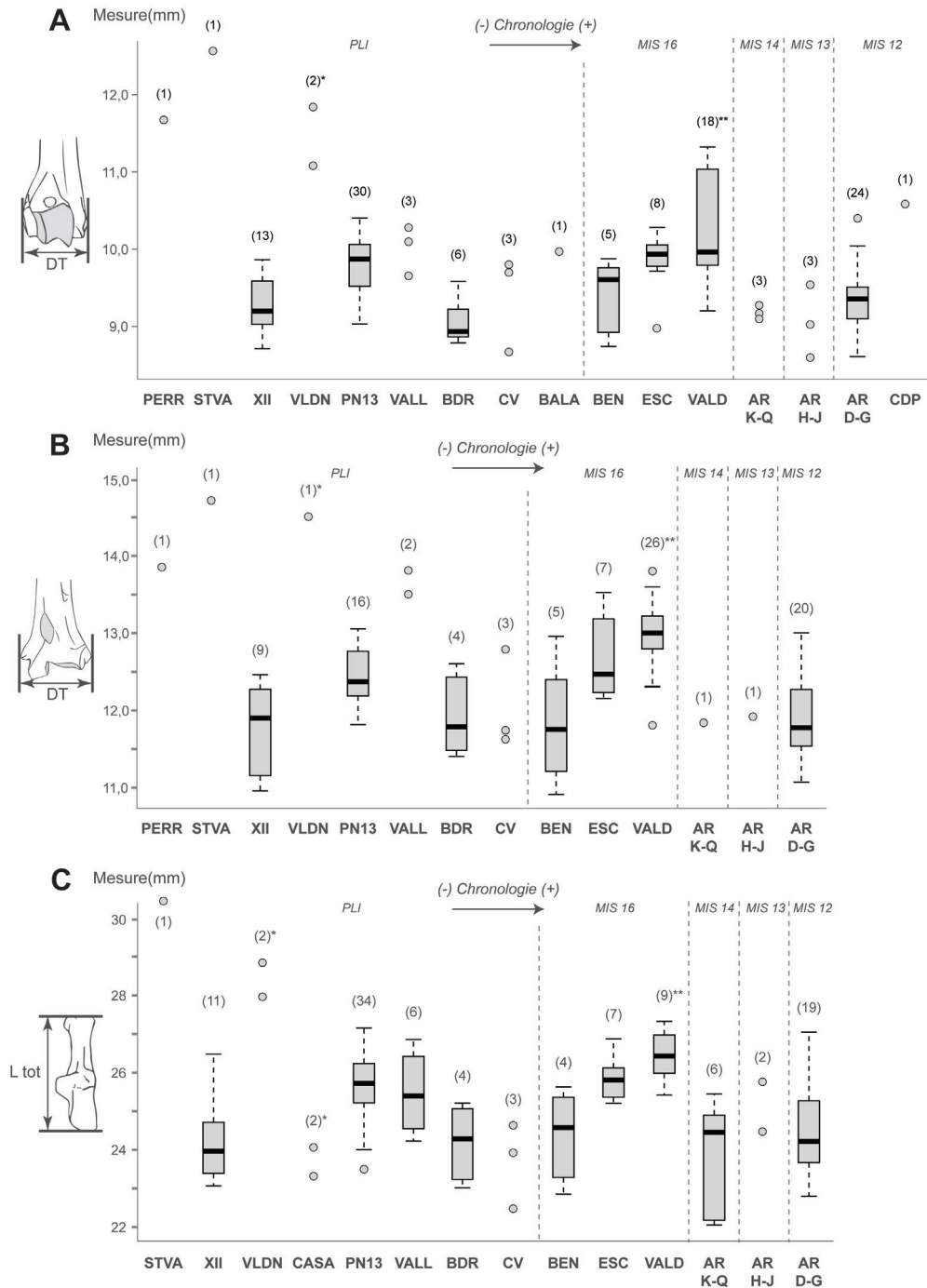


**Figure 71** : Morphométrie géométrique 3D sur le calcaneus des lapins aux stades isotopiques (MIS) 16 à 12. A : Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation (vues dorsale et médiale) le long des axes 1 (PC1) et 2 (PC2) aux valeurs extrêmes de chaque axe (BEN : Benisants ; ESC : L'Escale ; AR K-Q : Arago (couches K à Q) ; AR H-J : Arago (couches H à J) ; AR D-G : Arago (couches D à G) ; CDP : Camp de Peyre) ; B : superposition Procruste (points rouges = conformation moyenne obtenue à partir des *landmarks*).

Balaruc I, qui serait datée de la fin du Pléistocène inférieur voire du tout début du Pléistocène moyen (Figure 73). En outre, les individus du gisement de Balaruc I sont plus proches morphologiquement de ceux de la grotte de l'Escale, géographiquement proche. Notons également que les individus du Calabrien du Sud-Est de la France et de l'Espagne ont une morphologie similaire, rapportée à *O. giberti*. Ainsi, selon les observations faites à partir du modèle discriminant établi en début de chapitre (cf. Figure 43) et qui montre une origine taxinomique dans la variation principale de la conformation dentaire, nous pouvons rapporter les individus de Balaruc I à *O. cuniculus* plutôt qu'à *O. giberti*. Pour ce qui est des individus du début du Pléistocène inférieur de Perrier et de Saint-Vallier, appartenant potentiellement à une espèce distincte (*O. lacosti*), ils présentent une morphologie similaire et se rapprochent des lapins de Pirro Nord 13 datés du Calabrien (rattachés à *O. valdarnensis*). Sur la base de la conformation de la p3, cette analyse nous permet donc d'identifier 3 principaux groupes entre le Pléistocène inférieur et le début du Pléistocène moyen : 1) les populations

du début du Pléistocène moyen, rapportées à *O. cuniculus*, 2) les populations du Calabrien du Sud-Est de l'Espagne et de la France, rattachées à *O. giberti* et 3) les individus du Gélasien du Centre de la France (*O. lacosti*) et la population du Calabrien du Sud de l'Italie (*O. valdarnensis*).

En revanche, la conformation du calcaneus nous révèle d'autres affinités entre les populations. Les groupes que l'on peut établir ne correspondent pas à ce que nous venons de voir pour la p3 (*i.e.*, taxinomie) mais se répartissent plutôt en fonction de leurs positions géographiques (Figure 74). Les lapins de la grotte du Vallonnet, du Bois-de-Riquet, de Saint-Vallier et de la grotte de l'Escale convergent en termes de conformation du calcaneus, tandis qu'aux plus basses latitudes (province de Valence en Espagne et région des Pouilles en Italie) la même observation est faite entre la Cueva Victoria, Pirro Nord 13, Xàbia II et Benisants. Cette observation converge avec celle révélée par le modèle discriminant (cf. Figure 53), indiquant que la source principale de la variation dans la conformation du

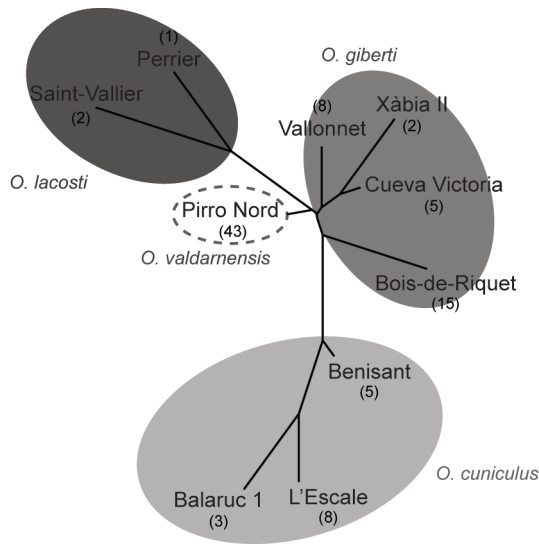


**Figure 72 :** Représentation de la taille des ossements des lapins au Pléistocène inférieur et aux stades isotopiques (MIS) 16 à 12. A : Humérus, diamètre transversal distal ; B : Tibia, diamètre transversal distal ; C : Calcanéus, longueur totale. PERR : Perrier ; STVA : Saint-Vallier ; XII : Xàbia II ; VLDN : Valdarno (\*données d'après De Marfà, 2009) ; PN13 : Pirro Nord 13 ; VALL : Vallonnet ; BDR : Bois-de-Riquet ; CV : Cueva Victoria ; BALA : Balaruc I ; BEN : Benisants ; ESC : L'Escale ; VALD : Valdemino (\*\*données d'après Nocchi et Sala, 1997a) ; AR K-Q : Arago (couches K à Q) ; AR H-J : Arago (couches H à J) ; AR D-G : Arago (couches D à G) ; CDP : Camp de Peyre. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.

calcanéus est la position géographique. L'information est importante, et la morphologie du calcanéus ne marque pas véritablement une espèce ou une forme donnée, contrairement aux tendances exposées par les dents, mais bien des situations géographiques particulières.

## 2. Le genre *Oryctolagus* de la seconde moitié du Pléistocène moyen (stades isotopiques 11 à 7)

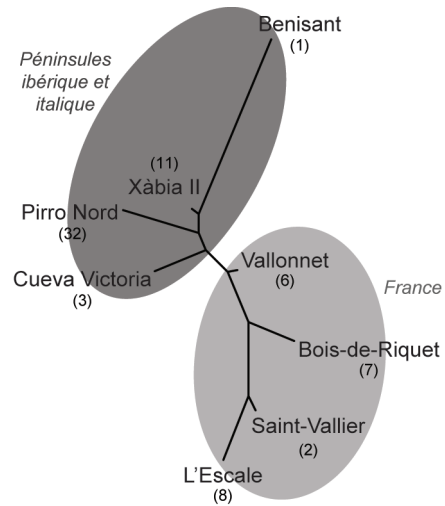
### a. Ostéométrie



**Figure 73 :** Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale de la p3 entre les lapins du Pléistocène inférieur et ceux des stades isotopiques (MIS) 16 à 12. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.

Pour cet intervalle de temps considéré, plusieurs tendances dans les variations de taille des ossements en lien avec la chronologie et la latitude peuvent être observées (Figure 75). Aux stades isotopiques 11 et 10, la grande taille des individus de Terra Amata (Sud-Est de la France) par rapport aux lapins de Bassa de Sant Llorenç (Sud-Est de l'Espagne) et de Galeria Pesada (Portugal) indique une augmentation des dimensions corporelles en fonction de la latitude. Excepté pour le calcanéus, nous observons également que les dimensions des deux populations issues du gisement de Galeria Pesada (*i.e.*, couches J et C) ne diffèrent pas significativement au cours du temps (Tableau 21).

Au stade isotopique 9, les populations analysées qui se situent toutes dans le Sud de la France ont une taille qui augmente progressivement au cours du temps. Cela peut aussi être mis en relation avec une différence clinale, puisque le gisement de Lunel-Viel I est situé à une latitude plus basse que l'Igue des Rameaux (Tarn-et-Garonne) et l'aven d'Ornac III (Ardèche). Cependant, la taille ne diffère pas significativement entre les deux locus (secteurs amont et aval) de l'Igue des Rameaux (Tableau 21). Globalement, nous observons que lors de ces cycles climatiques, la taille corporelle des populations a fortement variée et a généralement augmentée entre le début et la fin du stade isotopique.



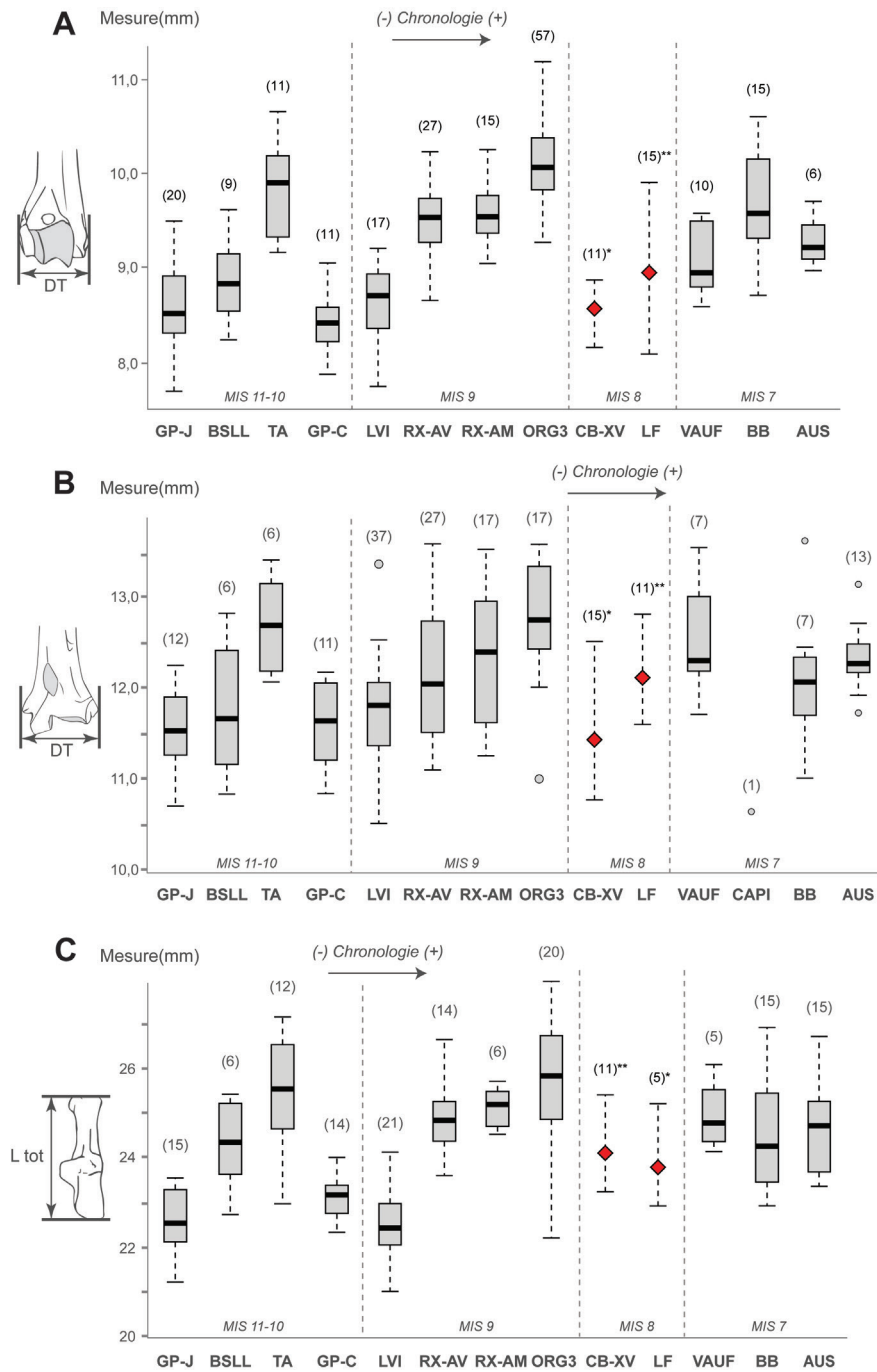
**Figure 74 :** Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale du calcanéus entre les lapins du Pléistocène inférieur et ceux des stades isotopiques (MIS) 16 à 12. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.

Bien que nous n'ayons étudié aucune série datée du stade isotopique 8, les données bibliographiques indiquent la présence de lapin *a minima* dans le Sud-Est de l'Espagne (Cova del Bolomor, couche XV ; Sanchis, 2012) et dans le Nord-Est du Bassin aquitain (La Fage ; Donard, 1982). Entre ces deux localités, la taille des ossements ne semble pas varier de façon nette malgré leur éloignement géographique. Enfin au stade isotopique 7 les lapins du Sud de la France ont des dimensions qui semblent constantes dans le temps.

### **b. Morphométrie géométrique 2D sur la p3**

Stades isotopiques 11 et 10 : Nous avons analysé 55 p3 provenant de quatre unités stratigraphiques (Tableau 22). Seule la population de Terra Amata a montré des différences significatives dans la taille centroïde des p3 avec les trois populations ibériques (Figure 76 ; Wilcoxon avec  $p < 0,05$ ). En effet comme pour le squelette postcrânien, la taille centroïde de cette population est nettement plus élevée, tandis qu'elle semble plutôt stable au sein des populations de la péninsule Ibérique.

La variation de la conformation de la p3 indique une plus grande proximité entre les deux niveaux de Galeria Pesada d'une part, et Terra Amata et de Bassa de Sant Llorenç d'autre part (Figure 77 ; MANOVA avec  $p < 0,05$ ). La majorité des individus



**Figure 75 :** Représentation de la taille des ossements des lapins aux stades isotopiques (MIS) 11 à 7. A : Humérus, diamètre transversal distal ; B : Tibia, diamètre transversal distal ; C : Calcaneus, longueur totale. GP-J : Galeria Pesada (couche J) ; BSLL : Bassa de Sant Llorenç ; TA : Terra Amata ; GP-C : Galeria Pesada (couche C) ; LVI : Lunel-Viel I ; RX-AV : Igue des Rameaux (station aval) ; RX-AM : Igue des Rameaux (station amont) ; ORG3 : Orgnac III ; CB-XV : Cova del Bolomor (couche XV, \*données d’après Sanchis, 2012) ; LF : La Fage (\*\*données d’après Donard, 1982) ; VAUF : Vaufrey ; CAPI : grotte Capi ; BB : Baume Bonne ; AUS : Aubais. Le nombre d’individus considérés est précisé entre parenthèses (excepté pour la Cova del Bolomor et La Fage où il s’agit du nombre de restes mesurés) ; les losanges rouges indiquent la moyenne de l’échantillon).

	p-valeur	GP-J	RX-AM
Humérus	GP-C	0,31	
	RX-AV		0,78
Tibia	GP-C	0,68	
	RX-AV		0,67
Calcaneus	GP-C	0,02	
	RX-AV		1

**Tableau 21 :** Résultat du test de Wilcoxon. Comparaison de la taille des ossements de lapins (diamètre transversal distale de l’humérus, diamètre transversal distale de Tibia, longueur totale du calcaneus) entre les deux couches de Galeria Pesada et entre les deux stations de l’Igue des Rameaux. GP-J : Galeria Pesada, couche J ; GP-C : Galeria Pesada, couche C ; RX-AM : Igue des Rameaux, station amont ; RX-AV : Igue des Rameaux, station aval. La différence est significative quand  $p < 0,05$ .



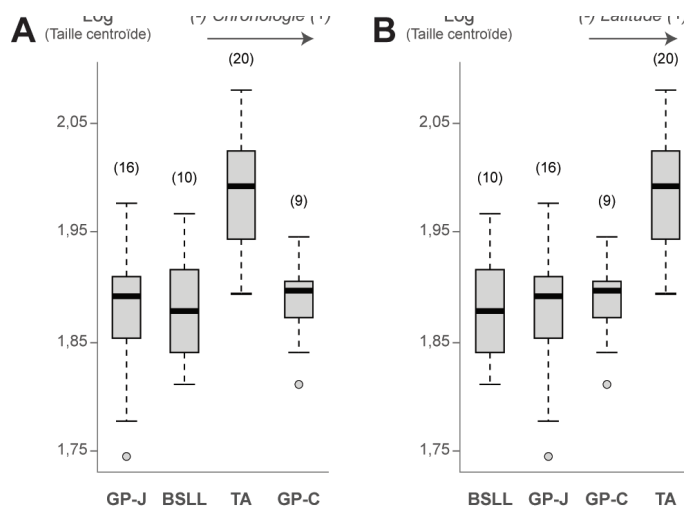
du site de Terra Amata et de Bassa de Sant Llorenç semblent caractérisés par une p3 à la surface occlusale plutôt carrée, au paraflexide assez marqué et par un antéroflexide relativement bien marqué (Figure 78). Les p3 des populations de Galeria Pesada sont davantage rectangulaires avec un antéroflexide moins profond et un paraflexide moins marqué. La taille a très faiblement influencé la forme de la p3 (2,93 %, permutation  $p < 0,05$ ).

**Stade isotopique 9 :** Nous avons étudié 152 p3 en morphométrie géométrique 2D et ces analyses concernent quatre unités stratigraphiques du Sud de la France (Tableau 22). Des différences significatives ont été notées entre toutes ces populations, excepté entre Lunel-Viel I et de l'Igüe des Rameaux (aval) (Figure 79 ; Kruskal Wallis avec  $p = 5,16E^{-14}$ ). Les variations de taille de la p3 sont plutôt corrélées aux variations de taille du squelette postcrânien observées précédemment (cf. Figure 75), excepté pour la population de la grotte de Lunel-Viel I qui possède des p3 de grandes tailles comparativement à la stature de ces lapins qui est relativement réduite. Cette observation rejoint celle de Donard (1982, p.97) qui signalait un lapin de petite taille (*i.e.*, proche de l'actuel *O. c. algerus*) « avec des dimensions dentaires relativement fortes ».

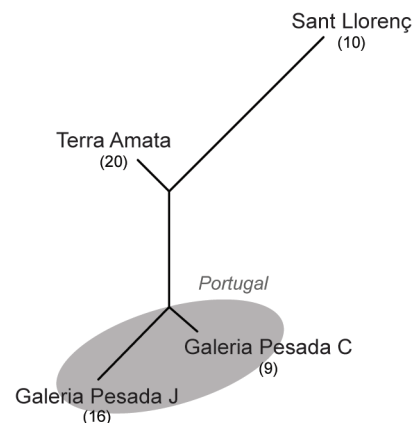
Les deux populations de l'Igüe des Rameaux analysées (amont et aval) présentent une structuration de la conformation assez proche entre elles (Figure 80 ; MANOVA avec  $p < 0,05$ ). Elles se rapprochent davantage de la population de l'aven d'Orgnac III que de celle de la grotte de Lunel-Viel I. Cela se traduit par une surface occlusale davantage sub-triangulaire chez les lapins de Lunel-Viel : l'entoconide et le paraflexide sont très bien marqués, l'antéroflexide est moyennement profond avec des bords convergents vers l'intérieur de la dent, conservant des antéroconides de tailles et de formes similaires (Figure 81). La population de l'aven d'Orgnac III quant à elle se caractérise par une surface nettement plus rectangulaire, voire quadratique, due à un entoconide et un paraflexide moins marqués. Les antéroconides semblent de plus grandes tailles et étirés mésialement, et on observe un antéroflexide profond. Les lapins de l'Igüe des Rameaux (amont et aval) semblent présenter une conformation qu'on pourrait qualifier d'intermédiaire, c'est-à-dire avec un entoconide plutôt marqué et un paraflexide quant à lui très marqué, et l'antéroflexide qui reste profond avec deux antéroconides de tailles et de formes similaires. En outre, on notera l'impact négligeable de la taille sur la forme de la dent (1,15

		p3	Calcanéus
MIS 11	Galeria Pesada J	16	18
	Bassa de Sant Llorenç	10	6
MIS 10	Terra Amata	20	11
	Galeria Pesada C	9	15
MIS 9	Lunel-Viel I	52	21
	Les Rameaux Aval	21	13
	Les Rameaux Amont	26	3
	Orgnac III	53	34
MIS 7	Vaufrey	14	5
	Baume Bonne	17	14
	Aubais	3	13

**Tableau 22 :** Détail des effectifs (*O. cuniculus*) rapportés aux stades isotopiques 11 à 7, utilisés pour les études en morphométrie géométrique 2D et 3D.

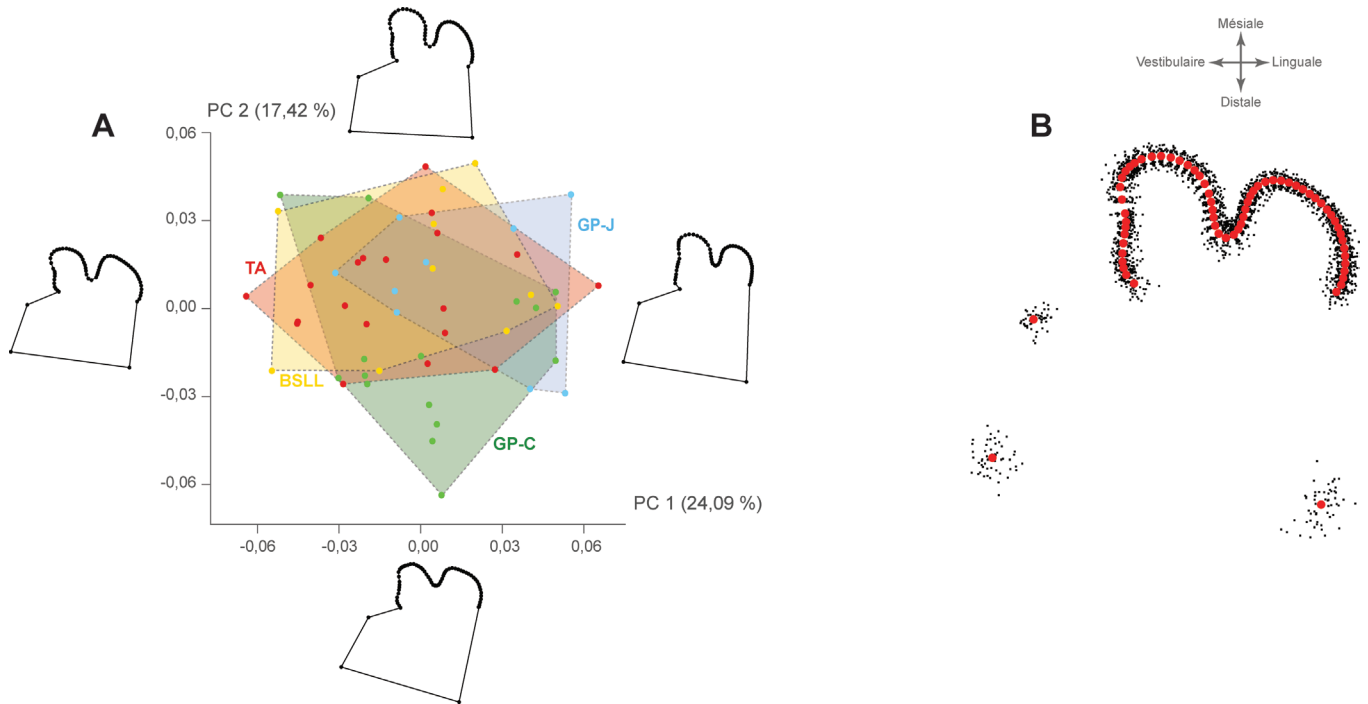


**Figure 76 :** Représentation de la taille centroïde (Log) de la p3 des lapins aux stades isotopiques 11 et 10. A : Représentation en fonction de la chronologie. B : Représentation en fonction de la latitude. GP-J : Galeria Pesada (couche J) ; BSLL : Bassa de Sant Llorenç ; TA : Terra Amata ; GP-C : Galeria Pesada (couche C). Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.

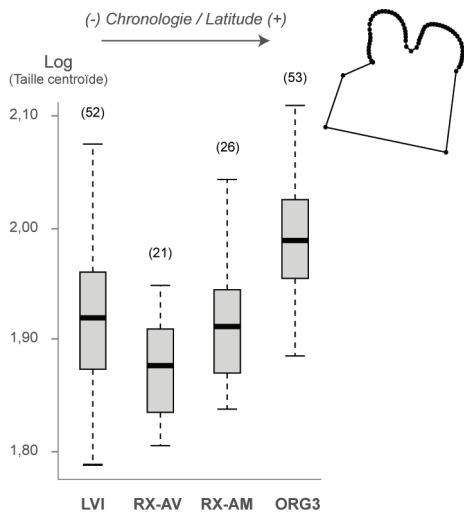


**Figure 77 :** Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale de la p3 entre les lapins des stades isotopiques 11 et 10. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.





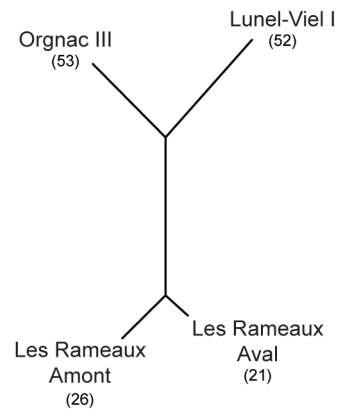
**Figure 78 :** Morphométrie géométrique 2D sur la p3 des lapins aux stades isotopiques 11 et 10. A : Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 (PC1) et 2 (PC2) aux valeurs extrêmes de chaque axe (GP-J : Galeria Pesada, couche J ; BSLL : Bassa de Sant Llorenç ; TA : Terra Amata ; GP-C : Galeria Pesada, couche C) ; B : superposition Procruste (points rouges = conformation moyenne obtenue à partir des *landmarks* et *semilandmarks*).



**Figure 79 :** Représentation de la taille centroïde (Log) de la p3 des lapins au stade isotopique 9. LVI : Lunel-Viel I ; RX-AV : Igue des Rameaux (station aval) ; RX-AM : Igue des Rameaux (station amont) ; ORG3 : Orgnac III. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.

%, permutation  $p < 0,05$ ).

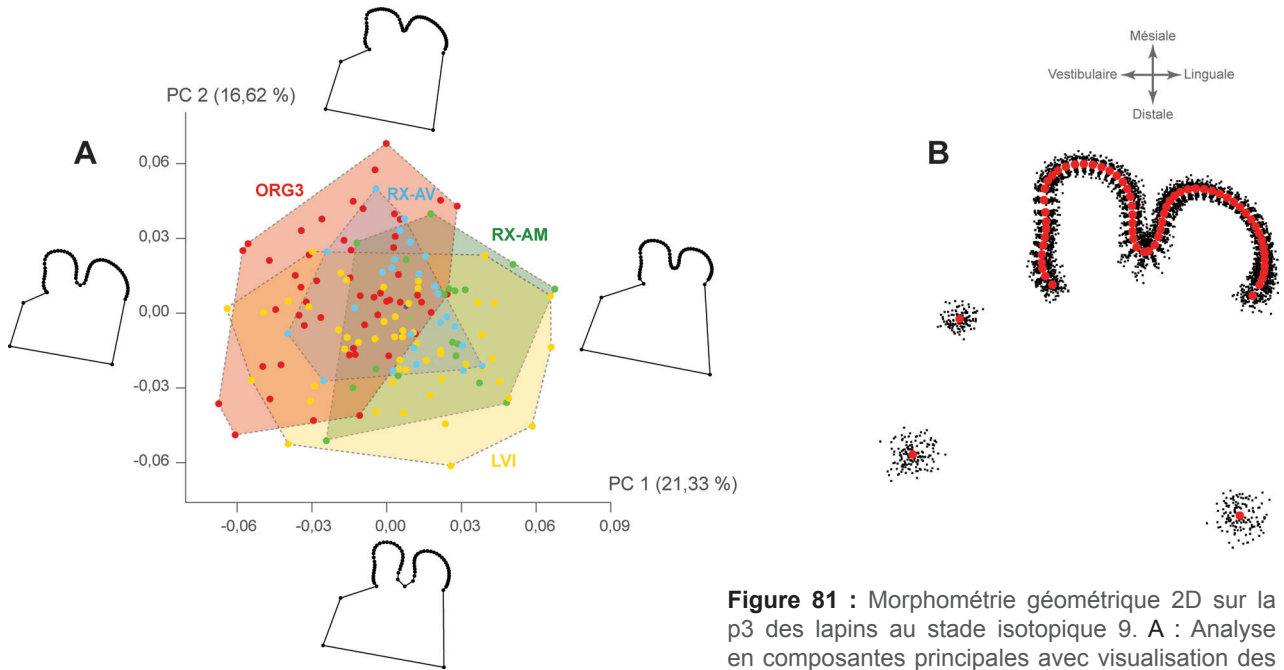
**Stade isotopique 7 :** Trois gisements rapportés de cette période et représentés par 34 p3 ont été analysés (Tableau 22). Aucune différence significative dans la taille centroïde ne ressort de l'analyse (Figure 82 ; Kruskal Wallis avec  $p = 0,07$ ). On constate seulement que la taille des p3 semble légèrement plus réduite à Vaufrey, ce qui correspond approximativement aux



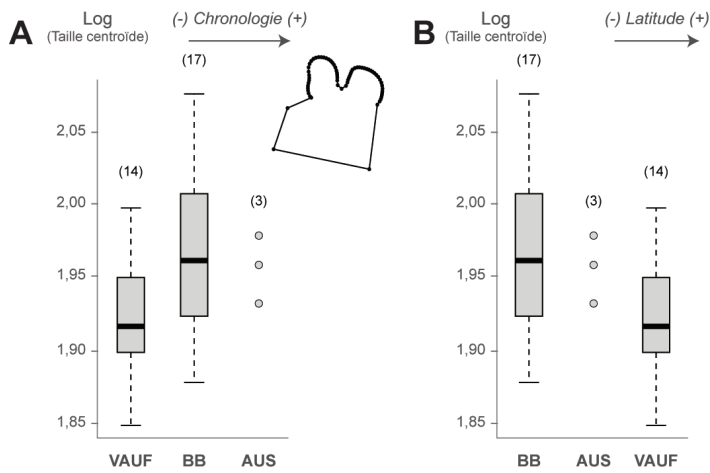
**Figure 80 :** Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale de la p3 entre les lapins au stade isotopique 9. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.

variations de taille vu précédemment (cf. Figure 75).

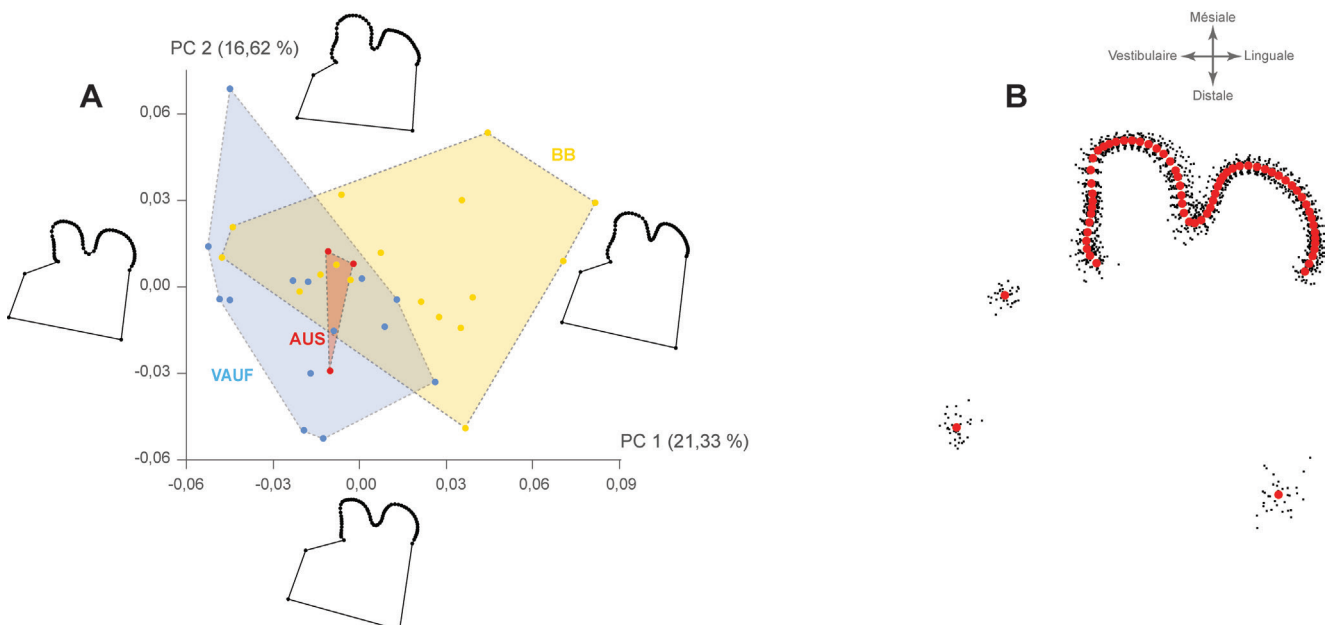
En termes de conformation, la p3 de la population de la grotte Vaufrey se démarque par un raccourcissement mésio-distal de la dent, ce qui lui donne une forme générale plutôt quadratique. Le paraflexide est bien exprimé, l'antéroflexide profond et les deux antéroconides semblent asymétriques (Figure 83). En revanche, la population de la grotte



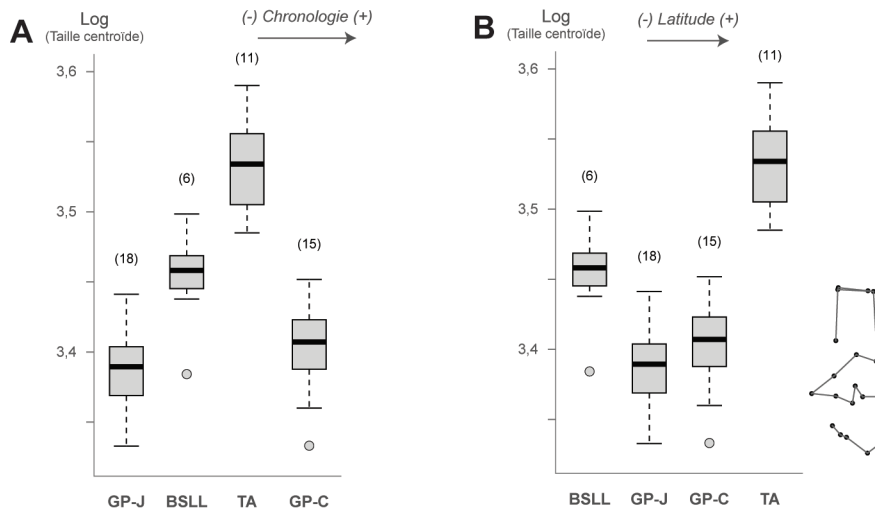
**Figure 81 :** Morphométrie géométrique 2D sur la p3 des lapins au stade isotopique 9. A : Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 (PC1) et 2 (PC2) aux valeurs extrêmes de chaque axe (LVI : Lunel-Viel I ; RX-AV : Igue des Rameaux (station aval) ; RX-AM : Igue des Rameaux (station amont) ; ORG3 : Orgnac III) ; B : superposition Procruste (points rouges = conformation moyenne obtenue à partir des *landmarks* et *semilandmarks*).



**Figure 82 :** Représentation de la taille centroïde (Log) de la p3 des lapins au stade isotopiques 7. A : Représentation en fonction de la chronologie. B : Représentation en fonction de la latitude. VAUF : Vaufrey ; BB : Baume Bonne ; AUS : Aubais. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.



**Figure 83 :** Morphométrie géométrique 2D sur la p3 des lapins au stade isotopique 7. A : Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 (PC1) et 2 (PC2) aux valeurs extrêmes de chaque axe (VAUF : Vaufrey ; BB : Baume Bonne ; AUS : Aubais) ; B : superposition Procruste (points rouges = conformation moyenne obtenue à partir des *landmarks* et *semilandmarks*).



**Figure 84 :** Représentation de la taille centroïde (Log) du calcanéus des lapins aux stades isotopiques 11 et 10. A : Représentation en fonction de la chronologie. B : Représentation en fonction de la latitude. GP-J : Galeria Pesada (couche J) ; BSLL : Bassa de Sant Llorenç ; TA : Terra Amata ; GP-C : Galeria Pesada (couche C). Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.

de la Baume Bonne marque une conformation rectangulaire du fait de l'allongement méso-distal de la dent et d'un paraflexide moins marqué. L'antéroflexide est moins profond et les antéroconides sont également asymétriques : l'antéroconide lingual semble de taille légèrement plus réduite et sub-triangulaire. La conformation de la p3 des individus du gisement d'Aubais est très proche de la conformation moyenne théorique obtenue lors de cette analyse (Figure 83B) : l'antéroflexide est moyennement profond et les grands antéroconides sont quasi-symétriques. L'allométrie reste toutefois faible puisque l'impact de la taille sur la forme n'est que de 4,87 % (permutation  $p < 0,05$ ).

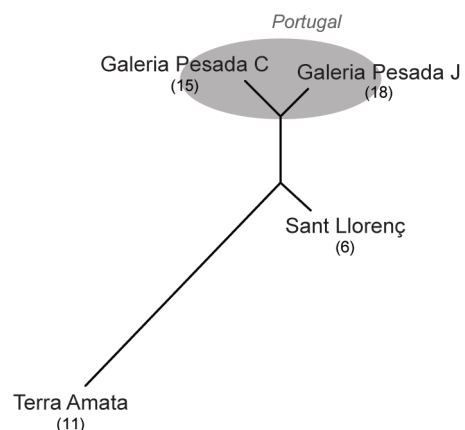
**c. Morphométrie géométrique 3D sur le calcanéus**

Stades isotopiques 11 et 10 : 50 calcanéus de quatre unités stratigraphiques ont été étudiés (Tableau 22). Toutes les populations montrent des différences significatives entre elles dans leur taille centroïde, excepté entre les deux niveaux archéologiques de Galeria Pesada (Figure 84 ; Kruskal Wallis avec  $p < 0,05$  ; Tableau 23). Cette observation est identique à ce qui a été vu précédemment lors de l'étude biométrique du squelette postcrânien, c'est-à-dire ici une taille centroïde qui semble augmenter au cours du temps, en même temps que la latitude (cf. Figure 75).

La conformation du calcanéus nous démontre clairement un regroupement entre les deux séries portugaises de Galeria Pesada. À noter leur plus grande proximité de conformation avec Bassa de

p-valeur	BSLL	GP-C	GP-J
GP-C	<b>0,02</b>		
GP-J	<b>3,77E-3</b>	0,11	
TA	<b>1,29E-3</b>	<b>7,77E-7</b>	<b>3,47E-7</b>

**Tableau 23 :** Résultat du test de Wilcoxon. Comparaison de la taille centroïde du calcanéus entre les différentes populations de lapins des stades isotopiques 11 et 10. BSLL : Bassa de Sant Llorenç ; GP-J : Galeria Pesada, couche J ; GP-C : Galeria Pesada, couche C ; TA : Terra Amata. La différence est significative quand  $p < 0,05$  (en gras). Les p-valeurs ont été ajustées selon la méthode « Benjamini-Hochberg » (BH).

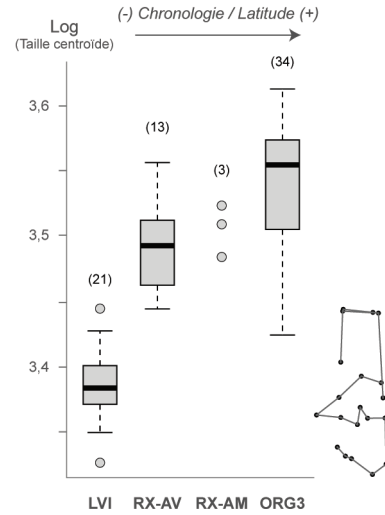


**Figure 85 :** Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale du calcanéus entre les lapins des stades isotopiques 11 et 10. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.

Sant Llorenç qu'avec Terra Amata (Figure 85 ; MANOVA avec  $p < 0,05$ ). Cette structuration de la variation phénotypique dans la conformation du calcanéus est différente de ce que nous avons observé précédemment sur la p3, puisqu'ici les populations de Terra Amata et de Bassa de Sant Llorenç sont plutôt éloignées.

Le calcanéus des individus de Bassa de Sant Llorenç est proportionnellement plus court et plus large comparé à Terra Amata à la conformation plus effilée. Les individus des deux niveaux de Galeria Pesada sont plutôt intermédiaires (Figure 86). Cette dichotomie entre les lapins de France et d'Espagne n'est pas sans rappeler ce qui a été vu au stade isotopique 16 avec Benisants (plus robuste) et la grotte de l'Escale (plus gracile). En outre, nos résultats indiquent une légère influence de la taille sur la forme du calcanéus (5,47 %, permutation  $p < 0,05$ ).

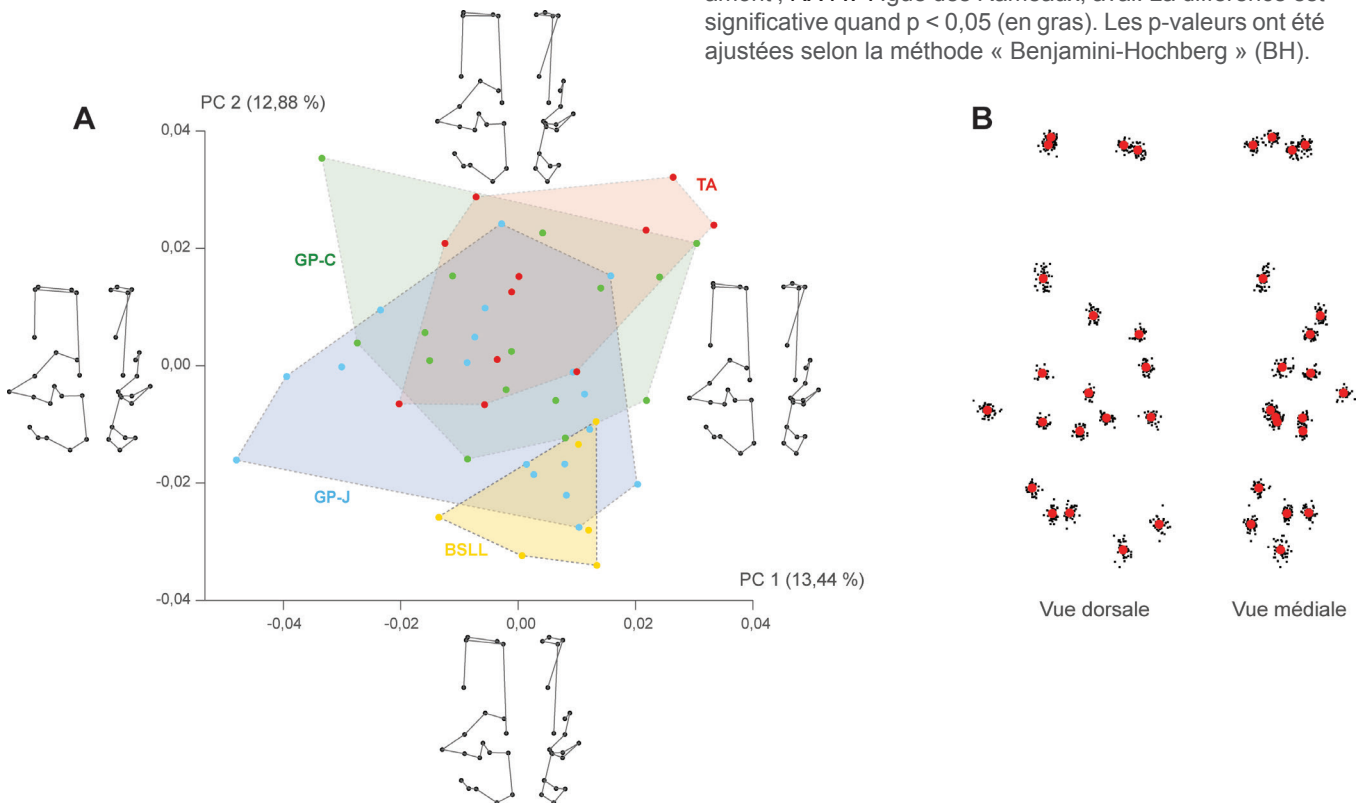
**Stade isotopique 9 :** 71 calcanéus ont été analysés provenant de quatre niveaux stratigraphiques (Tableau 22) ; des différences significatives dans la taille centroïde ont été relevées entre toutes les populations, excepté entre les deux séries de l'Igue des Rameaux et entre la population de la station amont de l'Igue des Rameaux et celle de l'aven



**Figure 87 :** Représentation de la taille centroïde (Log) du calcanéus des lapins au stade isotopiques 9. LVI : Lunel-Viel I ; RX-AV : Igue des Rameaux (station aval) ; RX-AM : Igue des Rameaux (station amont) ; ORG3 : Orgnac III. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.

p-valeur	LV1	ORG3	RX-AM
LV1			
ORG3	<b>2,71E-13</b>		
RX-AM	<b>1,98E-3</b>	0,24	
RX-AV	<b>6,47E-9</b>	<b>2,19E-3</b>	0,52

**Tableau 24 :** Résultat du test de Wilcoxon. Comparaison de la taille centroïde du calcanéus entre les différentes populations de lapins au stade isotopique 9. LVI : Lunel-Viel I ; ORG3 : Orgnac III ; RX-AM : Igue des Rameaux, amont ; RX-AV : Igue des Rameaux, aval. La différence est significative quand  $p < 0,05$  (en gras). Les p-valeurs ont été ajustées selon la méthode « Benjamini-Hochberg » (BH).

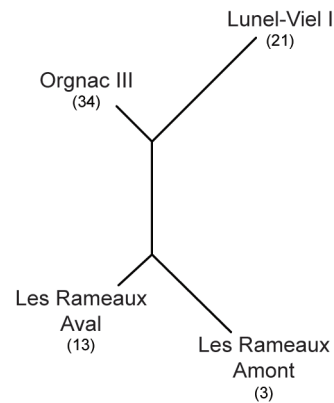


**Figure 86 :** Morphométrie géométrique 3D sur le calcanéus des lapins aux stades isotopiques 11 et 10. A : Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation (vues dorsale et médiale) le long des axes 1 (PC1) et 2 (PC2) aux valeurs extrêmes de chaque axe (GP-J : Galeria Pesada, couche J ; BSLL : Bassa de Sant Llorenç ; TA : Terra Amata ; GP-C : Galeria Pesada, couche C) ; B : superposition Procruste (points rouges = conformation moyenne obtenue à partir des *landmarks*).

d'Orgnac III (Figure 87 ; Kruskal Wallis avec  $p < 0,05$  ; Tableau 24). Ces données concordent parfaitement avec les résultats obtenus sur la taille corporelle (cf. Figure 75).

Pour ce qui est de la structuration de la conformation du calcanéus, les deux populations de l'Igüe des Rameaux sont proches entre elles (Figure 88 ; MANOVA avec  $p < 0,05$ ) et possèdent des affinités avec celle de l'aven d'Orgnac III. Le calcanéus est plus robuste à la grotte de Lunel-Viel I, tandis qu'il est gracile à l'aven d'Orgnac III (Figure 89). La conformation de l'Igüe des Rameaux (amont et aval) peut ainsi être qualifiée d'intermédiaire. En règle générale, pour ces quatre populations, les observations et liens morphologiques faits respectivement pour la p3 et le calcanéus sont concordants. La taille n'aurait que peu influé sur la forme du calcanéus (4,71 %, permutation  $p < 0,05$ ).

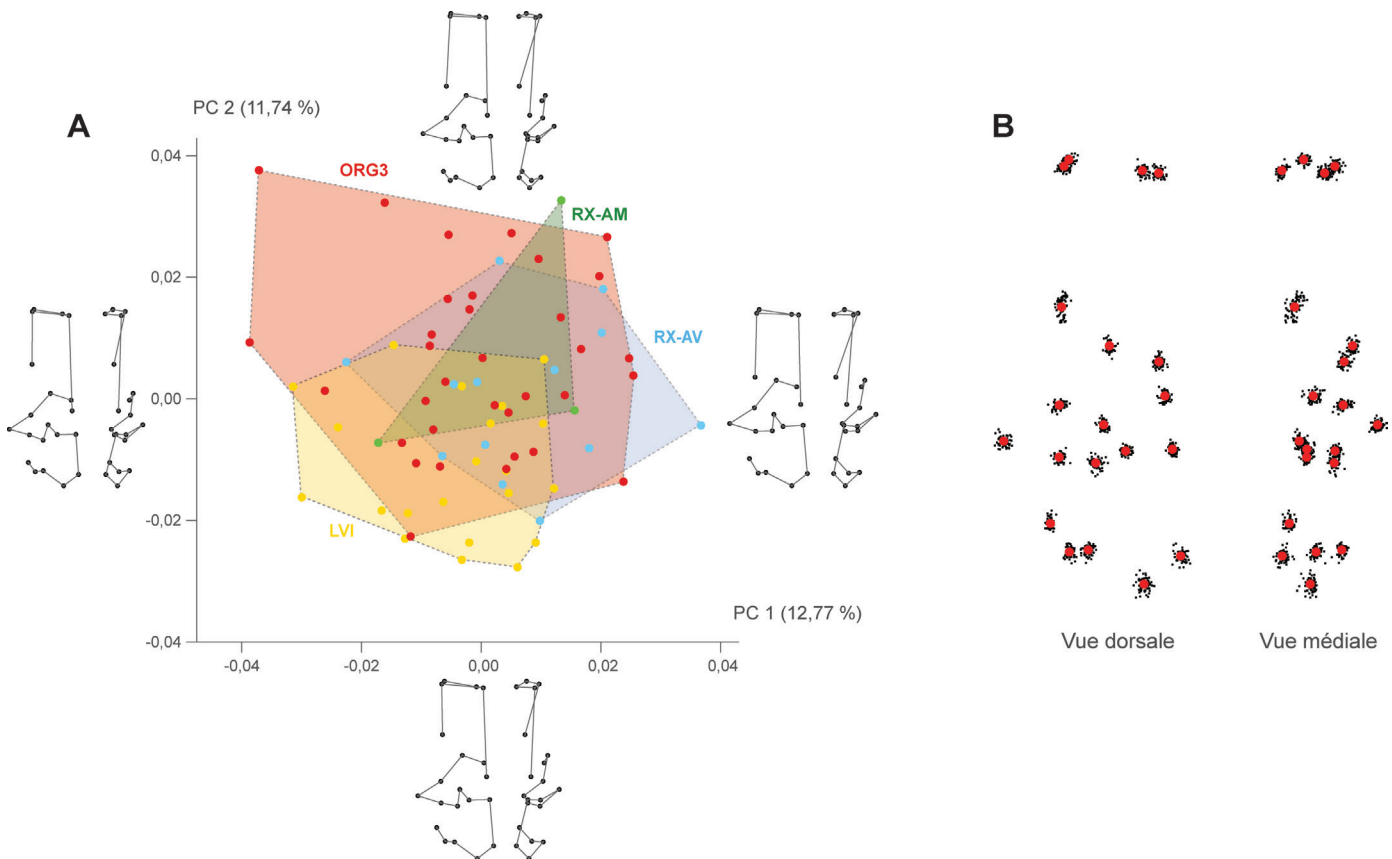
Stade isotopique 7 : 32 calcanéus ont été étudiés à partir des gisements d'Aubais, de la grotte de la Baume Bonne et de la grotte Vaufrey (Tableau 22). Aucune différence significative dans la taille centroïde n'a été relevée entre ces populations (Figure 90 ; Kruskal Wallis avec  $p > 0,05$ ). La variation de la taille centroïde du calcanéus pour ces populations



**Figure 88 :** Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale du calcanéus entre les lapins au stade isotopique 9. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.

concorde avec la variation de la taille corporelle qui tend à augmenter avec la latitude (cf. Figure 75).

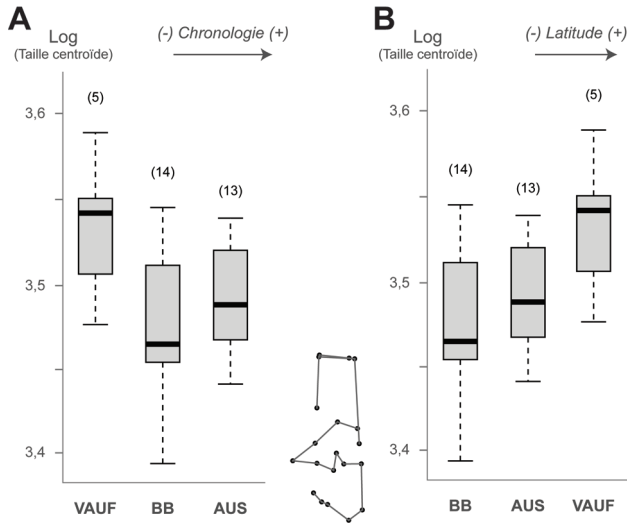
La majorité des calcanéus du gisement d'Aubais et de la grotte de la Baume Bonne possède une conformation voisine. À la grotte Vaufrey, la zone d'articulation avec le talus est plus massive, couplée à un corps du calcanéus proportionnellement plus court, une tubérosité calcanéenne moins large ainsi qu'une apophyse du calcanéus plus robuste dans sa



**Figure 89 :** Morphométrie géométrique 3D sur le calcanéus des lapins au stade isotopiques 9. A : Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation (vues dorsale et médiale) le long des axes 1 (PC1) et 2 (PC2) aux valeurs extrêmes de chaque axe (LVI : Lunel-Viel I ; RX-AV : Igüe des Rameaux, aval ; RX-AM : Igüe des Rameaux, amont ; ORG3 : Orgnac III) ; B : superposition Procruste (points rouges = conformation moyenne obtenue à partir des landmarks).



partie antérieure (Figure 91). L'impact de la taille sur la forme du calcaneus n'aurait agi qu'à hauteur de 3,00 % (permutation  $p < 0,05$ ).



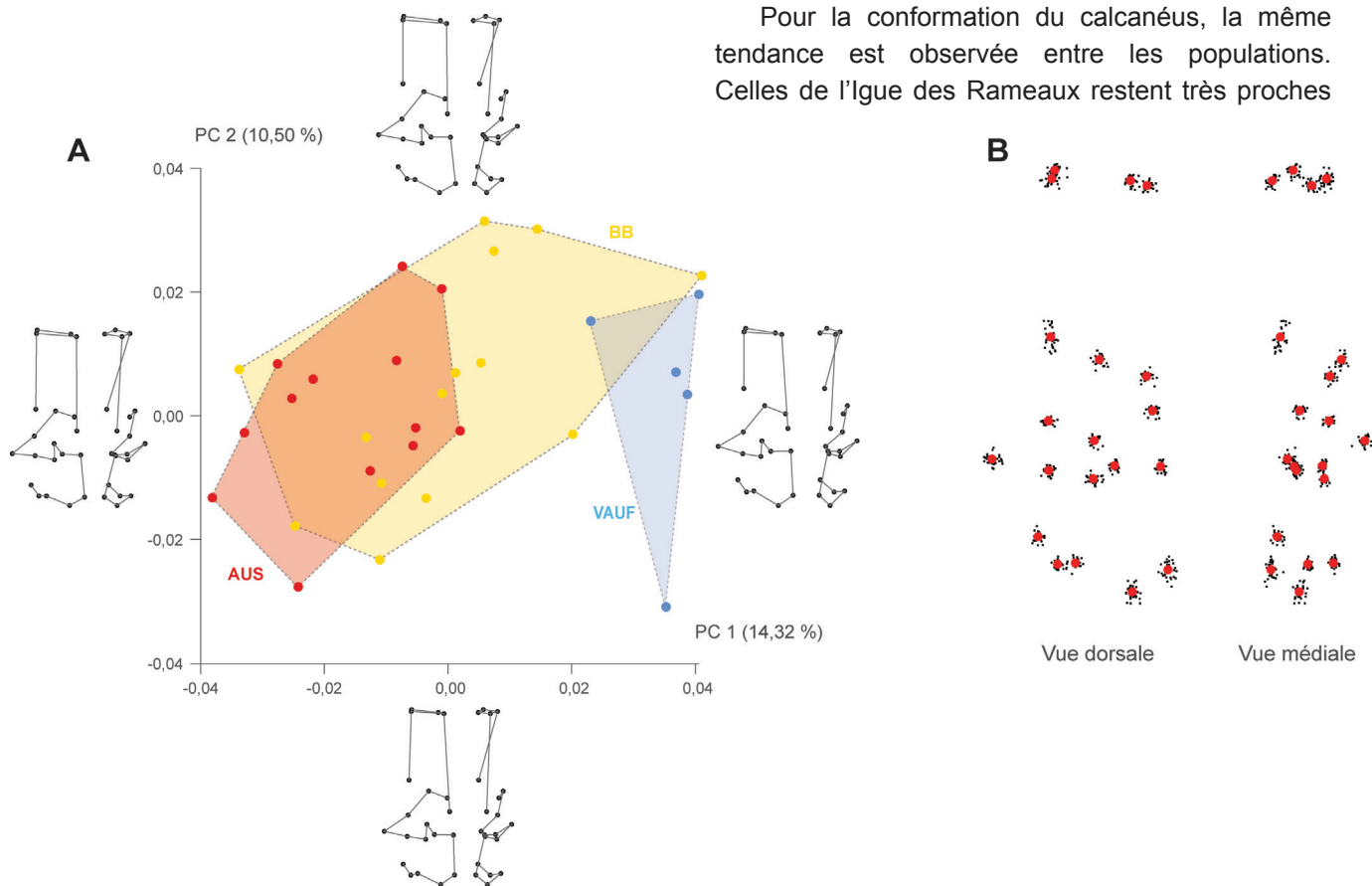
**Figure 90** : Représentation de la taille centroïde (Log) du calcaneus des lapins au stade isotopiques 7. A : Représentation en fonction de la chronologie. B : Représentation en fonction de la latitude. VAUF : Vaufrey ; BB : Baume Bonne ; AUS : Aubais. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.

**d. Comparaison des conformations entre les stades isotopiques du Pléistocène moyen**

La seule comparaison que nous pouvons faire entre les stades isotopiques 11/10 et 9 concerne les populations de lapins du Sud-Est de la France : on a noté que la taille corporelle des individus a significativement varié dans le temps, pendant et entre ces stades. Les lapins sont relativement grands à Terra Amata (stade isotopique 10) et à l'aven d'Ornac III (stade isotopique 9) notamment, tandis que la population de la grotte de Lunel-Viel I (stade isotopique 9), qui serait chronologiquement proche, est clairement de plus petite taille (Figure 75).

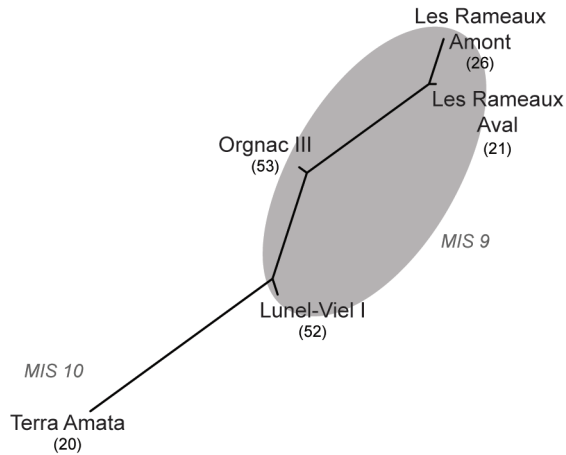
En termes de conformation dentaire, nous observons comme précédemment que les populations de l'Igüe des Rameaux sont proches entre elles, puis avec celle de l'aven d'Ornac III (Figure 92). Ensuite, on retrouve une proximité morphologique entre cette dernière et Lunel-Viel I, Terra Amata semblant plus éloignée biologiquement.

Pour la conformation du calcaneus, la même tendance est observée entre les populations. Celles de l'Igüe des Rameaux restent très proches



**Figure 91** : Morphométrie géométrique 3D sur le calcaneus des lapins au stade isotopiques 7. A : Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation (vues dorsale et médiale) le long des axes 1 (PC1) et 2 (PC2) aux valeurs extrêmes de chaque axe (VAUF : Vaufrey ; BB : Baume Bonne ; AUS : Aubais) ; B : superposition Procruste (points rouges = conformation moyenne obtenue à partir des *landmarks*).

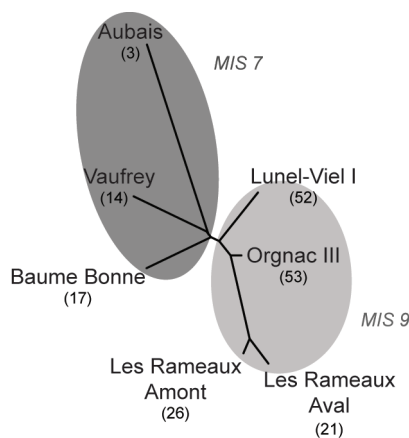




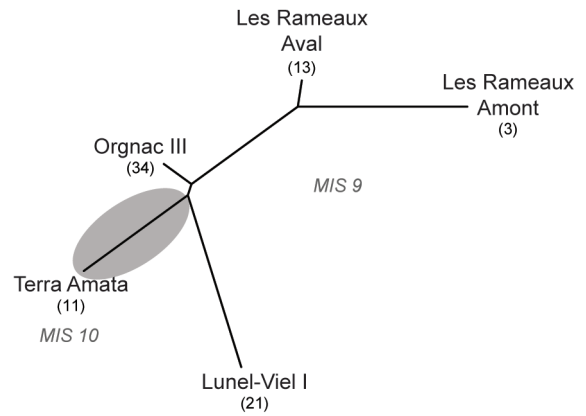
**Figure 92** : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale de la p3 entre les lapins des stades isotopiques 10 et 9. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.

morphologiquement, ainsi qu'avec les lapins de l'aven d'Orgnac III (Figure 93) qui montrent également une certaine proximité morphologique entre les calcanés de cette dernière et de Terra Amata.

Dans le Sud-Ouest de la France, la taille diminue entre les stades isotopiques 9 et 8, comme en témoigne les dimensions plus réduites de la population de La Fage, puis elle augmente de nouveau au stade isotopique 7 (Figure 75). Il est difficile d'appréhender les variations de taille des lapins dans cette région au cours de cet intervalle de temps d'environ 150 ka, en particulier en raison du faible nombre de séries disponibles et d'effectifs limités. Dans le Sud-Est de la France, les lapins de l'aven d'Orgnac III (stade isotopique 9) sont de plus grande taille que ceux retrouvés sur les gisements du stade isotopique 7 d'Aubais et de la grotte de la Baume Bonne, traduisant une diminution de la taille entre deux périodes. Néanmoins, la population de la grotte de Lunel-Viel I est de taille corporelle nettement



**Figure 94** : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale de la p3 entre les lapins des stades isotopiques 9 et 7. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.

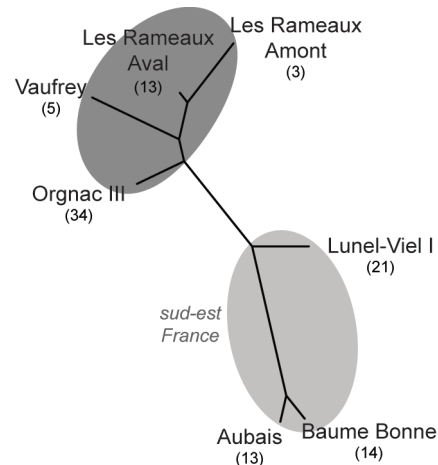


**Figure 93** : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale du calcaneus entre les lapins des stades isotopiques 10 et 9. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.

plus réduite qu'à l'aven d'Orgnac III, montrant qu'à la fin du stade isotopique 9, la taille des lapins pourrait avoir significativement augmenté.

On observe également que les populations du stade isotopique 7 sont plus proches morphologiquement entre elles qu'avec des populations plus anciennes du stade isotopique 9 (Figure 94). Parmi ces dernières, les deux stations de l'Igue des Rameaux sont proches, ainsi qu'avec l'aven d'Orgnac III et enfin Lunel-Viel I.

La conformation du calcaneus révèle un clivage géographique (*i.e.*, latitudinale) plutôt que chronologique (Figure 95). Les populations du Sud-Ouest de la France ont tendance à se ressembler morphologiquement, comme par exemple entre les deux ensembles de l'Igue des Rameaux et de la grotte Vaufrey, mais également entre les populations du Sud-Est de la France de la grotte de la Baume Bonne et du gisement d'Aubais avec la grotte de



**Figure 95** : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale du calcaneus entre les lapins des stades isotopiques 9 et 7. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.

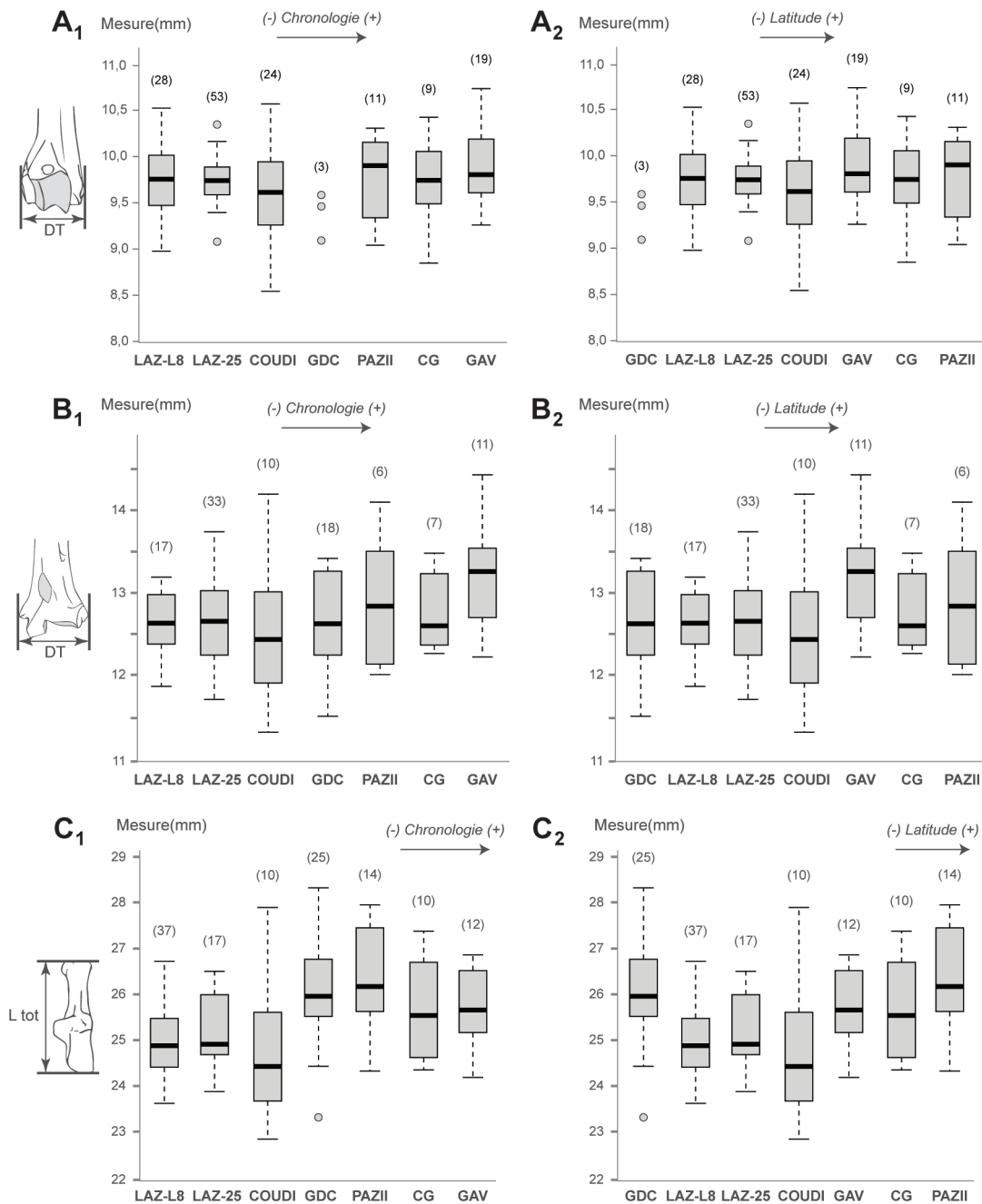
Lunel-Viel. La population de l'aven d'Ornac III, située à une latitude équivalente à celle de l'Igue des Rameaux, présente plus d'affinités biologiques avec les lapins du Sud-Ouest de la France.

### 3. Le genre *Oryctolagus* de la fin du Pléistocène moyen (stade isotopique 6)

#### a. Ostéométrie

À la fin du Pléistocène moyen (stade isotopique 6), peu de variations dans la taille corporelle des populations de lapins sont perceptibles. Dans le

Sud-Est comme dans le Sud-Ouest de la France, la taille des ossements semble être restée globalement stable (Figure 96). Mis à part entre les calcanéus du Lazaret et de Coudoulous I avec ceux de la grotte des Cèdres et de Pech-de-l'Azé II, on note l'absence de différences significatives dans les variations de leur taille au stade isotopique 6 (Tableau 25). Malgré cela, une tendance vers une augmentation progressive de la taille semble se dessiner dans le Sud-Ouest de la France vers la fin du Pléistocène moyen entre le site de Coudoulous I et les gisements chronologiquement plus récents de Pech-de-l'Azé II, Combe-Grenal et Gavaudun (Figure 96 B<sub>1</sub> et C<sub>2</sub>).



**Figure 96** : Représentation de la taille des ossements des lapins au stade isotopique 6. 1 : Représentation en fonction de la chronologie ; 2 : Représentation en fonction de la latitude ; A : Humérus, diamètre transversal distal ; B : Tibia, diamètre transversal distal ; C : Calcaneus, longueur totale. LAZ-L8 : Lazaret (locus 8) ; LAZ-25 : Lazaret (UA25) ; COUDI : Coudoulous I ; GDC : grotte des Cèdres ; PAZII : Pech-de-l'Azé II ; CG : Combe-Grenal ; GAV : Gavaudun. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.

	p-valeur	LAZ-L8	LAZ-25	COUDI	GDC	PAZII	CG
Humérus	LAZ-25	0,29					
	COUDI	0,29	0,45				
	GDC	0,25	0,25	1			
	PAZII	1	0,82	0,77	0,47		
	CG	0,77	0,94	0,77	0,43	0,94	
	GAV	0,94	0,42	0,29	0,25	0,81	0,77
Tibia	LAZ-25	0,98					
	COUDI	0,77	0,77				
	GDC	0,83	1	1			
	PAZII	0,77	0,77	0,77	0,83		
	CG	0,77	0,77	0,77	0,87	1	
	GAV	0,17	0,17	0,29	0,36	0,77	0,77
Calcaneus	LAZ-25	0,30					
	COUDI	0,38	0,18				
	GDC	5,09E-5	0,01	9,74E-3			
	PAZII	4,64E-4	0,02	0,01	0,60		
	CG	0,18	0,80	0,18	0,12	0,09	
	GAV	0,02	0,18	0,09	0,18	0,14	0,55

**Tableau 25** : Résultat du test de Wilcoxon. Comparaison de la taille des ossements de lapins (diamètre transversal distale de l'humérus, diamètre transversal distale de Tibia, longueur totale du calcaneus) entre les populations du stade isotopique 6. LAZ-L8 : Lazaret, locus 8 ; LAZ-25 : Lazaret, UA25 ; COUDI : Coudoulous I ; GDC : Grotte des Cèdres ; PAZII : Pech-de-l'Azé II ; CG : Combe-Grenal ; GAV : Gavaudun. La différence est significative quand  $p < 0,05$ . Les p-valeurs ont été ajustées selon la méthode « Benjamini-Hochberg » (BH).

### b. Morphométrie géométrique 2D sur la p3

Pour cette période, sept collections regroupant 138 p3 ont été étudiées (Tableau 26). Des différences significatives ont été relevées entre la population des Cèdres d'une part, et celle de Combe-Grenal d'autre part, avec l'ensemble des autres populations (Figure 97 ; Wilcoxon avec les  $p < 0,05$ ), et indique que la taille de la p3 a relativement varié tout au long du stade isotopique 6 dans le Sud de la France.

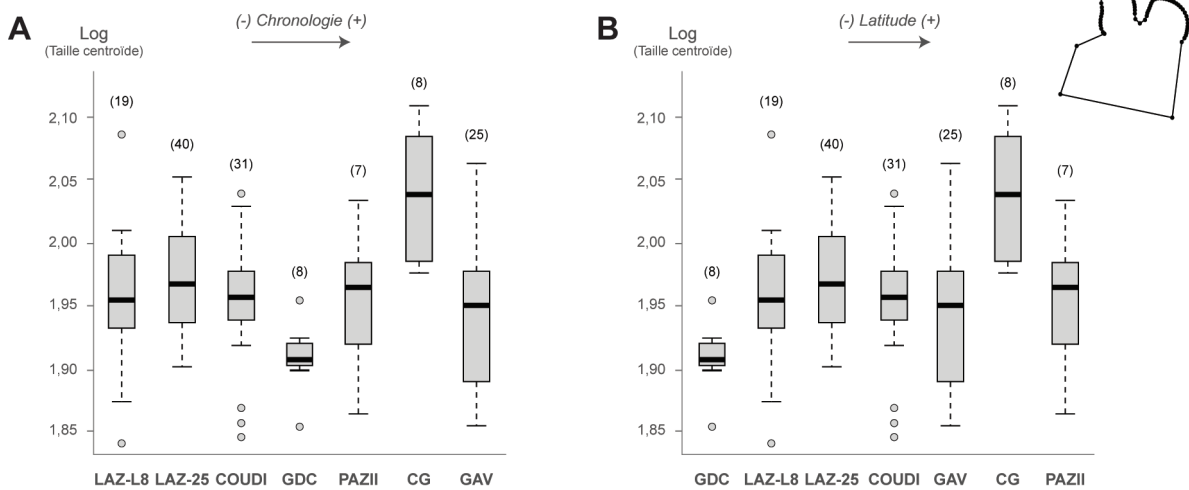
La variation de la conformation de la p3 montre que les individus des deux localités distinctes du Lazaret (locus 8 et UA 25) présentent une conformation similaire (Figure 98 ; MANOVA avec  $p < 0,05$ ). Il en est de même pour les lapins de Combe-Grenal et de Gavaudun, proches morphologiquement et comparables à la conformation dentaire de la population de Pech-de-l'Azé II. Enfin, on notera une proximité morphologique entre les populations de Coudoulous I et de la grotte des Cèdres, qui se rapprochent des autres populations du Sud-Ouest de la France.

Des tendances semblent se dégager quant à la variation principale de la conformation dentaire des populations (Figure 99). Au Lazaret (locus 8 et UA 25), la p3 possède un antéroflexide nettement moins

	p3	Calcaneus
Lazaret locus 8	40	19
Lazaret UA25	19	27
Coudoulous I	31	12
Grotte des Cèdres	8	28
Pèch-de-l'Azé II	7	26
Combe-Grenal	8	15
Gavaudun	25	22

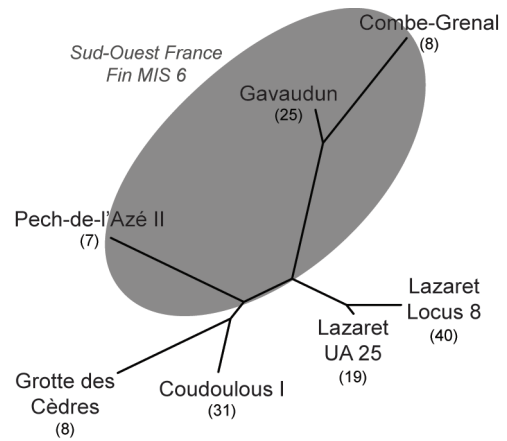
**Tableau 26** : Détail des effectifs (*O. cuniculus*) rapportés au stade isotopique 6, utilisés pour les études en morphométrie géométrique 2D et 3D.

profond, ainsi que des antéroconides asymétriques : l'antéroconide lingual a tendance à être de taille plus réduite et de forme sub-triangulaire. La p3 des lapins de la grotte des Cèdres a tendance à posséder un antéroflexide plus profond et un antéroconide lingual de plus grande taille. Dans le Sud-Ouest de la France, la conformation générale de la p3 de Pech-de-l'Azé II, Combe-Grenal et Gavaudun est rectangulaire et les antéroconides sont davantage symétriques. Chez les individus de Coudoulous I, la forme générale de la p3 est plutôt carrée, rappelant ce que nous avons vu précédemment sur les p3 de la grotte Vaufrey, datées du stade isotopique 7 (cf. Figure 83). En règle générale, la majorité des individus du

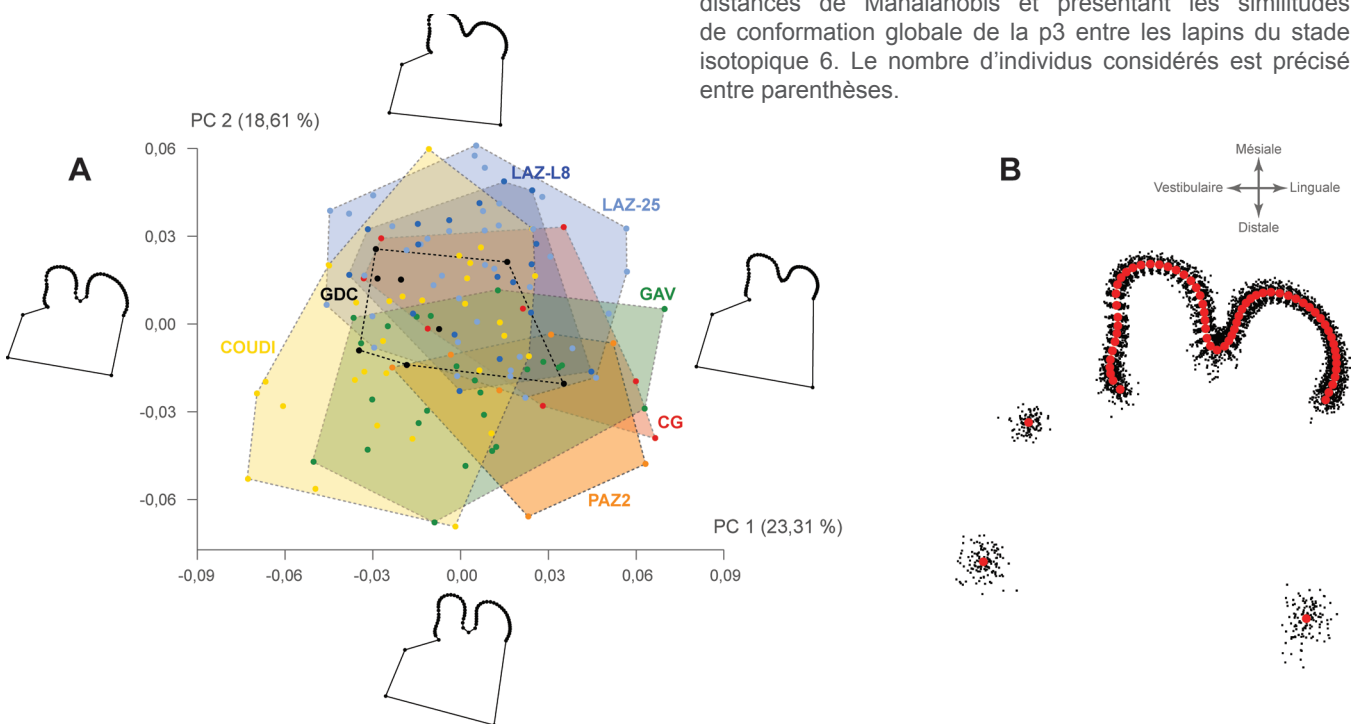


**Figure 97 :** Représentation de la taille centroïde (Log) de la p3 des lapins au stade isotopiques 6. A : Représentation en fonction de la chronologie. B : Représentation en fonction de la latitude. LAZ-L8 : Lazaret (locus 8) ; LAZ-25 : Lazaret (UA25) ; COUDI : Coudoulous I ; GDC : grotte des Cèdres ; PAZII : Pech-de-l'Azé II ; CG : Combe-Grenal ; GAV : Gavaudun. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.

Sud-Ouest de la France (Coudoulous I, Pech-de-l'Azé, Combe-Grenal et Gavaudun) possèdent un paraflexide marqué et un antéroflexide plus profond que ce qui observé chez les populations du Sud-Est de la France. À travers cette représentation, nous constatons que la population de Coudoulous I partage des caractéristiques morphologiques avec les autres lapins analysés du Sud-Ouest de la France d'une part et du Sud-Est de la France d'autre part. Finalement, la taille a faiblement influencé la forme de la p3 (2,48 %, permutation  $p < 0,05$ ).



**Figure 98 :** Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale de la p3 entre les lapins du stade isotopique 6. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.



**Figure 99 :** Morphométrie géométrique 2D sur la p3 des lapins au stade isotopique 6. A : Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 (PC1) et 2 (PC2) aux valeurs extrêmes de chaque axe (LAZ-L8 : Lazaret, locus 8 ; LAZ-25 : Lazaret, UA25 ; COUDI : Coudoulous I ; GDC : grotte des Cèdres ; PAZII : Pech-de-l'Azé II ; CG : Combe-Grenal ; GAV : Gavaudun) ; B : superposition Procruste (points rouges = conformation moyenne obtenue à partir des landmarks et semilandmarks).

**c. Morphométrie géométrique 3D sur le calcanéus**

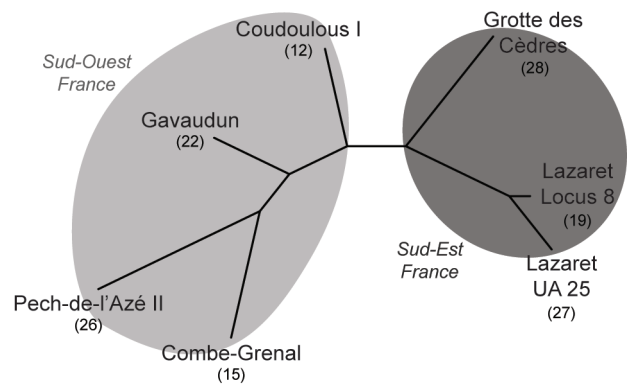
Nous avons analysé 149 calcanéus provenant de ces mêmes sept unités stratigraphiques. Des différences significatives de taille sont mises en évidence entre les deux populations fossiles de la grotte du Lazaret et Gavaudun, Pech-de-l'Azé II et la grotte des Cèdres (Figure 100 ; Kruskal Wallis avec  $p < 0,05$  ; Tableau 27). Les résultats obtenus par la morphométrie géométrique 3D pour la taille centroïde du calcanéus sont conformes à l'étude biométrique précédente (cf. Figure 96) : elle tend légèrement à augmenter au cours du stade isotopique 6.

La structuration phénotypique entre l'Est et l'Ouest de la France est plus marquée par les résultats sur la conformation générale du calcanéus que sur la taille. Les individus du Lazaret et de la grotte des Cèdres possèdent une conformation très proche. Il en est de même entre les lapins de Combe-Grenal et ceux du Pech-de-l'Azé II, ainsi qu'entre ceux de Gavaudun et de Coudoulous I (Figure 101 ; MANOVA avec  $p < 0,05$ ).

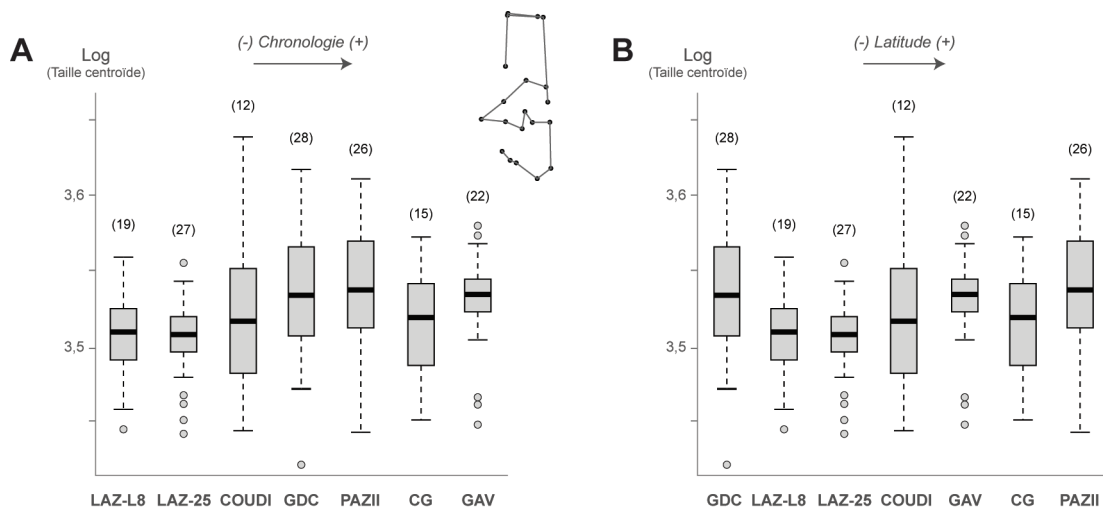
Dans le Sud-Est de la France et plus particulièrement au Lazaret, le calcanéus possède en proportion une tubérosité calcanéenne plus courte, un corps et une zone articulaire plus massive (Figure 102). Dans le Sud-Ouest de la France, le calcanéus est globalement plus large. Enfin, on considère l'impact de la taille sur la forme du calcanéus comme étant très limité (1,49 %, permutation  $p < 0,05$ ).

p-valeur	CG	COUDI	GAV	GDC	LAZ-25	LAZ-L8
COUDI	0,87					
GAV	0,47	0,73				
GDC	0,37	0,53	0,87			
LAZ-25	0,37	0,66	<b>0,01</b>	<b>0,01</b>		
LAZ-L8	0,47	0,73	<b>0,01</b>	<b>0,02</b>	0,98	
PAZII	0,37	0,47	0,73	0,87	<b>0,01</b>	<b>0,02</b>

**Tableau 27** : Résultat du test de Wilcoxon. Comparaison de la taille centroïde du calcanéus entre les différentes populations de lapins au stade isotopique 6. CG : Combe-Grenal ; COUDI : Coudoulous I ; GAV : Gavaudun ; GDC : Grotte des Cèdres ; LAZ-L8 : Lazaret, locus 8 ; LAZ-25 : Lazaret, UA25 ; PAZII : Pech-de-l'Azé II. La différence est significative quand  $p < 0,05$  (en gras). Les p-valeurs ont été ajustées selon la méthode « Benjamini-Hochberg » (BH).

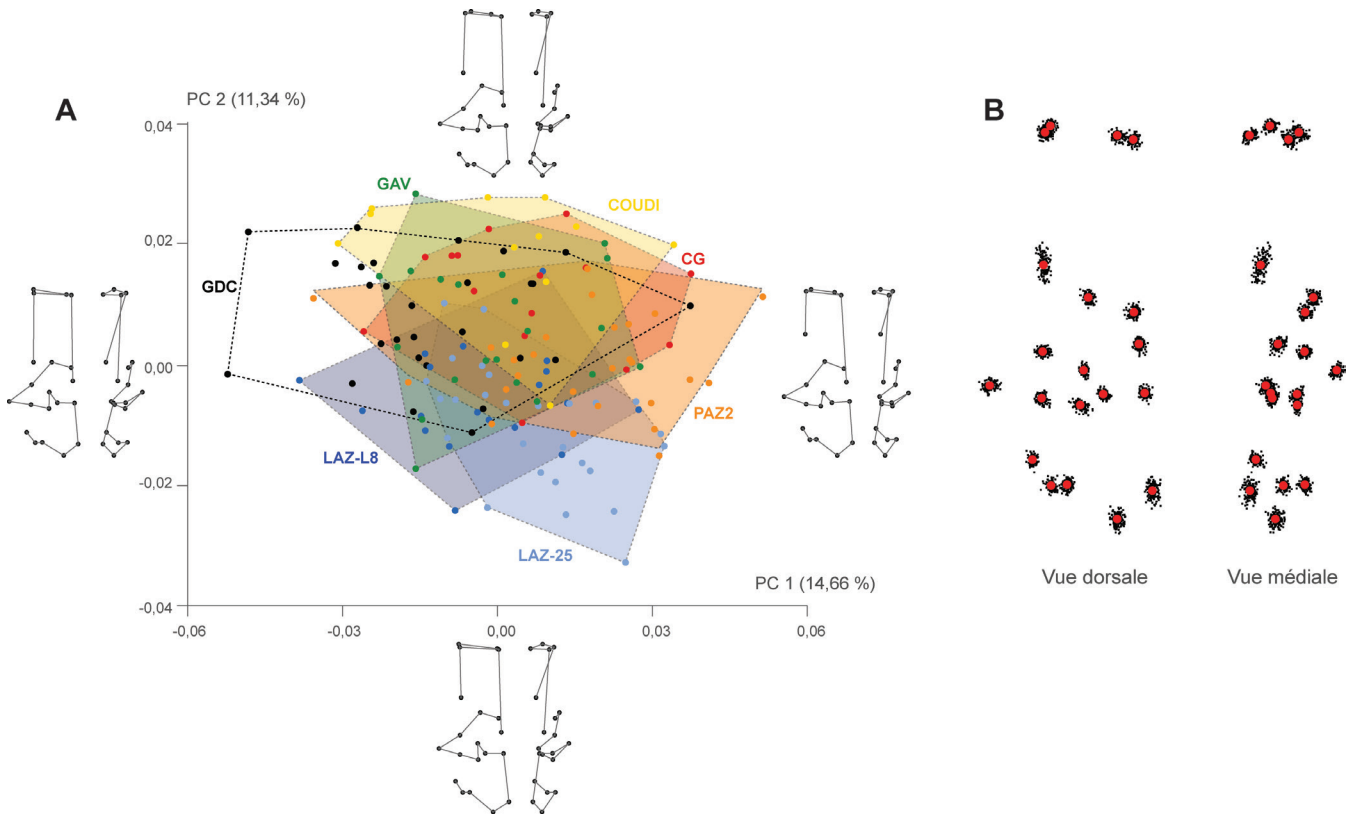


**Figure 101** : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale du calcanéus entre les lapins du stade isotopique 6. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.



**Figure 100** : Représentation de la taille centroïde (Log) du calcanéus des lapins au stade isotopiques 6. A : Représentation en fonction de la chronologie. B : Représentation en fonction de la latitude. LAZ-L8 : Lazaret (locus 8) ; LAZ-25 : Lazaret (UA25) ; COUDI : Coudoulous I ; GDC : grotte des Cèdres ; PAZII : Pech-de-l'Azé II ; CG : Combe-Grenal ; GAV : Gavaudun. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.





**Figure 102 :** Morphométrie géométrique 3D sur le calcaneus des lapins au stade isotopiques 6. A : Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation (vues dorsale et médiale) le long des axes 1 (PC1) et 2 (PC2) aux valeurs extrêmes de chaque axe (LAZ-L8 : Lazaret, locus 8 ; LAZ-25 : Lazaret, UA25 ; COUDI : Coudoulous I ; GDC : grotte des Cèdres ; PAZII : Pech-de-l'Azé II ; CG : Combe-Grenal ; GAV : Gavaudun) ; B : superposition Procruste (points rouges = conformation moyenne obtenue à partir des *landmarks*).

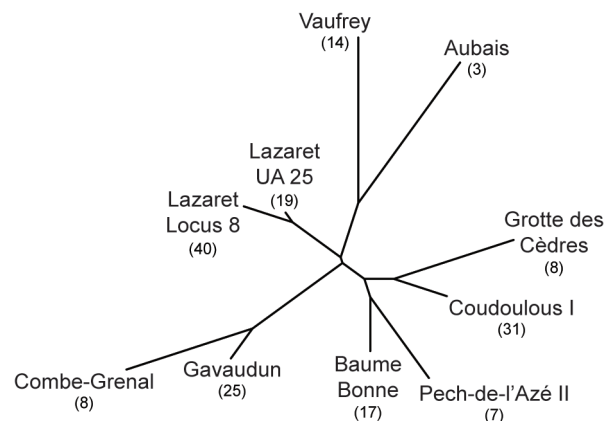
**d. Comparaison des conformations entre les stades isotopiques 7 et 6**

Dans le Sud-Ouest de la France, la population de la grotte Vaufrey a une taille globalement comparable (voir légèrement plus petite pour l'humérus) à celle de Coudoulous I (Figure 103). Mais une taille des ossements plus importante à la fin du stade isotopique 6 nous indique une augmentation progressive de la taille à la fin du Pléistocène moyen dans cette région. Cette tendance semble s'observer également dans le Sud-Est de la France puisque les individus des gisements d'Aubais et de la grotte de la Baume Bonne (stade isotopique 7) sont de plus petite taille qu'au Lazaret et à la grotte des Cèdres (stade isotopique 6). En revanche dans la péninsule Ibérique, nous ne disposons d'aucune donnée nous permettant de discuter d'un phénomène analogue dans les variations de taille entre les stades isotopiques 7 et 6.

La conformation dentaire des lapins de la grotte du Lazaret se rapproche de celles de la grotte Vaufrey et du gisement d'Aubais, datés du stade isotopique 7 (Figure 104). On peut noter également que les dents de la grotte de la Baume Bonne sont très proches des dents des sites

aquitains rapportés au stade isotopique 6. À travers cette analyse, aucune distinction chronologique ni géographique n'est possible indiquant qu'une autre source est certainement responsable de la variation phénotypique (e.g., écotype).

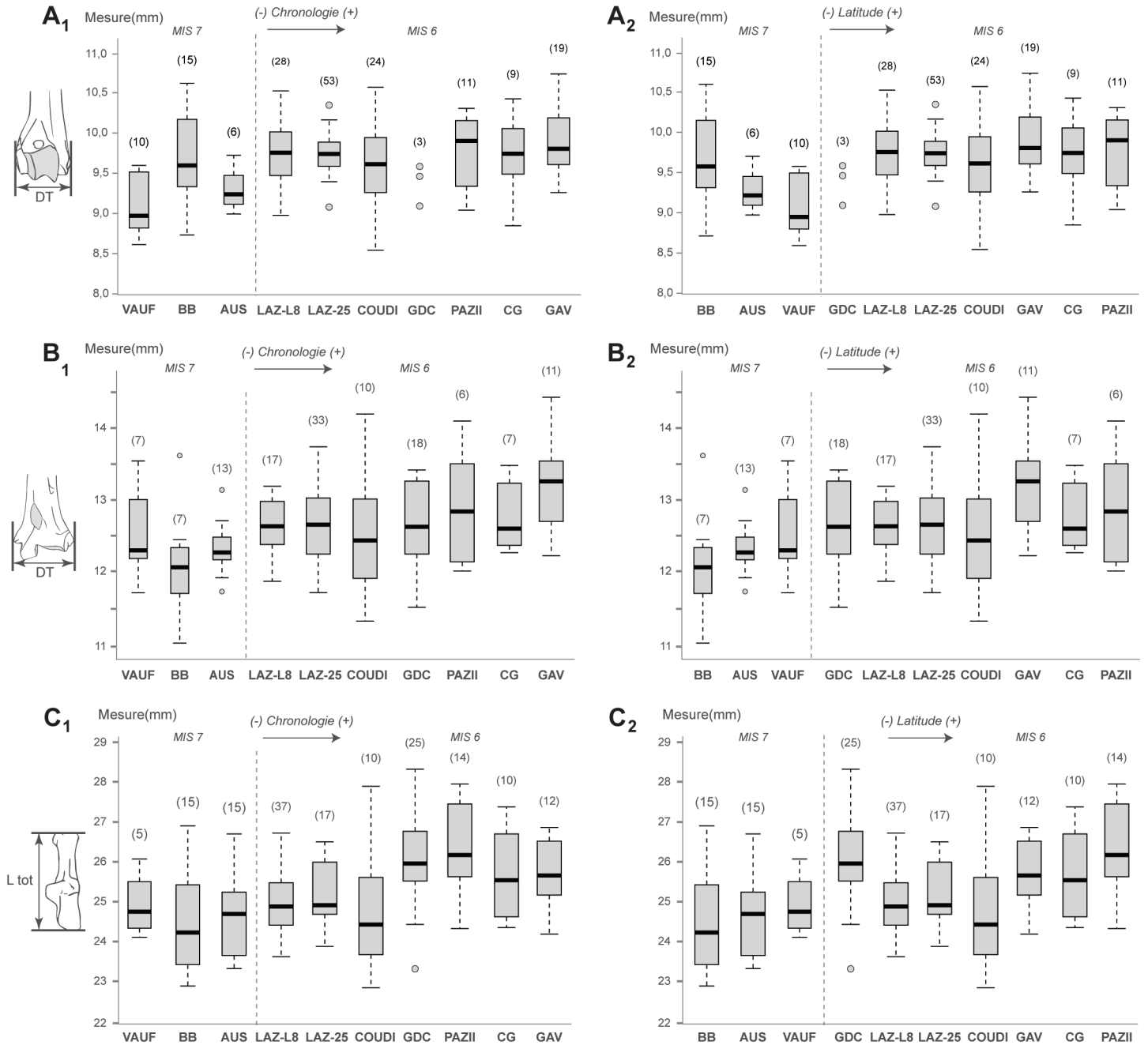
Grâce à l'étude morphométrique du calcaneus, on observe en revanche une séparation est-ouest entre les populations considérées, qu'elles soient



**Figure 104 :** Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale de la p3 entre les lapins des stades isotopiques 7 et 6. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.

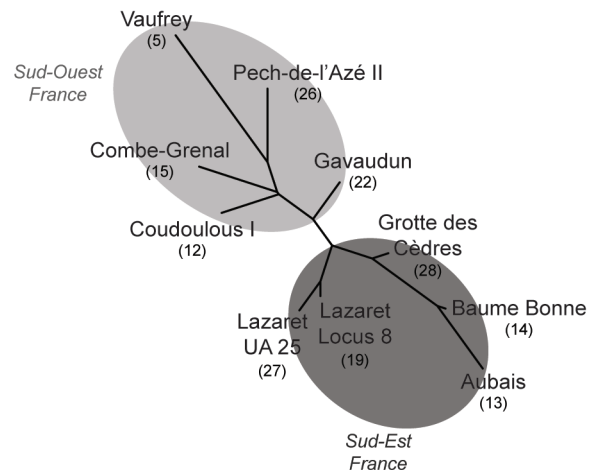


## Chapitre 4 - Les populations fossiles



**Figure 103 :** Représentation de la taille des ossements des lapins aux stades isotopiques (MIS) 7 à 6. 1 : Représentation en fonction de la chronologie ; 2 : Représentation en fonction de la latitude ; A : Humérus, diamètre transversal distal ; B : Tibia, diamètre transversal distal ; C : Calcaneus, longueur totale. VAUF : Vaufrey ; BB : Baume Bonne ; AUS : Aubais ; LAZ-L8 : Lazaret (locus 8) ; LAZ-25 : Lazaret (UA25) ; COUDI : Coudoulous I ; GDC : grotte des Cèdres ; PAZII : Pech-de-l'Azé II ; CG : Combe-Grenal ; GAV : Gavaudun. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.

du stade isotopique 7 ou du stade 6 (Figure 105). Contrairement à ce qu'on observe pour la p3, cette étude nous démontre donc une origine plutôt géographique dans la variation de la conformation du calcaneus plutôt que chronologique entre les stades isotopiques 7 et 6. L'ensemble des données biométriques et morphométriques acquises sur cet intervalle chronologique nous renseigne sur la complexité apparente de l'évolution des lapins dans le Sud de la France (*i.e.*, continuité de peuplement ou isolement géographique).



**Figure 105 :** Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale du calcaneus entre les lapins des stades isotopiques 7 et 6. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.

## 4. Le genre *Lepus* du Pléistocène moyen

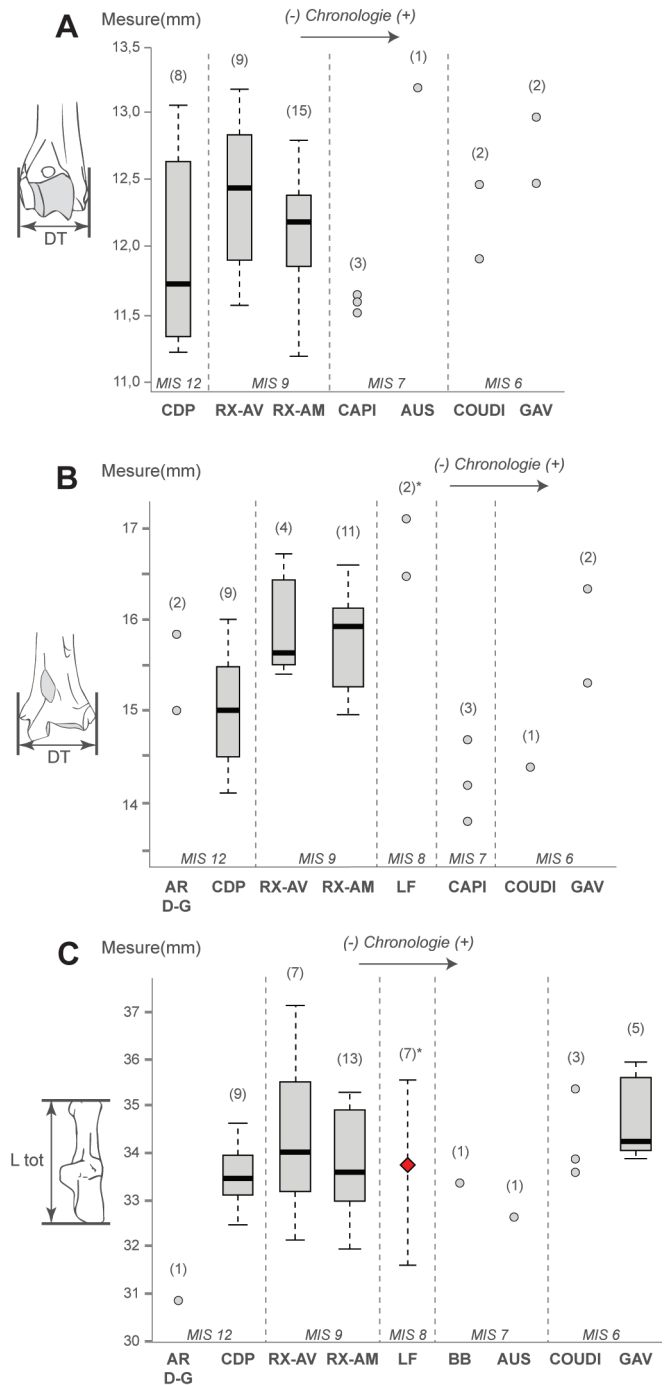
### a. Ostéométrie

Le nombre de sites (N = 9), de restes (N = 325) et d'individus (N = 57) de lièvres étudiés dans ce travail et datant du Pléistocène moyen est assez limité (cf. Tableau 3). Les plus anciens lièvres de notre échantillon sont datés du stade isotopique 12. Ainsi, nous avons débuté notre étude par l'analyse ostéométrique des individus de cette période, entre les stades isotopiques 12 et 6.

Au stade isotopique 12, les individus de Camp de Peyre sont plus grands que ceux de la grotte de la Caune de l'Arago, ce qui pourrait indiquer qu'ils suivent la loi de Bergmann (Figure 106). Par la suite, durant le stade isotopique 9, les lièvres présentent une taille corporelle plus importante. Les individus du locus aval du l'igue des Rameaux sont légèrement plus grands que ceux provenant du locus amont. Bien que les effectifs soient réduits, il semblerait qu'il y ait une tendance à une augmentation progressive de la taille des lièvres entre les stades isotopiques 12 et 9. Peu de données peuvent nous renseigner sur les variations de taille des lièvres entre les stades isotopiques 9 et 6, mais ceux-ci seraient de taille plus importante vers la fin du Pléistocène moyen (Gavaudun ; stade isotopique 6).

### b. Distinction taxinomique chez les lièvres à partir de la morphométrie géométrique 2D sur la p3

Nous avons souhaité, en premier, lieu vérifier nos déterminations taxinomiques de lièvres sur les gisements considérés grâce à notre modèle discriminant réalisé à partir des populations actuelles (cf. Chapitre 3 : Figure 38). Le modèle discriminant trouve une identification taxinomique correcte à partir de la p3 pour plus de 94 % des cas après validation croisée (Tableau 28). Cela démontre que ce modèle est capable d'identifier avec précision la majorité des taxons fossiles périméditerranéens du genre *Lepus* (i.e., *L. capensis*, *L. europaeus*, *L. granatensis* et *L. timidus*) avec une probabilité de faux positifs de 6 %. Les erreurs de classement rencontrées concernent le plus souvent des inversions entre *L. capensis*, *L. europaeus* et *L. granatensis*. Dans les sites du Pléistocène supérieur marocain, le modèle a assigné l'individu du gisement d'El Mnasra à *L. europaeus*, tandis que les deux individus de Tamaris I et de la grotte des Félines ont été assignés à *L. granatensis*. Ces erreurs de classification doivent



**Figure 106** : Représentation de la taille des ossements des lièvres variables aux stades isotopiques (MIS) 12 à 6. A : Humérus, diamètre transversal distal ; B : Tibia, diamètre transversal distal ; C : Calcanéus, longueur totale. AR D-G : Arago (couches D à G) ; CDP : Camp de Peyre ; RX-AV : Igue des Rameaux (station aval) ; RX-AM : Igue des Rameaux (station amont) ; LF : La Fage (\*données d'après Donard, 1982) ; CAPI : grotte Capi ; BB : Baume Bonne ; AUS : Aubais ; COUDI : Coudoulous I ; GAV : Gavaudun. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses (excepté pour La Fage où il s'agit du nombre de restes mesurés ; le losange rouge indique la moyenne de l'échantillon).

toutefois être pondérées car ces deux derniers taxons sont totalement absents d'Afrique du Nord. Cette erreur peut être due, d'une part, à la grande variabilité morphologique intraspécifique, ainsi qu'à

Site	Période	Espèce	Total	Classification correcte		Erreur de classification		Nombre de spécimen mal classé			
				N	%	N	%	<i>L. capensis</i>	<i>L. europaeus</i>	<i>L. granatensis</i>	<i>L. timidus</i>
Aven des Planes	MIS 1	<i>L. europaeus</i>	6	4	67	2	33	0	-	0	2
Igue du Gral	MIS 1	<i>L. europaeus</i>	1	1	100	0	0	0	-	0	0
Pont d'Ambon	MIS 2	<i>L. timidus</i>	1	1	100	0	0	0	0	0	-
Le Morin	MIS 2	<i>L. timidus</i>	1	1	100	0	0	0	0	0	-
Aven des Planes	MIS 2	<i>L. timidus</i>	12	12	100	0	0	0	0	0	-
Coulet des Roches	MIS 2	<i>L. timidus</i>	38	37	97	1	3	0	1	0	-
Igue du Gral	MIS 2	<i>L. timidus</i>	26	26	100	0	0	0	0	0	-
Tournal	MIS 2	<i>L. timidus</i>	5	5	100	0	0	0	0	0	-
Cova de les Cendres	MIS 2	<i>L. granatensis</i>	3	1	33	2	67	1	1	-	0
Tamaris 1	MIS 2	<i>L. capensis</i>	1	0	0	1	100	-	0	1	0
El Harhoura	MIS 2	<i>L. capensis</i>	2	2	100	0	0	-	0	0	0
El Mnasra	MIS 2	<i>L. capensis</i>	1	0	0	1	100	-	1	0	0
Grotte des Félines	MIS 3	<i>L. capensis</i>	3	2	67	1	33	-	0	1	0
Jaurens	MIS 3	<i>L. timidus</i>	3	3	100	0	0	0	0	0	-
Regourdou	MIS 3	<i>L. timidus</i>	19	19	100	0	0	0	0	0	-
Coudoulous II	MIS 3	<i>L. timidus</i>	20	20	100	0	0	0	0	0	-
Canyars	MIS 3	<i>L. granatensis</i>	1	1	100	0	0	0	0	-	0
Les Canalettes	MIS 5	<i>L. timidus</i>	1	1	100	0	0	0	0	0	-
Gavaudun	MIS 6	<i>L. timidus</i>	16	15	94	1	6	0	1	0	-
Coudoulous I	MIS 6	<i>L. timidus</i>	4	4	100	0	0	0	0	0	-
Capi	MIS 7	<i>L. timidus</i>	2	2	100	0	0	0	0	0	-
Aubais	MIS 7	<i>L. timidus</i>	1	1	100	0	0	0	0	0	-
Baume Bonne	MIS 7	<i>L. timidus</i>	1	1	100	0	0	0	0	0	-
Vaufrey	MIS 7	<i>L. timidus</i>	1	1	100	0	0	0	0	0	-
Les Rameaux Aval	MIS 9	<i>L. timidus</i>	2	2	100	0	0	0	0	0	-
Les Rameaux Amont	MIS 9	<i>L. granatensis</i>	9	7	78	2	22	1	1	-	0
Les Rameaux Aval	MIS 9	<i>L. granatensis</i>	4	4	100	0	0	0	0	-	0
Camp de Peyre	MIS 12	<i>L. timidus</i>	3	3	100	0	0	0	0	0	-
Caune de l'Arago	MIS 12	<i>L. timidus</i>	4	4	100	0	0	0	0	0	-
<b>TOTAL</b>			<b>191</b>	<b>180</b>	<b>94</b>	<b>11</b>	<b>6</b>	<b>2</b>	<b>5</b>	<b>2</b>	<b>2</b>

**Tableau 28** : Pourcentage et détail des classifications après validation croisée pour l'analyse discriminante de la p3 pour chaque espèce de lièvre. MIS : Stade Isotopique Marin.

notre échantillon de comparaison relativement limité d'autre part. Cela confirme la difficulté de classer correctement les p3 de ces trois taxons (cf. Figure 21).

Une erreur est également trouvée pour l'aven du Coulet des Roches (N = 38) ainsi que pour Gavaudun (N = 16) : un *L. europaeus* a été assigné à un *L. timidus* sur chacun des sites. À l'aven des Planes (N = 18), l'inverse est observé. Cette fois, deux *L. timidus* ont été assignés au lieu de *L. europaeus*. Sur le site de la Cova de les Cendres en Espagne, sur les trois individus *L. granatensis* observés, le modèle assigne un *L. granatensis*, un *L. europaeus* et un *L. capensis*. Au total, le modèle a mal classé 11 p3 sur les 191 analysées. Dans le cas d'une application au registre fossile, certaines de ces erreurs peuvent être corrigées taxinomiquement

puisque *L. europaeus*, *L. granatensis* et *L. timidus* ne sont pas (et n'ont certainement jamais été) présents en Afrique du Nord, de même que *L. capensis* n'a jamais été présent en Europe. Ainsi dans la présente étude, seulement 4 erreurs de classification, entre *L. europaeus* et *L. timidus* (une erreur à Gavaudun, une erreur au Coulet des Roches et deux erreurs à l'aven des Planes), peuvent être préjudiciables pour identifier les espèces fossiles. Nous pensons que cette inversion peut difficilement être commise en anatomie descriptive car les deux taxons présentent une morphologie de p3 caractéristique et vraiment distincte (cf. Figure 21). Bien que les erreurs retrouvées ici soient peu nombreuses, la description morphologique des individus pour leur attribution taxinomique reste un préalable indispensable, notamment pour les individus sortant légèrement de la variabilité.

### c. Morphométrie géométrique 2D sur la p3 des lièvres variables

Notre analyse a donc permis de confirmer les attributions taxinomiques sur chacun des sites du Pléistocène moyen. Nous avons identifié la présence du lièvre variable, *L. timidus*, sur les gisements du stade isotopique 12 de la Caune de l'Arago et de Camp de Peyre, ainsi que sur les gisements de la fin de Pléistocène moyen de Coudoulous I, de Gavaudun, d'Aubais, de la Baume Bonne, de la grotte Capi et de la grotte Vaufrey. En revanche, seules deux p3 sur six de l'Igüe des Rameaux (locus aval) sont attribuables à ce taxon, le reste du matériel (amont et aval) étant attribuable au lièvre ibérique, *L. granatensis* (Figure 107). Ainsi, afin de mieux établir des liens phénotypiques entre les séries de cette période et devant le faible nombre d'individus recensés, nous nous concentrons ci-dessous uniquement sur l'étude morphométrique des restes de *L. timidus*.

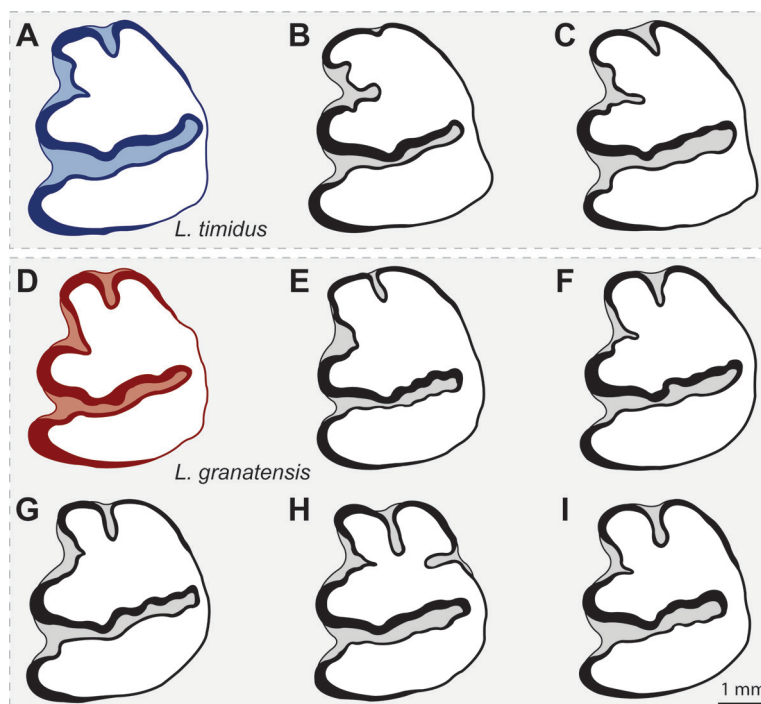
Très peu de p3 (N = 34) ont pu être récoltées et analysées à partir de ces neuf gisements du Pléistocène moyen (Tableau 29). Aucune différence significative de la taille centroïde n'a été relevée entre les lièvres du Pléistocène moyen, certainement due à une relative stabilité de cette dernière tout au long de cette période (Figure 108 ; Kruskal Wallis avec  $p = 0,06$ ). Ce constat est similaire à nos observations précédentes sur la taille des éléments postcrâniens,

		p3	Calcanéus
MIS 12	Camp de Peyre	3	9
	Arago D-G	4	1
MIS 9	Les Rameaux Aval	2	-
MIS 7	Vaufrey	1	-
	Capi	2	-
	Baume Bonne	1	1
	Aubais	1	1
MIS 6	Coudoulous I	4	4
	Gavaudun	16	5

**Tableau 29** : Détail des effectifs (*L. timidus*) rapportés au Pléistocène moyen, utilisés pour les études en morphométrie géométrique 2D et 3D.

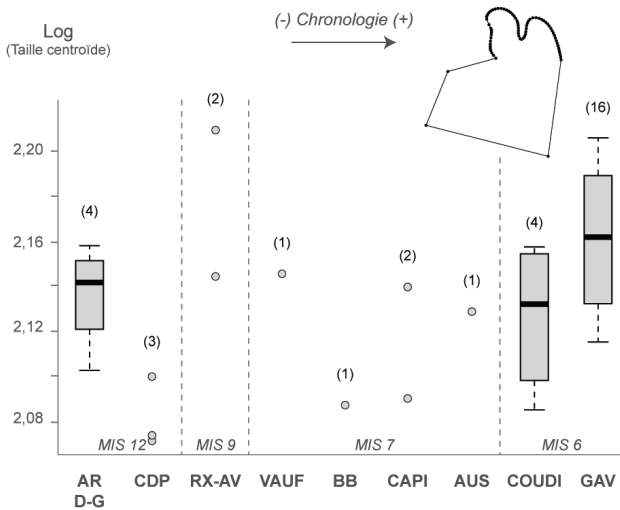
voire même à une légère augmentation entre le début du Pléistocène moyen et la fin de celui-ci (cf. Figure 106).

La structuration de la variation phénotypique indique une plus grande proximité morphologique entre les individus des stades isotopique 7 (Capi, Baume Bonne, Vaufrey, Aubais) et 6 (Gavaudun Coudoulous), ainsi qu'avec les lièvres variables du stade isotopique 9 de l'Igüe des Rameaux (Figure 109 ; MANOVA avec  $p < 0,05$ ). Les individus du stade isotopique 12 de Camp de Peyre et de la Caune de l'Arago semblent quant à eux de conformation proche. En revanche, nous ne distinguons aucune distinction dans la répartition géographique à travers cette classification.



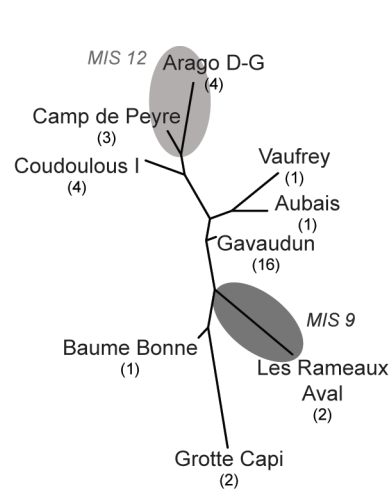
**Figure 107** : p3 des lièvres du gisement de l'Igüe des Rameaux. A : *L. timidus* actuel ; B-C : *L. timidus* de l'Igüe des Rameaux ; D : *L. granatensis* actuel ; E-I : *L. granatensis* de l'Igüe des Rameaux.

## Chapitre 4 - Les populations fossiles



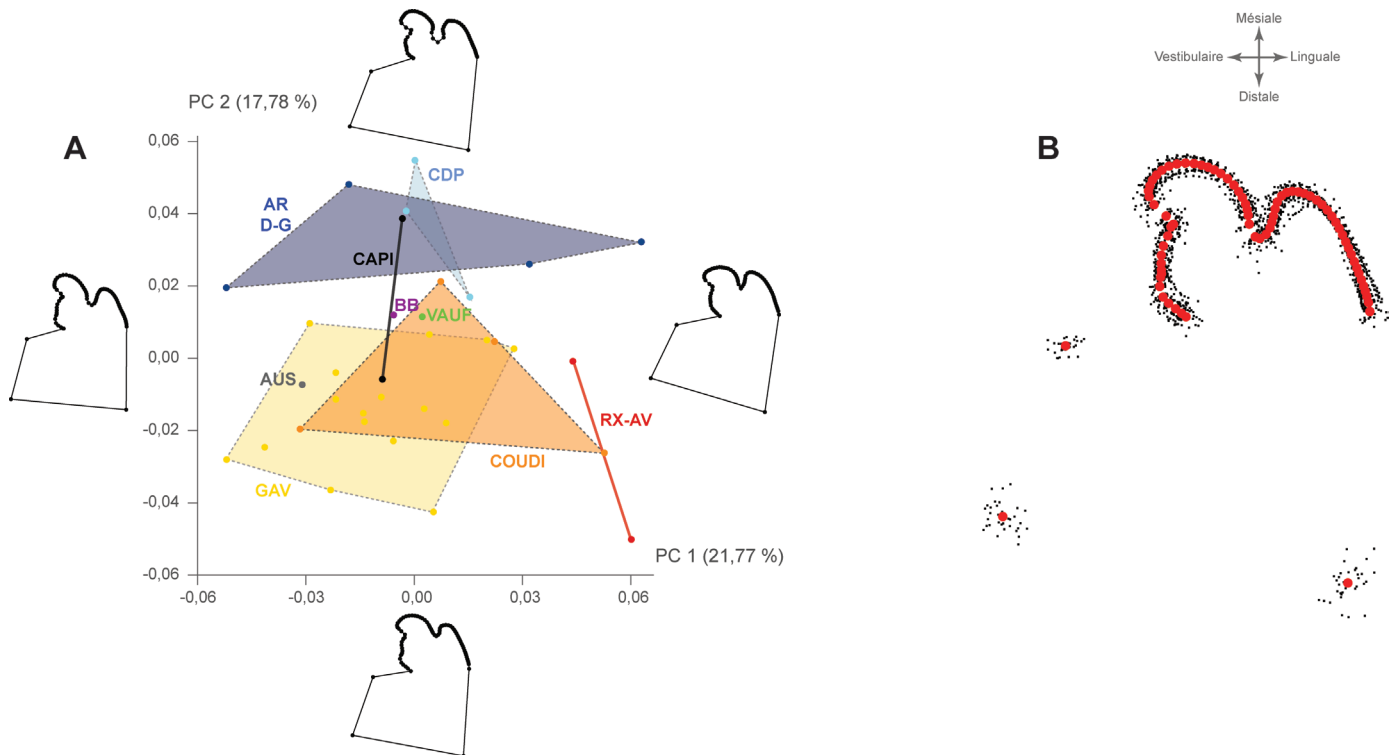
**Figure 108 :** Représentation de la taille centroïde (Log) de la p3 des lièvres variables aux stades isotopiques (MIS) 12 à 6. AR D-G : Arago (couches D à G) ; CDP : Camp de Peyre ; RX-AV : Igue des Rameaux (aval) ; VAUF : Vaufrey ; CAPI : grotte Capi ; BB : Baume Bonne ; AUS : Aubais ; COUDI : Coudoulous I ; GAV : Gavaudun. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.

Les lièvres variables de Camp de Peyre et de la Caune de l'Arago se démarquent légèrement d'un point de vue de la conformation dentaire (Figure 110). En effet, leurs p3 sont moins allongées selon l'axe mésio-distal, ce qui confère une surface occlusale davantage carrée que rectangulaire. Le protoflexide est moins profond et marque donc un angle moins aigu que sur les p3 des lièvres de la fin du Pléistocène moyen. L'autre particularité que l'on peut remarquer,



**Figure 109 :** Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale de la p3 entre les lièvres variables des stades isotopiques (MIS) 12 à 6. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.

est la présence d'un antéroflexide plus profond et d'un antéroconide lingual plus développé que ce que l'on a coutume de voir chez les lièvres variables. Les lièvres de l'Igue des Rameaux sont caractérisés par des antéroconides relativement plus réduits et un antéroflexide court. L'allométrie rencontrée ici s'élève à 7,72 % (permutation  $p < 0,05$ ). La taille aurait donc eu un effet non-négligeable sur la conformation des p3.

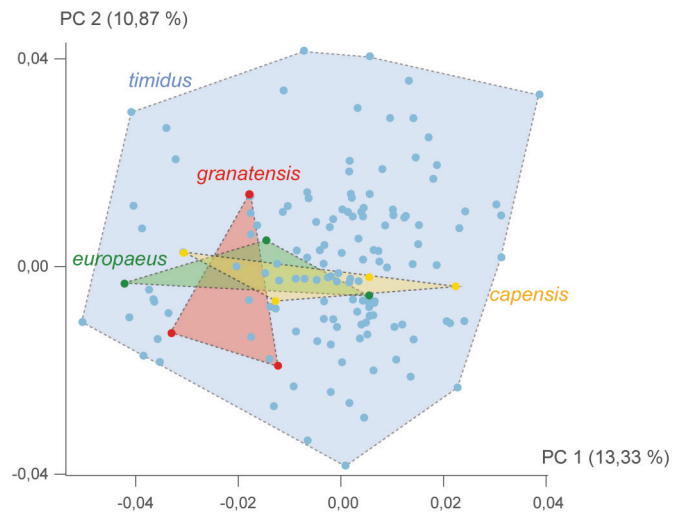


**Figure 110 :** Morphométrie géométrique 2D sur la p3 des lièvres variables aux stades isotopiques 12 à 6. A : Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 (PC1) et 2 (PC2) aux valeurs extrêmes de chaque axe (AR D-G : Arago, couches D à G ; CDP : Camp de Peyre ; RX-AV : Igue des Rameaux, aval ; VAUF : Vaufrey ; CAPI : grotte Capi ; BB : Baume Bonne ; AUS : Aubais ; COUDI : Coudoulous I ; GAV : Gavaudun) ; B : superposition Procruste (points rouges = conformation moyenne obtenue à partir des *landmarks* et *semilandmarks*).



#### d. Morphométrie géométrique 3D sur le calcanéus

Contrairement à la morphologie et à la conformation dentaire (cf. *supra*), il nous a été impossible d'identifier les différentes espèces de lièvres sur la base de critères morphologiques ou ostéométriques du squelette postcrânien. Ainsi, la morphométrie géométrique peut s'avérer très utile pour discriminer spécifiquement les individus à partir notamment du calcanéus. Malheureusement, au cours de notre travail nous n'avons pu réunir que huit calcanéus d'individus actuels (*i.e.*, trois *L. timidus*, trois *L. europaeus* et deux *L. granatensis*) ne nous permettant donc pas d'établir un modèle discriminant comme ce fut le cas pour la p3. En revanche, nous avons pu déterminer à partir de la p3 la présence d'un seul taxon par gisement, excepté à l'aven des Planes – où le lièvre variable est présent dans les niveaux tardiglaciaires et le lièvre d'Europe dans les niveaux holocènes – et à l'aven des Rameaux – où la présence du lièvre ibérique est majeure et celle du lièvre variable marginale. Ainsi, les gisements fossiles du Sud de la France ont quasi-exclusivement livré du lièvre variable. Le lièvre ibérique a été identifié à la Cueva de Murciélagos, tandis que le lièvre du Cap n'est présent que sur les sites marocains d'El Harhoura, d'El Mnasra et de Tamaris I. À partir de ces données, nous avons réalisé une analyse en composante principale (ACP) dans le but de discriminer spécifiquement les calcanéus de l'aven des Planes (*L. timidus* versus *L. europaeus*) et de l'Igue des Rameaux (*L. granatensis* versus *L. timidus*). L'ACP obtenue ne met en évidence aucune variation principale entre les différents taxons (Figure 111). Cela peut être dû à la faiblesse des effectifs pour la plupart des taxons (autres que le lièvre variable). Au vu de ces résultats, l'analyse discriminante n'est pas nécessaire. Ainsi, les calcanéus des couches holocènes de l'aven des Planes (*i.e.*, *L. europaeus* probable), mais également les calcanéus de l'Igue des Rameaux, ont été écartés des analyses morphométriques. Notre échantillon de calcanéus du Pléistocène moyen ne regroupant plus que 20 lièvres variables, nous considérons cet effectif trop faible pour poursuivre des analyses spécifiques fiables sur une phase chronologique de plus de 400 000 ans. Ces derniers seront en revanche intégrés dans une analyse postérieure afin d'appréhender leur(s) lien(s) éventuel(s) avec les individus du Pléistocène supérieur.



**Figure 111 :** Analyse en composantes principales obtenue à partir des 20 *landmarks* du calcanéus pour des espèces de lièvres.

### III. Les léporidés du Pléistocène supérieur

#### 1. Le genre *Oryctolagus* du Pléistocène supérieur

##### a. Morphométrie géométrique 2D sur la p3

Le Pléistocène supérieur, qui voit notamment les deux derniers stades glaciaire et interglaciaire, est le plus court et le dernier des étages du Pléistocène. Dans un premier temps, nous avons donc comparé la morphologie des p3 entre les lapins du Pléistocène supérieur et des individus actuels. Une analyse canonique de variance a ainsi été réalisée à partir des populations actuelles de Las Lomas, Santarem, Navarre et Tour du Valat, ainsi que de celles de 18 séries datées du Pléistocène supérieur (Tableau 30).

Pour chaque p3 appartenant à ces populations, le modèle discriminant (Figure 112) a trouvé une identification chronologique (*i.e.*, Pléistocène supérieur versus Actuel) correcte pour près de 89% des classifications après la validation croisée (Tableau 31). Cela indique que ce modèle discriminant peut relativement bien distinguer une p3 isolée dans un contexte archéologique daté du Pléistocène supérieur. La visualisation des changements de conformation (Figure 112) indique que la principale différence entre les p3 de lapins du Pléistocène supérieur et actuels se situe au niveau du paraflexide, marqué chez les populations fossiles.

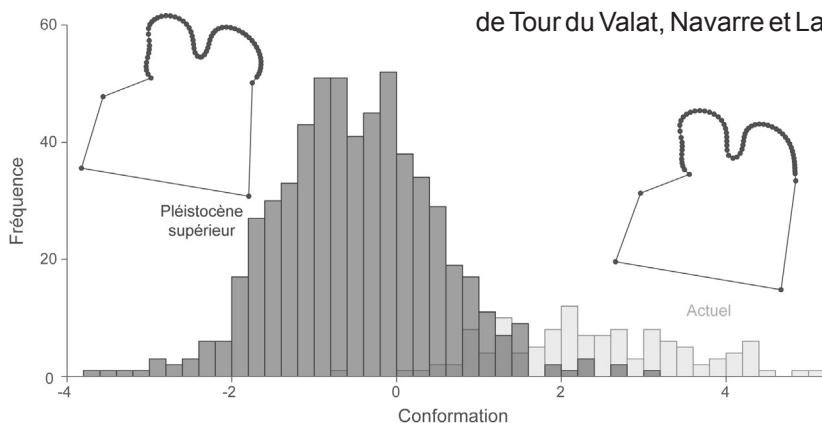


Période	Site	N
Actuel	Las Lomas (LLOM)	36
	Santarem (SANT)	33
	Navarre (NAVA)	30
	Tour du Valat (VALA)	21
MIS 5	Rigabe (RIG)	12
	Les Ramandils, ens. III-IV (RAM III-IV)	13
	Cova del Rinoceront (CR)	23
	Les Canalettes (CAN)	31
	Furninha (GFP)	47
	Pié Lombard (PL)	61
MIS 4	Les Ramandils, ens. I-II (RAM I-II)	29
	La Combette (LC)	15
MIS 3	Cueva Antón (CA)	23
	Canyars (TC)	79
	Regourdou (REG)	30
	Malladetes (MAL)	15
MIS 2	Les Cendres (CEN)	48
	Picareiro, couche F (LP-F)	44
	Murciélagos (MRC)	21
	Tournal, couche H (TOUR-H)	17
	Moulin du Roc (MDR)	50
	Le Morin (MOR)	29
TOTAL		707

**Tableau 30** : Détail des effectifs (*O. cuniculus*) des populations actuelles et rapportées au Pléistocène supérieur, utilisés pour les études en morphométrie géométrique 2D sur la p3.

Puis, nous avons effectué une analyse canonique de variance sur ces 22 populations afin d’appréhender la source de la variation principale (e.g., géographie, chronologie). Pour chaque site, le modèle discriminant montre que seulement 38 % des p3 peuvent être correctement classées après validation croisée, alors que pour chaque stade isotopique 62 % des p3 peuvent l’être (Tableau 31). Il est toutefois possible d’observer différents regroupements au sein de ces populations (Figure 113) : 1) les populations des stades isotopiques 5 et 4, 2) les populations du stade isotopique 3 et 3) les populations du stade isotopique 2 et actuelles. La principale caractéristique de la p3 des lapins des stades isotopiques 5 et 4 est la présence d’un paraflexide très marqué, contrairement aux individus du stade isotopique 2 et actuelles. Chez ces derniers, ce caractère est très peu marqué voire absent. Les populations datées du stade isotopique 3 sont intermédiaires à ces deux groupes et semblent marquer une conformation moyenne. Cela indiquerait que le paraflexide s’estompe progressivement dans le temps et notamment entre les stades isotopiques 4 et 2.

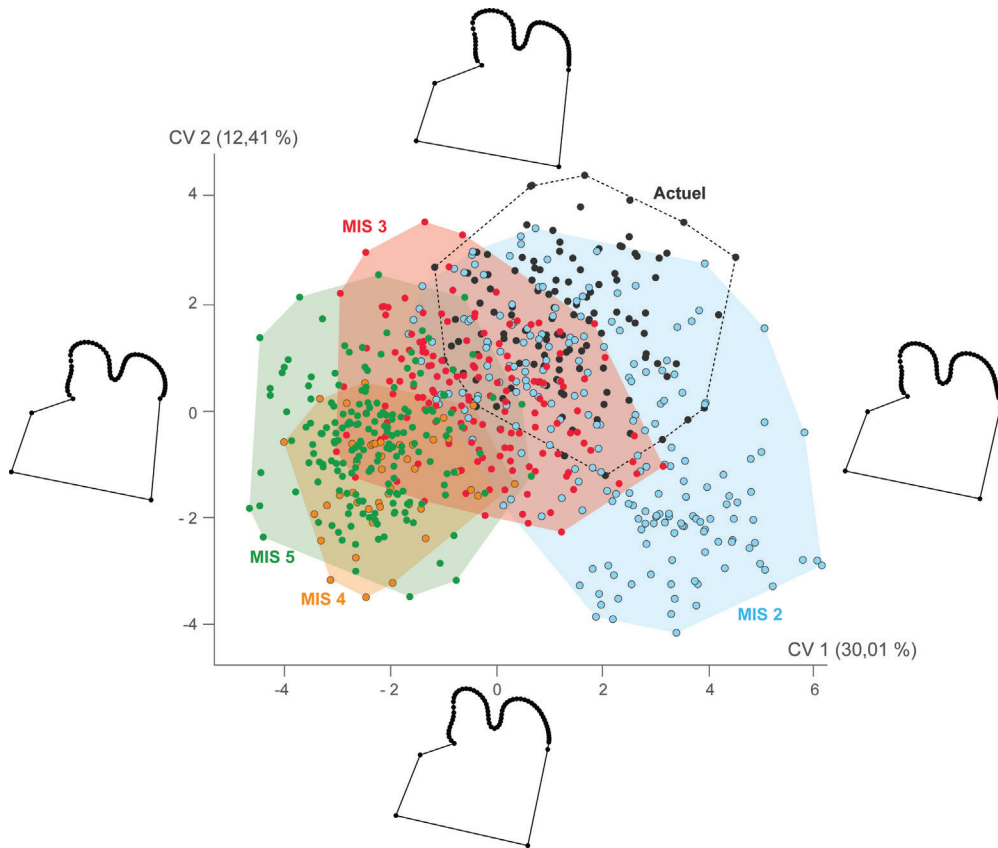
Ces regroupements sont également visibles à travers la structuration en clusters des différents phénotypes (Figure 114). Les populations du Portugal (Furninha) et du Sud-Est de la France (Rigabe, Pié Lombard, Les Canalettes, Les Ramandils, La Combette) datées des stades isotopiques 5 et 4 ont une conformation proche. Les populations actuelles de Tour du Valat, Navarre et Las Lomas se regroupent,



**Figure 112** : Histogrammes montrant la distribution des fréquences de conformation et visualisation des différences de conformation entre les p3 des lapins du Pléistocène supérieur et des populations actuelles. En abscisse, la variable de conformation correspond au premier axe de l’analyse canonique de variance entre les groupes.

	d.f	Pillai	Approx F	num d.f.	den d.f.	p-valeur	CCV
Actuel / PLS	1	0,538	5,056	132	574	< 2,2E-16	88,97
MIS	4	1,717	3,270	528	2296	< 2,2E-16	62,09
Site	21	6,655	2,017	2772	12054	< 2,2E-16	38,61

**Tableau 31** : Résultats de l’analyse de variance multivariée (MANOVA) des différences entre la p3 des individus actuels et du Pléistocène supérieur (PLS) et le pourcentage de classification correcte après validation croisée (CCV). MIS : Stade Isotopique Marin.

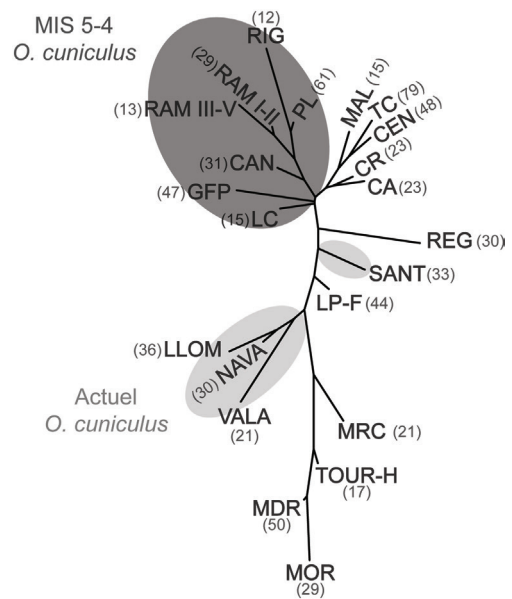


**Figure 113 :** Analyse canonique de variance comparant les conformations des p3 des lapins de chaque population, avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 (CV1) et 2 (CV2) aux valeurs extrêmes de chaque axe. MIS : Stade Isotopique Marin.

tout comme les individus de la fin du stade isotopique 2 (*i.e.*, Murciélagos, Tournal, Moulin du Roc, le Morin). Les populations est-espagnoles datées entre le stade isotopique 5 et le début du stade isotopique 2 (MIS 5 : Rinoceront ; MIS 3 : Cueva Antón, Canyars, Malladetes ; début MIS 2 : Les Cendres) présentent également une conformation similaire. En outre, les lapins du Sud-Ouest de la France de Regourdou (stade isotopique 3) et du Portugal de Picareiro (stade isotopique 2) et de Santarem (actuel) semblent se différencier et posséder des caractéristiques morphologiques communes. Cette analyse nous révèle donc que les variations de la conformation au Pléistocène supérieur ont pu être induites non seulement par la géographie, comme l'indique les différents liens entre le Sud de la France, le Portugal et l'Est de l'Espagne, mais surtout par la chronologie, avec des modifications probables au cours du stade isotopique 3.

**b. Morphométrie géométrique 3D sur le calcanéus**

Pour l'étude du calcanéus, nous avons procédé de la même manière que pour la p3 afin de comparer la morphologie des lapins du Pléistocène supérieur avec celle de populations actuelles. Une analyse canonique de variance a donc été réalisée à partir



**Figure 114 :** Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale de la p3 entre les lapins du Pléistocène supérieur et actuels. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses. Se reporter au tableau 30 pour un détail des abréviations utilisées.

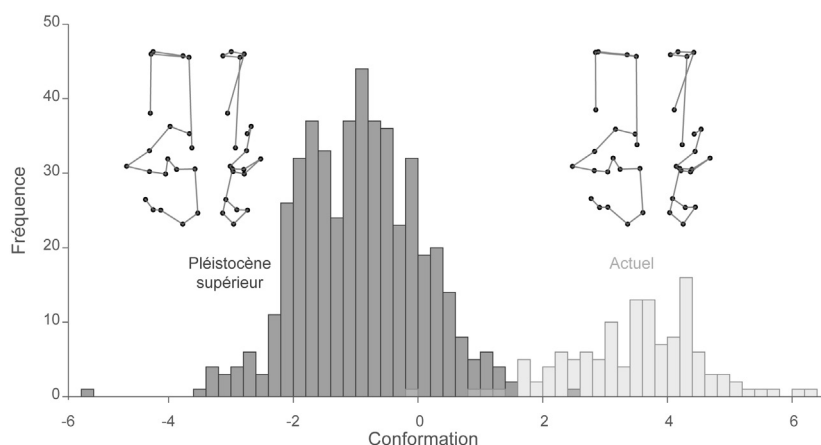
des populations actuelles de Las Lomas, Santarem, Navarre, Tour du Valat et Les Six Chemins, ainsi que celles de 22 séries datées du Pléistocène supérieur (Tableau 32).

Période	Site	N
Actuel	Las Lomas (LLOM)	29
	Santarem (SANT)	35
	Navarre (NAVA)	34
	Tour du Valat (VALA)	18
	Les Six Chemins (LSC)	11
MIS 5	Rigabe (RIG)	11
	Cova del Rinoceront (CR)	14
	Les Canalettes (CAN)	14
	Furninha (GFP)	30
	Pié Lombard (PL)	45
MIS 4	Les Ramandils, ensembles I-II (RAM I-II)	23
	San Antón (CA)	9
	La Combette (LC)	12
MIS 3	Cueva Antón (CA)	20
	Canyars (TC)	42
	Regourdou (REG)	25
	El Salt, couche X (ES-X)	13
	Picareiro, couches BB-FF (LP-3)	23
MIS 2	Les Cendres (CEN)	24
	Picareiro, couche U (LP-U)	33
	Picareiro, couche F (LP-F)	30
	Murciélagos (MRC)	29
	Tournal, couche H (TOUR-H)	9
	Moulin du Roc (MDR)	13
	Murat (MUR)	17
	Pont d'Ambon, couche 3 (PDA-3)	20
	Pont d'Ambon, couche 2 (PDA-2)	14
<b>TOTAL</b>		<b>597</b>

**Tableau 32** : Détail des effectifs (*O. cuniculus*) des populations actuelles et rapportées au Pléistocène supérieur, utilisés pour les études en morphométrie géométrique 3D sur le calcaneus.

Pour chaque calcaneus de cet échantillon, le modèle discriminant (Figure 115) a trouvé une identification chronologique (*i.e.*, Pléistocène supérieur *versus* Actuel) correcte pour 97 % des classifications après la validation croisée (Tableau 33). Cela montre que le modèle peut distinguer avec grande précision un calcaneus du Pléistocène supérieur d'un calcaneus moderne. Dans les changements de conformation (Figure 115), cela s'exprime principalement par une surface articulaire avec le talus plus robuste chez les lapins fossiles de cette période que chez les individus actuels.

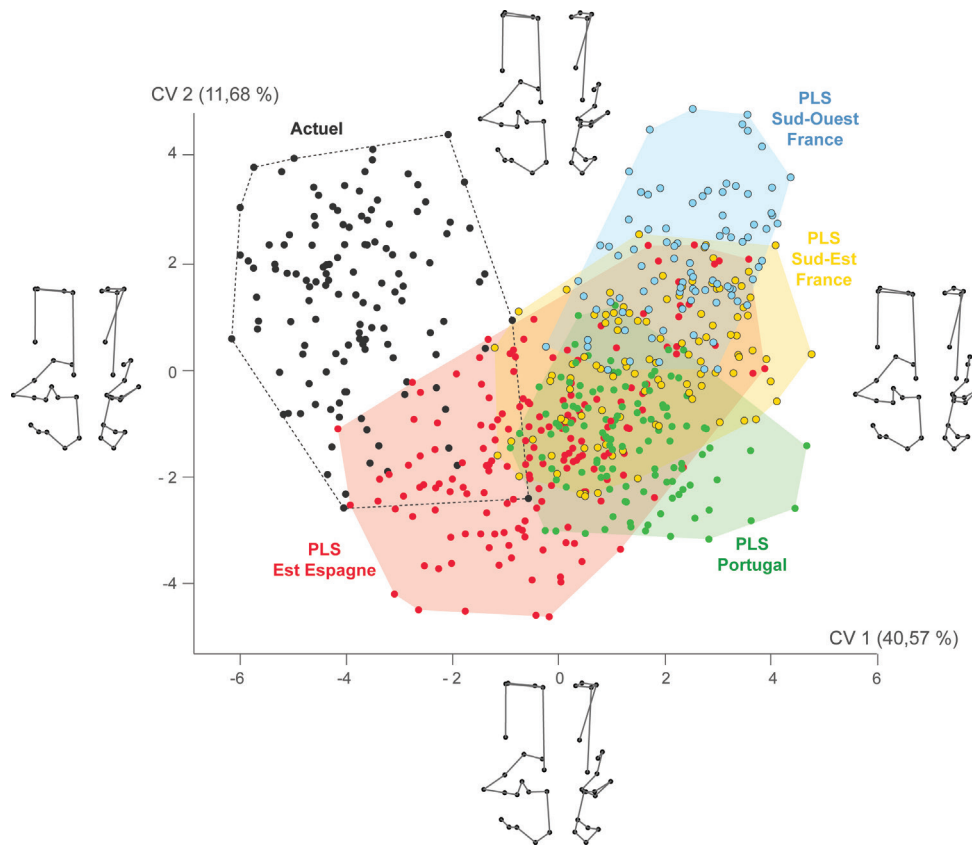
Nous avons ensuite effectué une analyse canonique de variance sur ces 27 populations afin d'appréhender l'origine de la variation (*i.e.*, chronologie ou géographie). Le modèle discriminant indique que 66 % des calcaneus ont été correctement classés après validation croisée, pour chaque site et 61 % l'ont été pour chaque stade isotopique (Tableau 33). En outre, le modèle discriminant permet de distinguer les populations en trois principaux groupes (Figure 116) : 1) les cinq populations actuelles, 2) les populations fossiles du Sud-Ouest et Sud-Est de la France ainsi que du Portugal et 3) les populations fossiles de l'Est de l'Espagne. Si les deux premiers groupes se distinguent bien sur le premier axe canonique, les populations du Sud-Est de l'Espagne semblent leur partager des affinités de conformation. La structuration de la variation phénotypique (Figure 117) nous indique des regroupements des populations du Pléistocène supérieur en fonction de la géographie : 1) Est de la péninsule Ibérique,



**Figure 115** : Histogrammes montrant la distribution des fréquences de conformation et visualisation des différences de conformation entre les calcaneus des lapins du Pléistocène supérieur et des populations actuelles. En abscisse, la variable de conformation correspond au premier axe de l'analyse canonique de variance entre les groupes.

	d.f	Pillai	Approx F	num d.f.	den d.f.	p-valeur	CCV
<b>Actuel / PLS</b>	1	0,773	30,53	60	539	< 2,2E-16	97,17
<b>MIS</b>	4	1,638	6,233	240	2156	< 2,2E-16	66,67
<b>Site</b>	26	7,233	3,462	1560	14014	< 2,2E-16	61,67

**Tableau 33** : Résultats de l'analyse de variance multivariée (MANOVA) des différences entre le calcaneus des individus actuels et du Pléistocène supérieur (PLS) et le pourcentage de classification correcte après validation croisée (CCV). MIS : Stade Isotopique Marin.



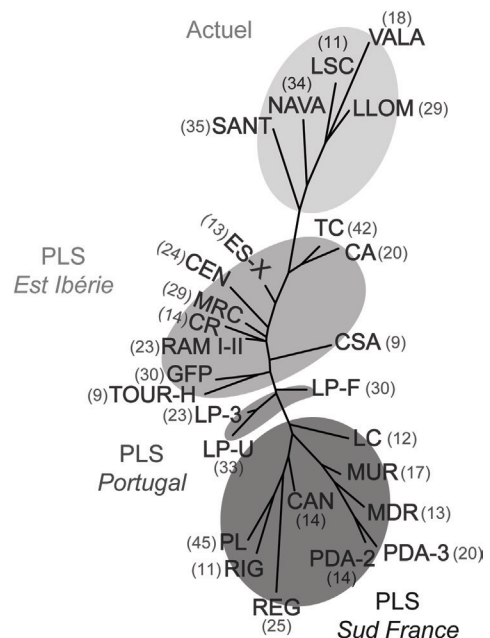
**Figure 116 :** Analyse canonique de variance comparant les conformations des calcaneus des lapins de chaque population, avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 (CV1) et 2 (CV2) aux valeurs extrêmes de chaque axe. PLS : Pléistocène supérieur.

2) Portugal et 3) Sud de la France. Nous observons également un rapprochement morphologique entre toutes les populations actuelles. Cette analyse nous révèle que la variation de la conformation est induite d'une part par la géographie, mais également par la chronologie (*i.e.*, différence Pléistocène supérieur/ Actuel) d'autre part.

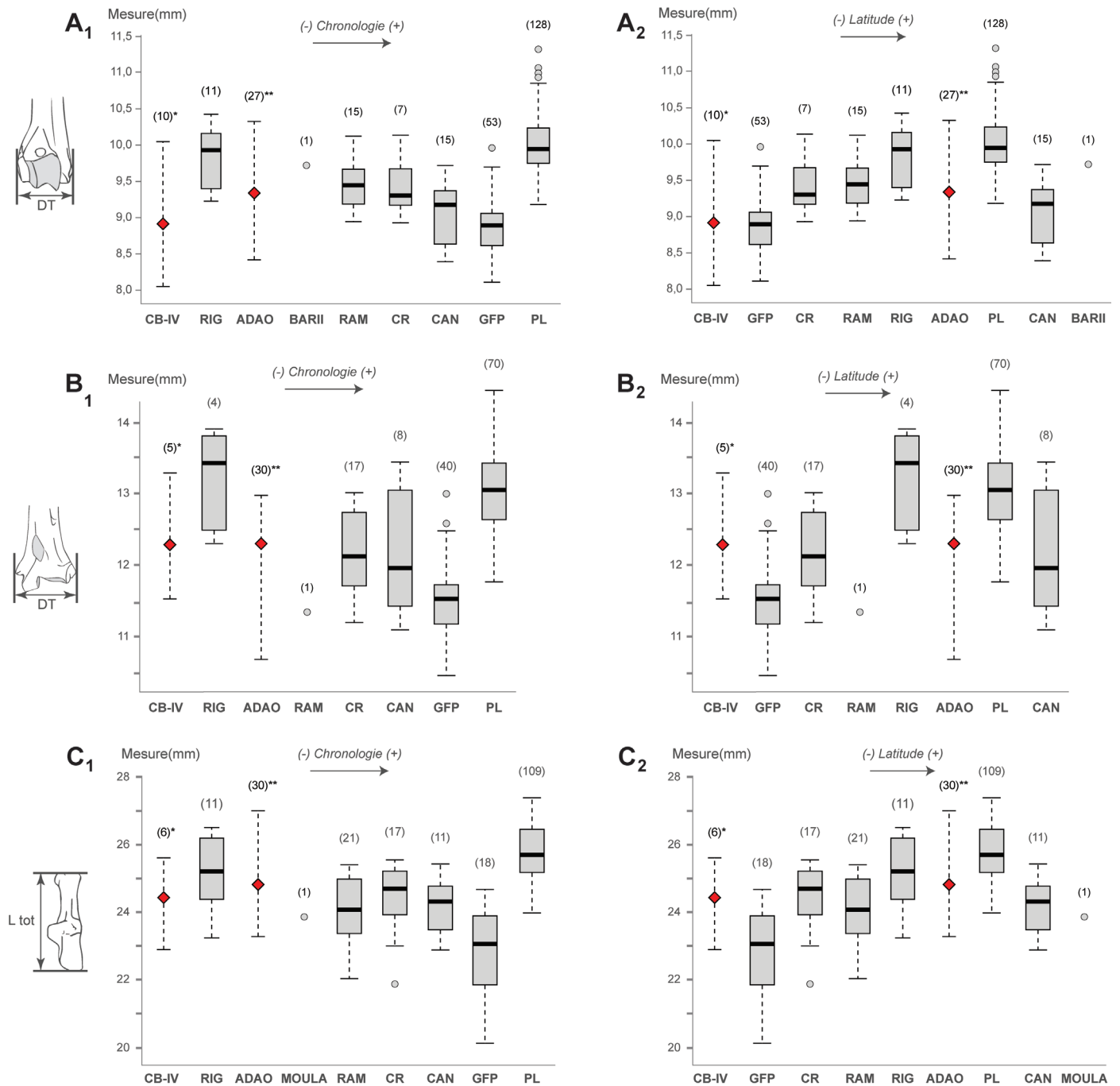
## 2. Le genre *Oryctolagus* du début du Pléistocène supérieur (stade isotopique 5)

### a. Ostéométrie

Le stade isotopique 5 (130 - 71 ka BP) correspond au dernier interglaciaire du Pléistocène. Il se caractérise principalement par un climat tempéré ayant connu diverses phases d'instabilités. Pour cet intervalle chronologique, nous avons analysé les lapins de huit sites. La tendance générale observée pour cette période est la même que vue précédemment pour le Pléistocène moyen ou sur les populations modernes : la taille est généralement plus importante dans les latitudes élevées (Figure 118). Néanmoins, une exception est constatée : il s'agit de la population de la grotte de Furninha (Portugal)



**Figure 117 :** Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale du calcaneus entre les lapins du Pléistocène supérieur (PLS) et actuels. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses. Se reporter au tableau 32 pour un détail des abréviations utilisées.



**Figure 118** : Représentation de la taille des ossements des lapins au stade isotopique 5. 1 : Représentation en fonction de la chronologie ; 2 : Représentation en fonction de la latitude ; A : Humérus, diamètre transversal distal ; B : Tibia, diamètre transversal distal ; C : Calcaneus, longueur totale. CB-IV : Cova del Bolomor (couche IV, \*données d'après Sanchis, 2012) ; RIG : Rigabe ; ADAO : Adaouste (\*\*données d'après Defleur et al., 1994) ; BARII : Barasses II ; MOULA : Moula-Guercy ; RAM : Les Ramandils (couches III à V) ; CR : Cova del Rinoceront ; CAN : Les Canalettes ; GFP : Furninha ; PL : Pié Lombard. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses (excepté pour Cova del Bolomor et l'Adaouste où il s'agit du nombre de restes mesurés ; les losanges rouges indiquent la moyenne de l'échantillon).

qui montre une taille corporelle plus réduite que chez les populations du Sud-Est de l'Espagne (Cova del Bolomor, Cova del Rinoceront) situées à une latitude très proche. Un autre cas particulier est celui de l'abri des Canalettes, daté de la fin du stade isotopique 5, où les lapins sont plus petits que ceux des sites du Sud-

Est de la France, tels que la grotte de l'Adaouste, les Ramandils, Rigabe ou encore de l'abri Pié Lombard. Excepté pour les lapins des Canalettes, la taille des individus augmente globalement en fonction de la latitude (Figure 118A<sub>2</sub>-C<sub>2</sub>).



### b. Morphométrie géométrique 2D sur la p3

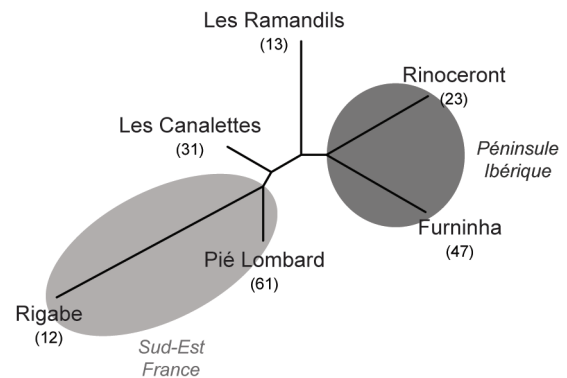
Pour le stade isotopique 5, 187 p3 provenant de six gisements (Tableau 34) ont été analysées. La taille de la p3 a globalement peu varié au cours du temps, malgré des différences significatives entre certaines populations (Figure 119 ; Kruskal Wallis avec  $p = 2,85E^{-06}$ ). Pourtant sous des latitudes différentes, les lapins de Pié Lombard et de Rinoceront possèdent des p3 de grande taille. Ces variations sont en adéquations avec les variations ostéométriques des éléments postcrâniens (cf. Figure 118).

La conformation de la p3 montre davantage de similitudes morphologiques entre les individus de la Cova del Rinoceront et ceux de Furninha, ou entre Pié Lombard et Rigabe (Figure 120 ; MANOVA avec  $p < 0,05$ ). La population de l'abri des Canalettes possède des affinités phénotypiques avec celle de la grotte des Ramandils (ensembles III et IV). Ces derniers se rapprochent également des populations ibériques et notamment de celle de la Cova del Rinoceront, relativement proche géographiquement et localisée en bordure méditerranéenne comme les Ramandils.

En termes de morphologie dentaire, la population de Rigabe a une surface occlusale rectangulaire ainsi qu'un paraflexide et un entoconide peu marqués (Figure 121). Les antéroconides sont très grands, de taille et de forme similaires avec un antéroflexide profond. À l'abri des Canalettes, les p3 ont tendance à posséder un antéroflexide relativement moins profond et un antéroconide lingual de taille légèrement plus réduite que l'antéroconide vestibulaire. En revanche,

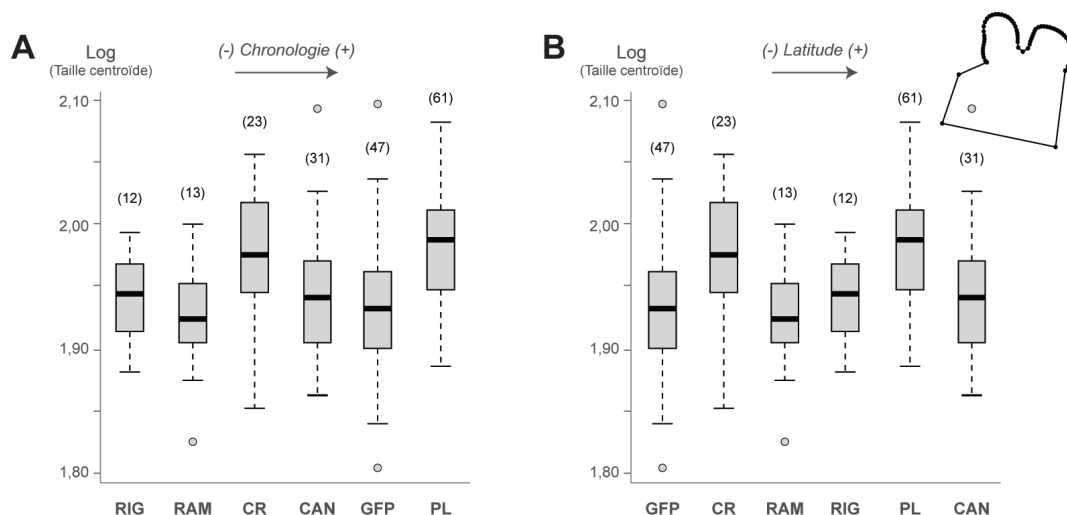
	p3	Calcanéus
Rigabe	12	11
Ramandils III-IV	13	2
Rinoceront	23	14
Les Canalettes	31	14
Furninha	47	30
Pié Lombard	61	45

**Tableau 34** : Détail des effectifs (*O. cuniculus*) rapportés au stade isotopique 5, utilisés pour les études en morphométrie géométrique 2D et 3D.



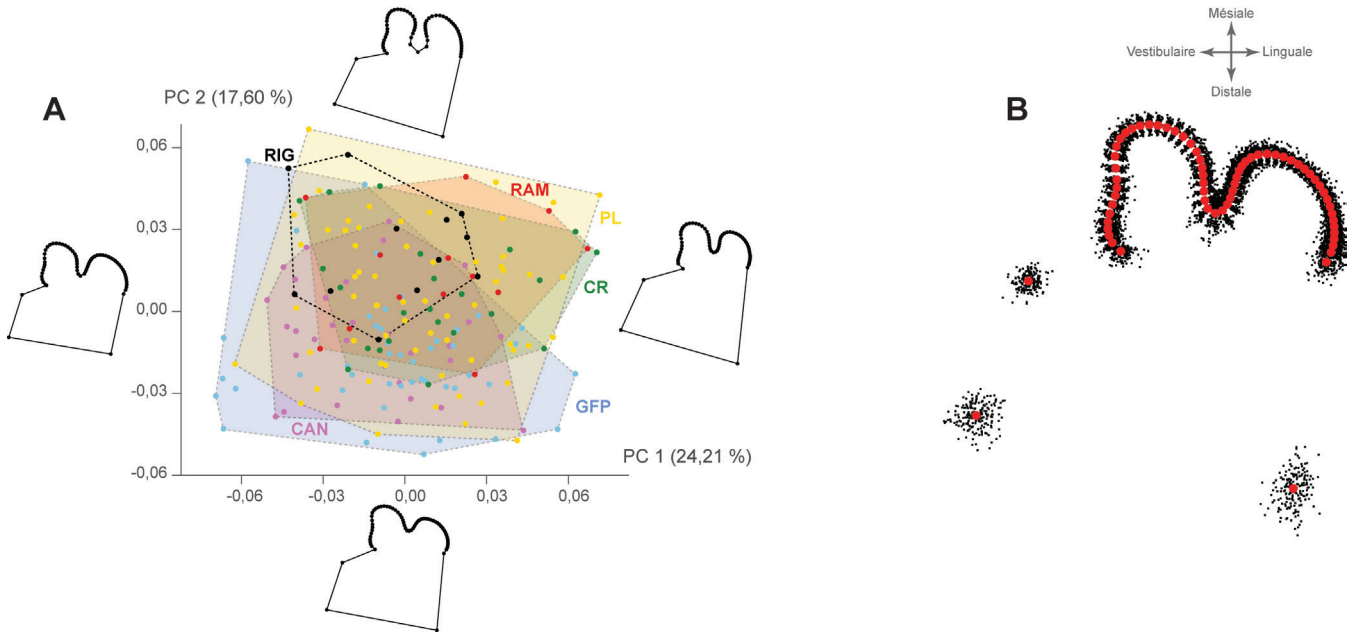
**Figure 120**: Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale de la p3 entre les lapins du stade isotopique 5. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.

le paraflexide est davantage exprimé. Au-delà de ces variations minimales, aucune population ne semble réellement se démarquer dans sa conformation. Il faut noter enfin l'impact minime de la taille sur la forme de la p3 (1,21 %, permutation  $p < 0,05$ ).



**Figure 119** : Représentation de la taille centroïde (Log) de la p3 des lapins au stade isotopique 5. A : Représentation en fonction de la chronologie. B : Représentation en fonction de la latitude ; RIG : Rigabe ; RAM : Les Ramandils (couches III à V) ; CR : Cova del Rinoceront ; CAN : Les Canalettes ; GFP : Furninha ; PL : Pié Lombard. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.





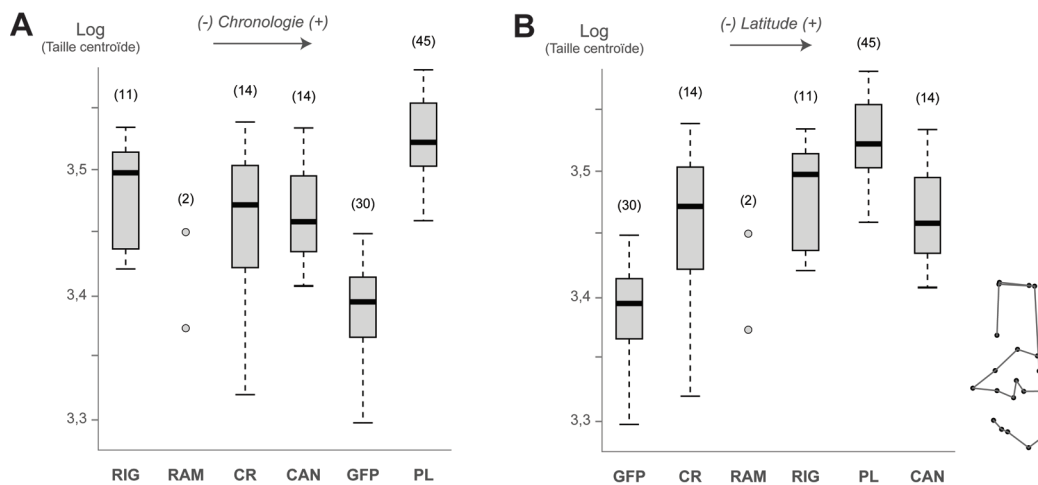
**Figure 121** : Morphométrie géométrique 2D sur la p3 des lapins au stade isotopique 5. A : Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 (PC1) et 2 (PC2) aux valeurs extrêmes de chaque axe (RIG : Rigabe ; RAM : Les Ramandils, ensembles III à V ; CR : Cova del Rinoceront ; CAN : Les Canalettes ; GFP : Furninha ; PL : Pié Lombard) ; B : superposition Procruste (points rouges = conformation moyenne obtenue à partir des landmarks et semilandmarks).

**c. Morphométrie géométrique 3D sur le calcanéus**

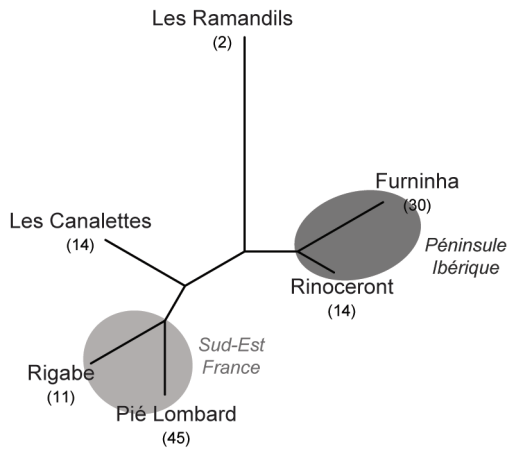
Nous avons étudié 116 calcanéus de six gisements (les mêmes que pour les p3 ; Tableau 34). Les populations de l’abri Pié Lombard et de la grotte de Furninha présentent des différences significatives avec l’ensemble des autres populations, y compris entre elles. Quant à Rigabe, les Ramandils (ensembles III-IV), Rinoceront et les Canalettes, elles ne diffèrent pas significativement entre elles. (Figure 122 ; Kruskal Wallis avec  $p < 0,05$  ; Tableau 35). On retrouve les observations

p-valeur	CAN	CR	GFP	PL	RAM III-V
CR	0,60				
GFP	<b>1,81E-6</b>	<b>2,67E-3</b>			
PL	<b>8,16E-5</b>	<b>2,09E-4</b>	<b>3,30E-15</b>		
RAM III-V	0,33	0,52	0,60	<b>3,96E-3</b>	
RIG	0,54	0,47	<b>3,69E-6</b>	<b>8,59E-3</b>	0,35

**Tableau 35** : Résultat du test de Wilcoxon. Comparaison de la taille centroïde du calcanéus entre les différentes populations de lapins au stade isotopique 5. CAN : Les Canalettes ; CR : Cova del Rinoceront ; GFP : Furninha ; PL : Pié Lombard ; RAM III-V : Les Ramandils, ensembles III à V ; RIG : Rigabe. La différence est significative quand  $p < 0,05$  (en gras). Les p-valeurs ont été ajustées selon la méthode « Benjamini-Hochberg » (BH).



**Figure 122** : Représentation de la taille centroïde (Log) du calcanéus des lapins au stade isotopiques 5. A : Représentation en fonction de la chronologie. B : Représentation en fonction de la latitude. RIG : Rigabe ; RAM : Les Ramandils (couches III à V) ; CR : Cova del Rinoceront ; CAN : Les Canalettes ; GFP : Furninha ; PL : Pié Lombard. Le nombre d’individus considérés est précisé entre parenthèses.



**Figure 123 :** Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale du calcanéus entre les lapins du stade isotopique 5. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.

précédentes, correspondant à une augmentation de la taille avec la latitude (cf. Figure 118). La seule exception observée concerne la population de l'abri des Canalettes qui est plus petite en taille que les autres populations du Sud-Est de la France.

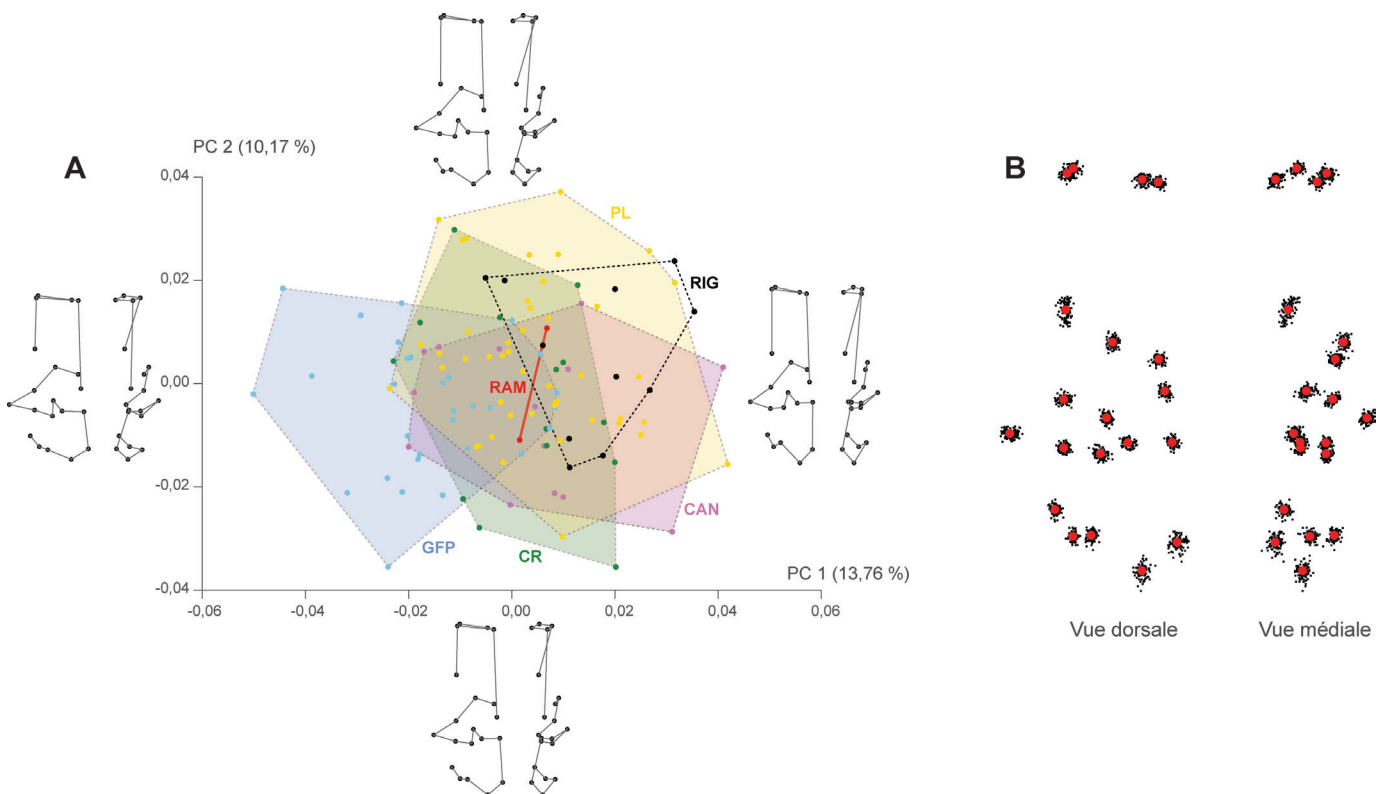
La structuration de la variation phénotypique observée est identique à celle relevée pour la p3 (Figure 123 ; MANOVA avec  $p < 0,05$ ). Les populations ibériques possèdent davantage d'affinités entre

elles, ainsi qu'avec celle de la grotte des Ramandils. Dans le Sud-Est de la France, les lapins de l'abri Pié Lombard et de la grotte de Rigabe ont une morphologie proche. Enfin à l'abri des Canalettes, la conformation du calcanéus est intermédiaire entre celle du Sud-Est de la France et celle des Ramandils.

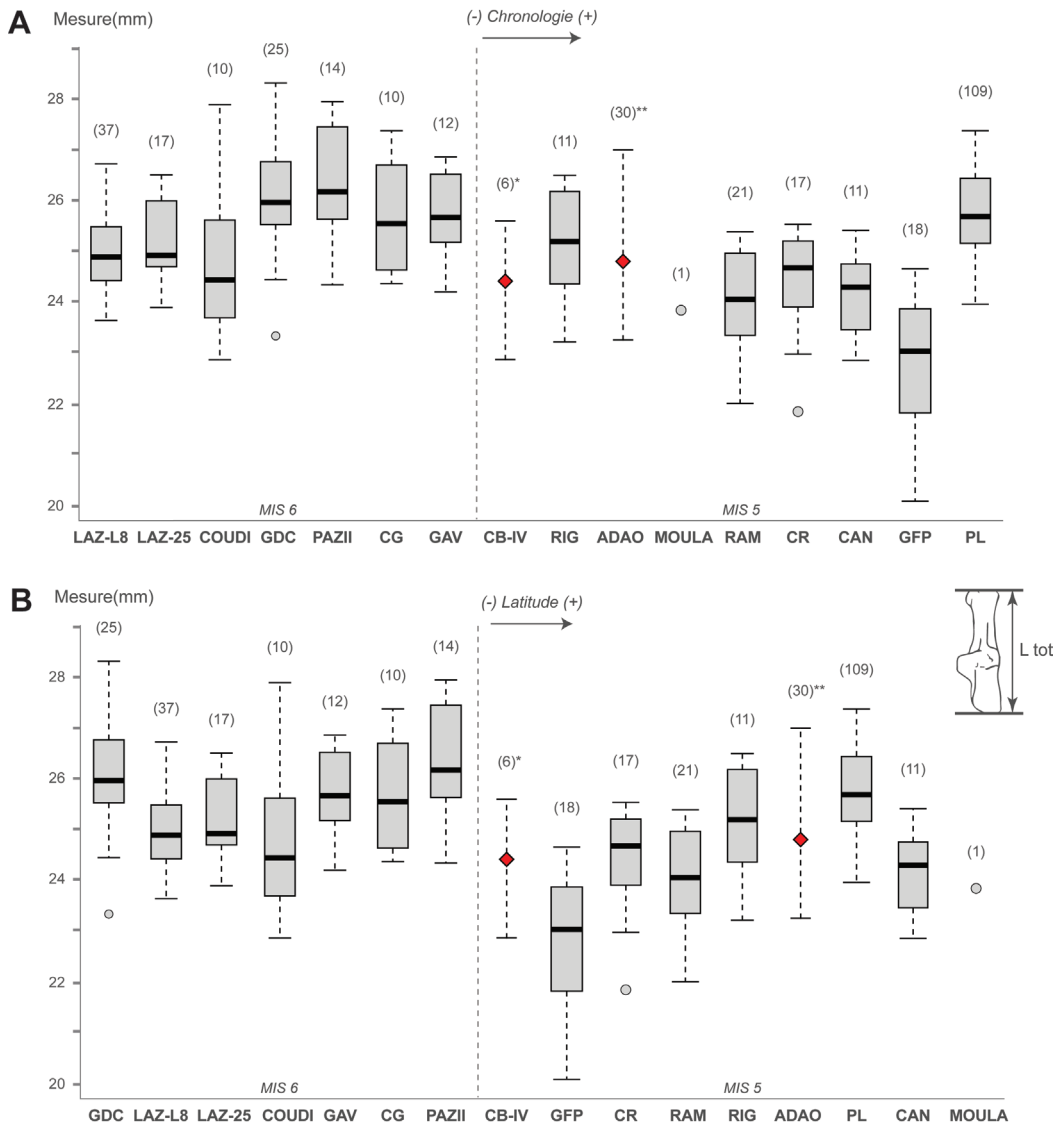
En termes de conformation, cela se traduit une nouvelle fois par des calcanéus robustes, c'est-à-dire plus larges et moins allongés en Ibérie, et plus particulièrement à la grotte de Furninha ; tandis qu'ils sont plus graciles dans le Sud-Est de la France (Figure 124). Les Canalettes, les Ramandils et Rinoceront, en position géographique intermédiaire, possèdent également une conformation intermédiaire. L'impact de la taille sur la forme du calcanéus reste faible (5,27 %, permutation  $p < 0,05$ ).

#### **d. Comparaison des conformations entre les stades isotopiques 6 et 5**

Mise à part la population de la grotte des Cèdres dans le Sud-Est de la France, qui est de très grande taille et significativement plus grande que celles de la grotte du Lazaret, les lapins du Sud-Est semblent conserver une taille corporelle relativement stable entre les stades isotopiques 6 et 5 (Figure 125). En revanche, dans le Sud-Ouest les lapins du stade



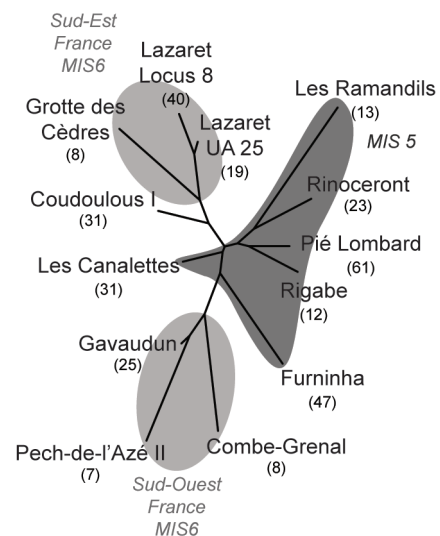
**Figure 124 :** Morphométrie géométrique 3D sur le calcanéus des lapins au stade isotopiques 5. A : Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation (vues dorsale et médiale) le long des axes 1 (PC1) et 2 (PC2) aux valeurs extrêmes de chaque axe (RIG : Rigabe ; RAM : Les Ramandils, couches III à V ; CR : Cova del Rinoceront ; CAN : Les Canalettes ; GFP : Furninha ; PL : Pié Lombard) ; B : superposition Procruste (points rouges = conformation moyenne obtenue à partir des *landmarks*).



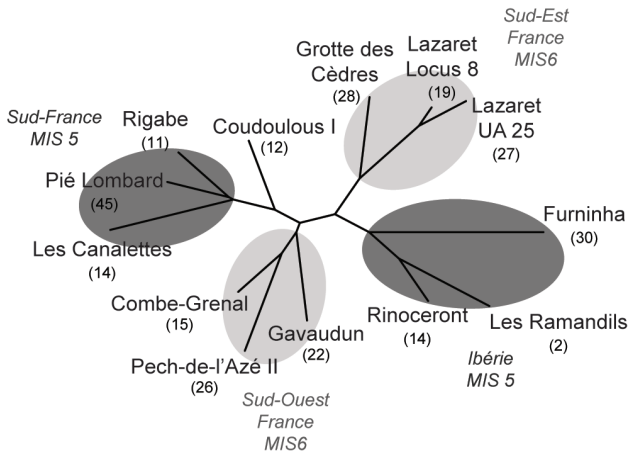
**Figure 125 :** Représentation de la longueur totale du calcanéus des lapins aux stades isotopiques 6 et 5. **A :** Représentation en fonction de la chronologie ; **B :** Représentation en fonction de la latitude ; LAZ-L8 : Lazaret (locus 8) ; LAZ-25 : Lazaret (UA25) ; COUDI : Coudoulous I ; GDC : grotte des Cèdres ; PAZII : Pech-de-l'Azé II ; CG : Combe-Grenal ; GAV : Gavaudun ; CB-IV : Cova del Bolomor (couche IV, \*données d'après Sanchis, 2012) ; RIG : Rigabe ; ADAO : Adaouste (\*\*données d'après Defleur et al., 1994) ; MOULA : Moula-Guercy ; RAM : Les Ramandils (couches III à V) ; CR : Cova del Rinoceront ; CAN : Les Canalettes ; GFP : Furninha ; PL : Pié Lombard. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses (excepté pour Cova del Bolomor et l'Adaouste où il s'agit du nombre de restes mesurés ; les losanges rouges indiquent la moyenne de l'échantillon).

isotopique 6 sont nettement plus grands que ceux du stade isotopique 5 (Les Canalettes). Seule la population de Coudoulous I tend à se rapprocher en termes de taille de celle de l'abri des Canalettes.

Les similitudes phénotypiques entre les populations des stades isotopiques 6 et 5 apparaissent complexes puisqu'elles semblent suivre une logique à la fois chronologique et géographique (Figure 126). Comme nous l'avons vu précédemment, les lapins du stade isotopique 6 du Sud-Est de la France d'une part, et ceux du Sud-Ouest d'autre part, ont une conformation dentaire proche entre elles. Les populations du stade isotopique 5, semblent ici plutôt toutes se regrouper.



**Figure 126 :** Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale de la p3 entre les lapins des stades isotopiques 6 et 5. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.



**Figure 127 :** Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale du calcanéus entre les lapins des stades isotopiques 6 et 5. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.

Nous avons également observé quelques similitudes entre les conformations des calcanéus et des p3 qui lient les différentes populations entre elles. Les individus du stade isotopique 6 du Sud-Ouest de la France sont proches, tout comme ceux du Sud-Est de la France de la même période. En outre, les populations du stade isotopique 5 du Sud de la France présentent davantage d'affinités entre elles, tout comme celles de la péninsule Ibérique qui leurs sont contemporaines. D'après ces différents exemples, il existerait un clivage nord-sud durant le stade isotopique 5 et un clivage est-ouest durant le stade isotopique 6 (Figure 127).

### 3. Le genre *Oryctolagus* du stade isotopique 4

#### a. Ostéométrie

Lors de cette phase chronologique au climat relativement rigoureux, peu de différences dans la taille des ossements sont observées (Figure 128). Les populations est-espagnoles (Cova Negra et San Antón) sont de taille similaire, tout comme les populations de La Combette et des Ramandils dans le Sud de la France. En revanche, les populations de la grotte de Salpêtre de Pompignan (Hérault) et de l'Arma delle Manie (Ligurie) semblent de taille corporelle plus réduites, bien que ces sites soient à une latitude très proche de la Combette.

#### b. Morphométrie géométrique 2D sur la p3

52 p3 provenant de quatre gisements (Tableau 36) ont pu être intégrées aux analyses en morphométrie géométrique 2D. Certainement due à leur éloignement géographique, les variations de la taille centroïde montrent des différences significatives

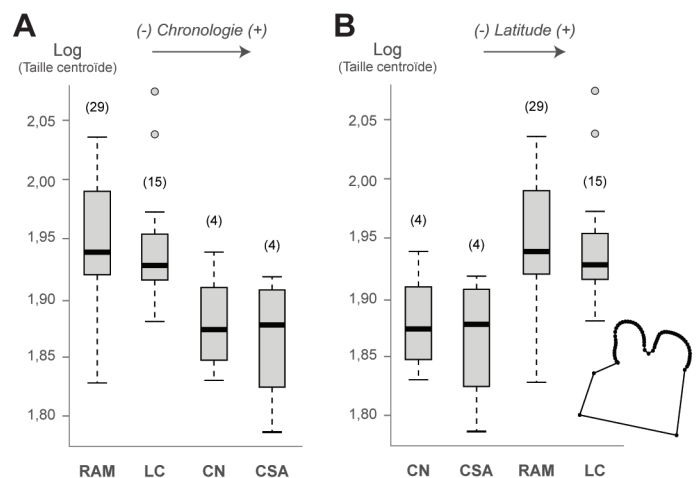
	p3	Calcanéus
Ramandils I-II	29	23
La Combette	15	12
Cova Negra	4	4
San Antón	4	9

**Tableau 36 :** Détail des effectifs (*O. cuniculus*) rapportés au stade isotopique 4, utilisés pour les études en morphométrie géométrique 2D et 3D.

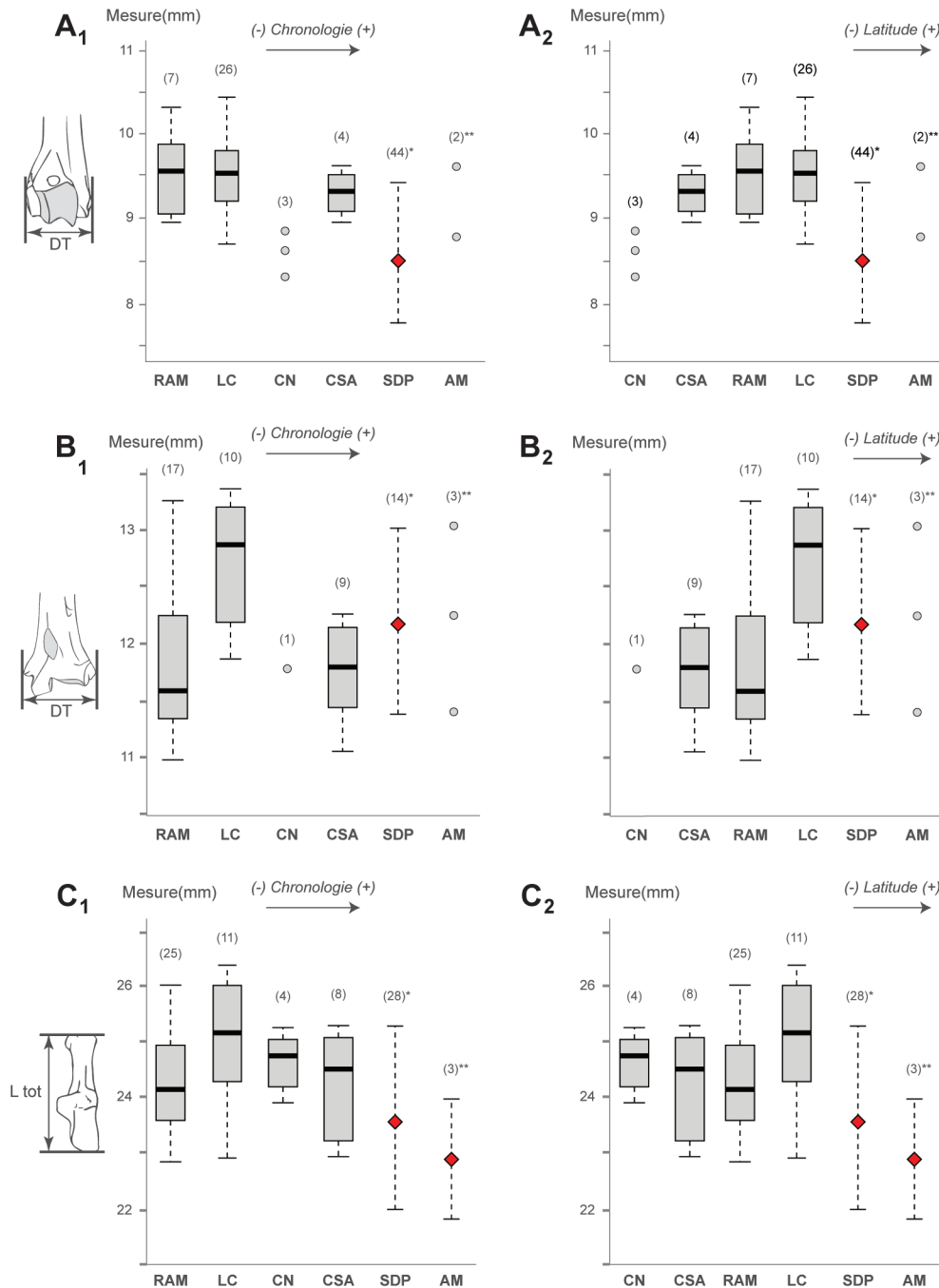
(Figure 129 ; Kruskal Wallis avec  $p = 0,02$ ), indiquant une nouvelle fois une nette différence latitudinale dans les tailles de la p3.

Les conformations dentaires des deux populations espagnoles (Cova Negra et Cueva de San Antón) sont relativement proches (Figure 130 ; MANOVA avec  $p > 0,05$ ). La population des niveaux supérieurs de la grotte des Ramandils se rapproche des individus du Sud-Est de l'Espagne, ainsi que de ceux du Sud-Est de la France.

À la Cueva de San Antón, les p3 semblent posséder une forme générale plutôt rectangulaire à laquelle est associée un paraflexide plus ou moins marqué (Figure 131). Les antéroconides sont légèrement asymétriques avec l'antéroconide lingual de forme plutôt sub-triangulaire, ainsi qu'un antéroflexide relativement peu profond. Au sein des populations du Sud de la France (Les Ramandils et La Combette), la majorité des individus possèdent un antéroflexide plus profond et deux antéroconides de grande taille et de formes similaires. Enfin, nous pouvons affirmer qu'il y a une incidence très limitée de la taille sur la forme de la dent (0,91 %, permutation  $p < 0,05$ ).



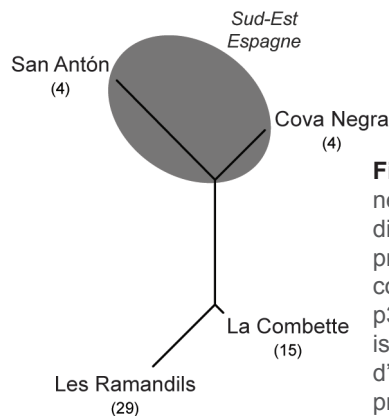
**Figure 129 :** Représentation de la taille centroïde (Log) de la p3 des lapins au stade isotopique 4. A : Représentation en fonction de la chronologie. B : Représentation en fonction de la latitude ; RAM : Les Ramandils (couches I et II) ; LC : La Combette ; CN : Cova Negra ; CSA : Cueva de San Antón. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.



**Figure 128 :** Représentation de la taille des ossements des lapins au stade isotopique 4. 1 : Représentation en fonction de la chronologie ; 2 : Représentation en fonction de la latitude ; A : Humérus, diamètre transversal distal ; B : Tibia, diamètre transversal distal ; C : Calcanéus, longueur totale. RAM : Les Ramandils (couches I et II) ; LC : La Combette ; CN : Cova Negra ; CSA : Cueva de San Antón ; SDP : Salpêtre de Pompignan (\*donnés d'après Donard, 1982) ; AM : Arma delle Manie (\*\*donnés d'après El Guennoui, 2001). Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses (excepté pour Salpêtre de Pompignan et Arma delle Manie où il s'agit du nombre de restes mesurés ; les losanges rouges indiquent la moyenne de l'échantillon).

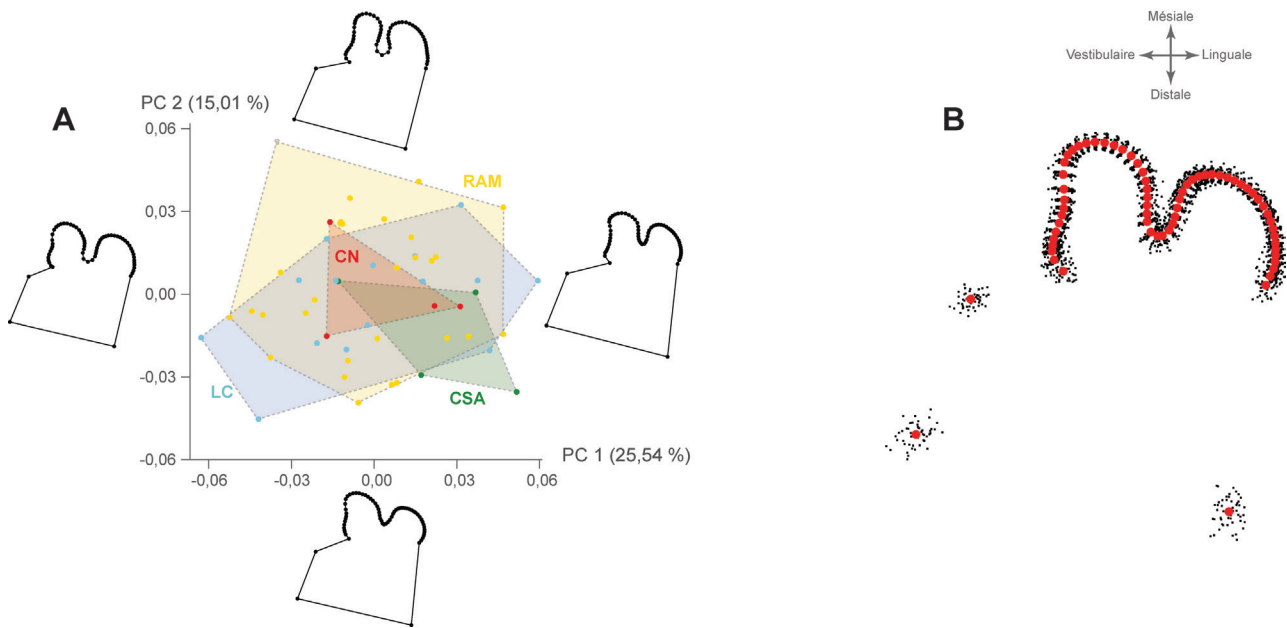
**c. Morphométrie géométrique 3D sur le calcanéus**

48 calcanéus du stade isotopique 4 ont été analysés. Une différence significative a seulement été relevée entre la population de l'abri de la Combette avec celle des ensembles I-II de la grotte des Ramandils (Figure 132 ; Kruskal Wallis avec  $p < 0,05$  ; Tableau 37). Les observations coïncident avec les données biométriques et ne semblent pas spécialement corrélées avec les variations latitudinales (cf. Figure 128).

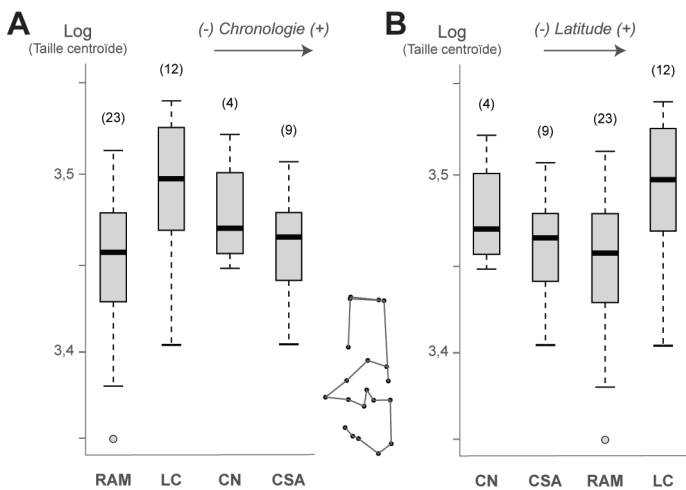


**Figure 130 :** Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale de la p3 entre les lapins du stade isotopique 4. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses





**Figure 131 :** Morphométrie géométrique 2D sur la p3 des lapins au stade isotopique 4. A : Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 (PC1) et 2 (PC2) aux valeurs extrêmes de chaque axe (RAM : Les Ramandils, couches I et II ; LC : La Combette ; CN : Cova Negra ; CSA : Cueva de San Antón) ; B : superposition Procruste (points rouges = conformation moyenne obtenue à partir des *landmarks* et *semilandmarks*).



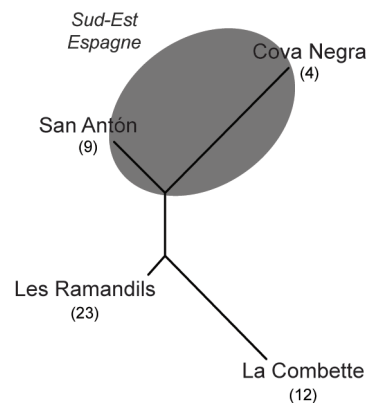
**Figure 132 :** Représentation de la taille centroïde (Log) du calcanéus des lapins au stade isotopiques 4. A : Représentation en fonction de la chronologie. B : Représentation en fonction de la latitude. RAM : Les Ramandils (couches I et II) ; LC : La Combette ; CN : Cova Negra ; CSA : Cueva de San Antón. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.

p-valeur	CN	CSA	LC
<b>CSA</b>	0,60		
<b>LC</b>	0,56	0,12	
<b>RAM_I_II</b>	0,56	0,81	<b>0,03</b>

**Tableau 37 :** Résultat du test de Wilcoxon. Comparaison de la taille centroïde du calcanéus entre les différentes populations de lapins au stade isotopique 4. CN : Cova Negra ; CSA : Cueva de San Antón ; LC : La Combette ; RAM I-II : Les Ramandils, ensembles I et II. La différence est significative quand  $p < 0,05$  (en gras). Les p-valeurs ont été ajustées selon la méthode « Benjamini-Hochberg » (BH).

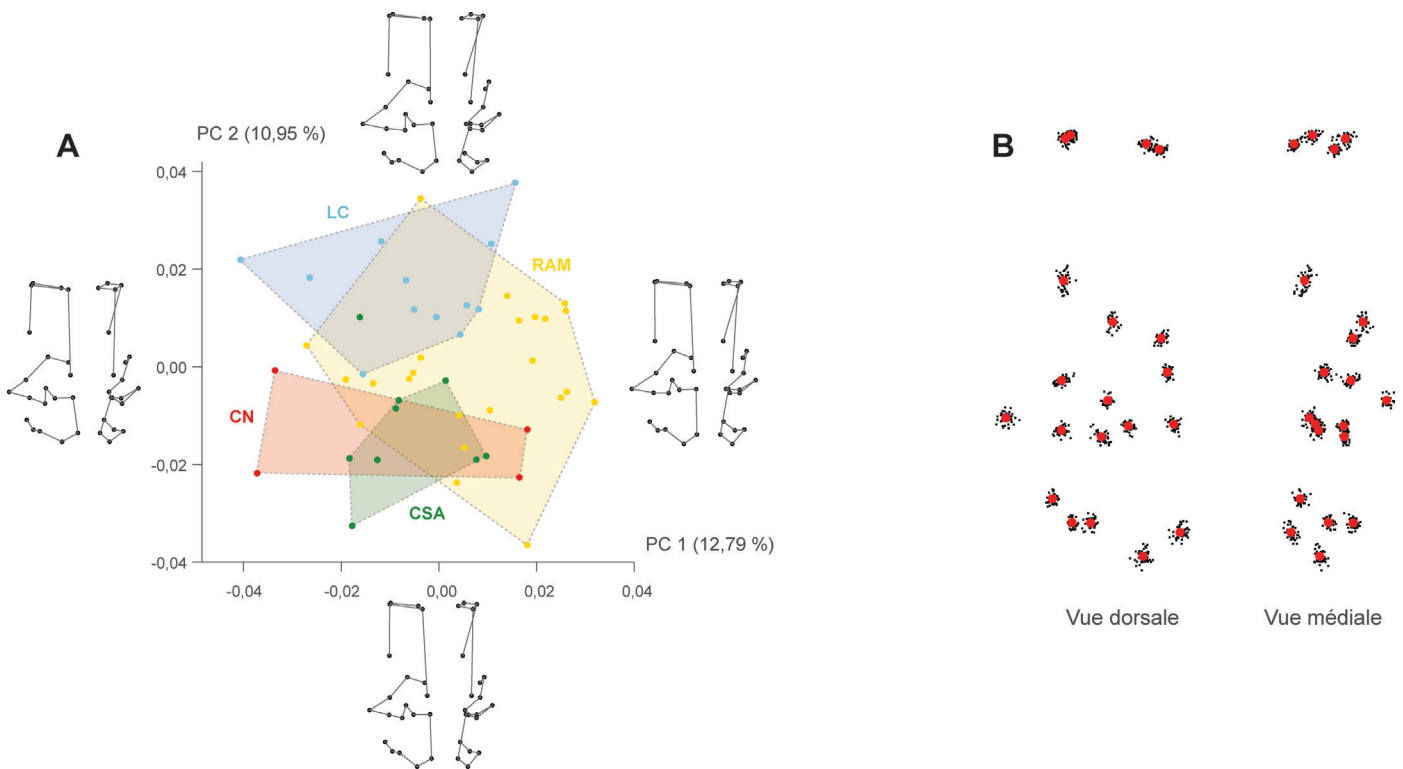
La structuration de la variation phénotypique révèle des résultats similaires que ceux observés précédemment sur la p3 (Figure 133 ; MANOVA avec  $p < 0,05$ ) : les populations ibériques de la Cova Negra et à la Cueva de San Antón ont d'autant plus d'affinités biologiques entre elles qu'avec les populations françaises, mais restent tout de même proches des Ramandils. Cette dernière se rapproche morphologiquement de la Combette.

Contrairement à ce qu'on avait observé précédemment avec des calcanéus robustes en Ibérie et graciles dans le Sud-Est de la France, la tendance semble s'inverser au stade isotopique 4 avec des calcanéus plus robuste à la Combette



**Figure 133 :** Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale du calcanéus entre les lapins du stade isotopique 4. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.





**Figure 134** : Morphométrie géométrique 3D sur le calcaneus des lapins au stade isotopiques 4. A : Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation (vues dorsale et médiale) le long des axes 1 (PC1) et 2 (PC2) aux valeurs extrêmes de chaque axe (RAM : Les Ramandils, couches I et II ; LC : La Combette ; CN : Cova Negra ; CSA : Cueva de San Antón) ; B : superposition Procruste (points rouges = conformation moyenne obtenue à partir des *landmarks*).

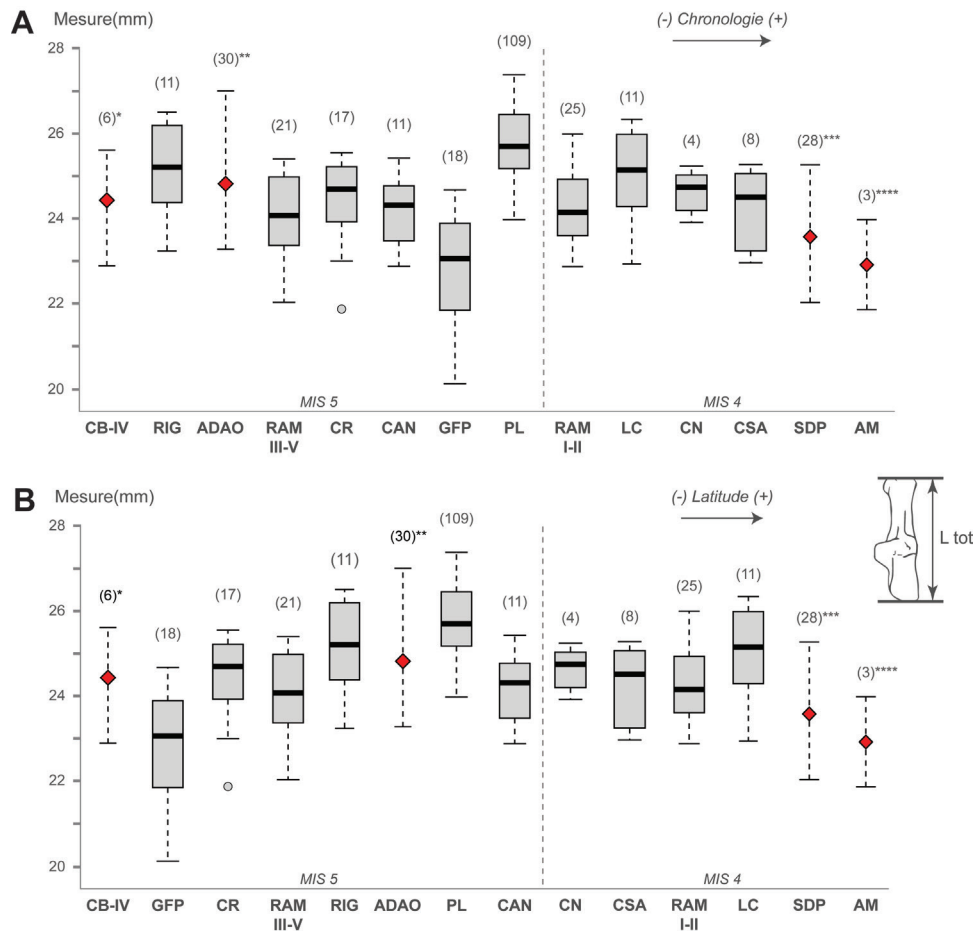
qu'à la Cova Negra ou à la Cueva de San Antón (Figure 134). On note que la conformation du calcaneus des Ramandils est davantage similaire à celle des populations espagnoles que de celle du Sud-Est de la France. La taille n'a encore une fois eu qu'une influence limitée sur la forme du calcaneus (1,33 %, permutation  $p < 0,05$ ).

#### **d. Comparaison des conformations entre les stades isotopiques 5 et 4**

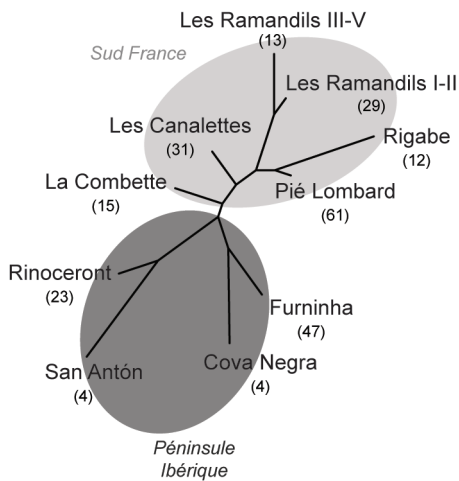
En raison de la lacune en sites du Sud-Ouest de la France et du Portugal datant du stade isotopique 4, aucune comparaison entre ces deux stades n'a pu être réalisée. Dans le Sud-Est de la France, on observe que la population de l'abri de la Combette au stade isotopique 4 est de taille corporelle similaire à celle de la grotte de Rigabe mais plus petite qu'à l'abri Pié Lombard. Ces trois populations possèdent comparativement une taille corporelle plus importante que celles des niveaux supérieurs (I et II, stade isotopique 4) et inférieurs (III et IV, stade isotopique 5) de la grotte des Ramandils. Dans le Sud-Est de l'Espagne, la taille corporelle des lapins paraît rester stable entre les stades isotopiques 5 et 4 (Figure 135).

La structuration de la variation phénotypique entre les populations des stades isotopiques 5 et 4 indique clairement un clivage biogéographique entre la France et l'Ibérie, plutôt que chronologique (Figure 136). Les populations de Pié Lombard et de Rigabe (stade isotopique 5) dans le Sud-Est de la France sont proches, tout comme celles des deux ensembles de la grotte des Ramandils (stades isotopiques 5 et 4). On note également une proximité entre ces dernières et les populations des abris des Canalettes et de la Combette. Côté ibérique, les lapins de la grotte de Furninha et de la Cova del Rinoceront présentent davantage d'affinités morphologiques avec les lapins du stade isotopique 4 de la communauté valencienne de la Cova Negra et de de la Cueva de San Antón.

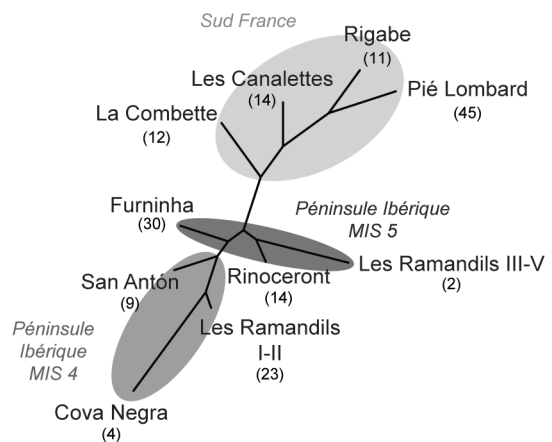
Les homologues dans la conformation du calcaneus entre ces différentes populations sont différentes de ce que nous avons observé sur la p3. On note un clivage géographique entre les lapins du Sud de la France et les lapins ibériques, mais on observe aussi plus de similitudes entre ceux de la Cova del Rinoceront et ceux des niveaux inférieurs de la grotte des Ramandils ; qui sont, pour rappel, deux populations du stade isotopique 5 relativement proches géographiquement (Figure 137). Les lapins



**Figure 135 :** Représentation de la longueur totale du calcaneus des lapins aux stades isotopiques 5 et 4. **A :** Représentation en fonction de la chronologie ; **B :** Représentation en fonction de la latitude ; CB-IV : Cova del Bolomor (couche IV, \*données d'après Sanchis, 2012) ; RIG : Rigabe ; ADAO : Adauoste (\*\*données d'après Defleur et al., 1994) ; RAM III-V : Les Ramandils (couches III à V) ; CR : Cova del Rinoceront ; CAN : Les Canalettes ; GFP : Furninha ; PL : Pié Lombard ; RAM I-II : Les Ramandils (couches I et II) ; LC : La Combette ; CN : Cova Negra ; CSA : Cueva de San Antón ; SDP : Salpêtre de Pompignan (\*\*\*)données d'après Donard, 1982) ; AM : Arma delle Manie (\*\*\*\*données d'après El Guennoui, 2001). Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses (excepté pour Cova del Bolomor, l'Adauoste, Salpêtre de Pompignan et Arma delle Manie où il s'agit du nombre de restes mesurés ; les losanges rouges indiquent la moyenne de l'échantillon).



**Figure 136 :** Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale de la p3 entre les lapins des stades isotopiques 5 et 4. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.



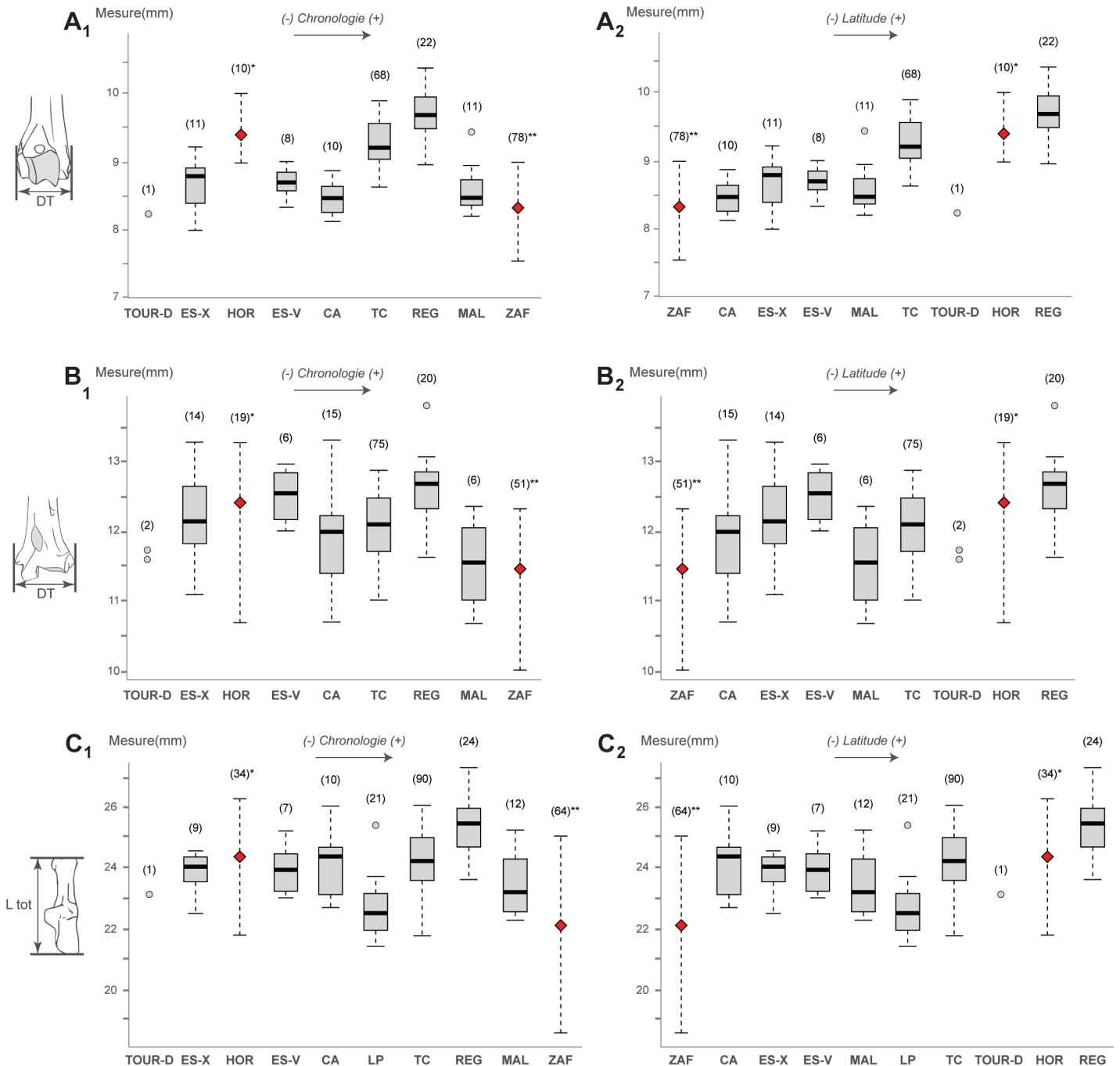
**Figure 137 :** Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale du calcaneus entre les lapins des stades isotopiques 5 et 4. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.

de l'ensemble supérieur de la grotte des Ramandils, daté du stade isotopique 4, sont plus proches morphologiquement des lapins de la même période du Sud-Est de l'Espagne (Cueva de San Antón et Cova Negra). On notera par ailleurs que les lapins de la grotte de Furninha au Portugal sont à rattacher davantage aux lapins espagnols du stade isotopique 4 qu'à ceux du stade isotopique 5.

### 4. Le genre *Oryctolagus* du stade isotopique 3

#### a. Ostéométrie

Durant cette période, nous observons d'importantes variations dans la taille corporelle des individus. Ainsi, on constate que les populations les plus grandes se situent généralement aux latitudes les plus élevées (Figure 138). Néanmoins, quelques disparités s'observent entre populations géographiquement proches ou à latitudes similaires : la population de la Cova de les Malladetes (sud de la province de Valence) a une taille corporelle plus



**Figure 138 :** Représentation de la taille des ossements des lapins au stade isotopique 3. 1 : Représentation en fonction de la chronologie ; 2 : Représentation en fonction de la latitude ; A : Humérus, diamètre transversal distal ; B : Tibia, diamètre transversal distal ; C : Calcaneus, longueur totale. TOUR-D : Tournal (couche D) ; ES-X : El Salt (couche X) ; HOR : Hortus (\*données d'après Donard, 1982) ; ES-V : El Salt (couche V) ; CA : Cueva Antón ; TC : Canyars ; REG : Regourdou ; MAL : Malladetes ; ZAF : Zafarraya (\*données d'après El Guennouni, 2001) ; LP : Picareiro (couches BB-FF). Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses (excepté pour l'Hortus et Zafarraya où il s'agit du nombre de restes mesurés ; les losanges rouges indiquent la moyenne de l'échantillon).

réduite que celle de la Cueva Antón (Murcie) et d'El Salt (Alicante). Ces deux dernières sont toutefois datées du début du stade isotopique 3, tandis que Malladetes et les terrasses de la Riera del Canyars sont de la fin de cette période. Une autre particularité concerne la population des niveaux inférieurs

de Picareiro, plus ou moins contemporaine de Malladetes et de Canyars, à une latitude comparable à la première, mais dont les dimensions sont plus réduites.

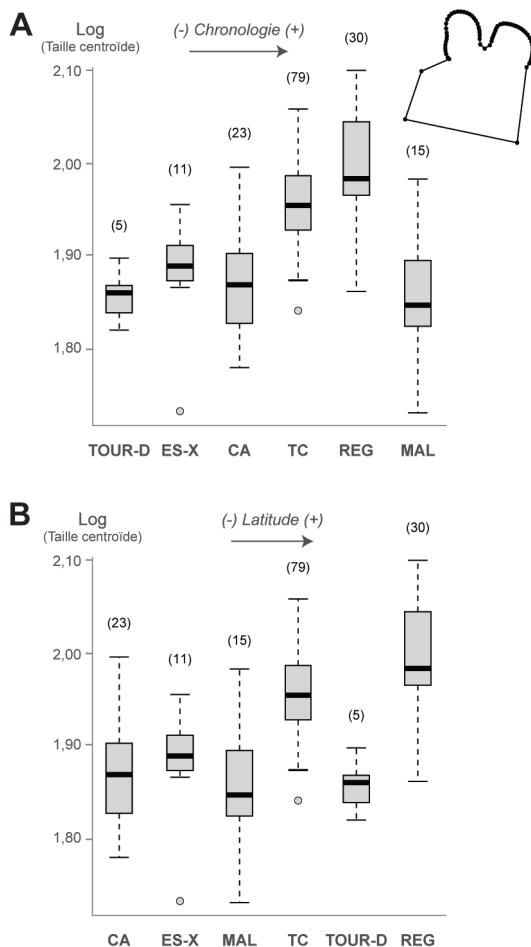
### b. Morphométrie géométrique 2D sur la p3

Au sein de cet interstade climatique, nous avons étudié 163 p3 provenant de six localités (Tableau 38). Des différences s'observent dans les variations de la taille centroïde (Figure 139 ; Kruskal Wallis avec  $p = 1,36E^{-15}$ ). En plus de différer entre elles, les populations de Canyars et de Regourdou diffèrent avec l'ensemble des autres populations (Tableau 39).

En termes d'affinités phénotypiques, cela se traduit par une plus grande proximité morphologique de la p3 entre les individus de Canyars et ceux des niveaux moustériens de la grotte Tournal, ainsi qu'entre les populations de la Cueva Antón et d'El Salt. Les p3 de Malladetes pourraient être qualifiées d'intermédiaires, tandis que celles de Regourdou semblent se démarquer des autres (Figure 140 ; MANOVA avec  $p < 0,05$ ).

	p3	Calcanéus
Tournal D	5	1
El Salt X	11	13
El Salt V	-	3
Cueva Antón	23	20
Picareiro	-	23
Canyars	79	42
Regourdou	30	25
Malladetes	15	8

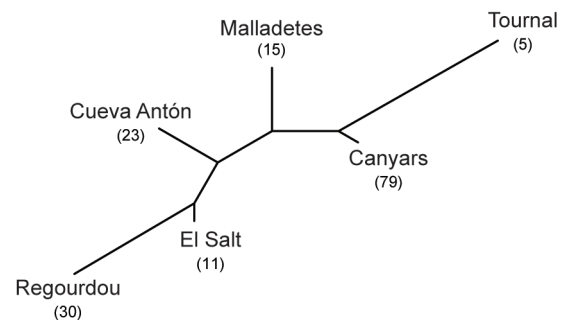
**Tableau 38** : Détail des effectifs (*O. cuniculus*) rapportés au stade isotopique 3, utilisés pour les études en morphométrie géométrique 2D et 3D.



**Figure 139** : Représentation de la taille centroïde (Log) de la p3 des lapins au stade isotopique 3. A : Représentation en fonction de la chronologie. B : Représentation en fonction de la latitude. TOUR-D : Tournal (couche D) ; ES-X : El Salt (couche X) ; CA : Cueva Antón ; TC : Canyars ; REG : Regourdou ; MAL : Malladetes. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.

p-valeur	CA	ES	MAL	REG	TC
ES	0,19				
MAL	0,66	0,15			
REG	<b>4,13E<sup>-08</sup></b>	<b>2,87E<sup>-05</sup></b>	<b>1,43E<sup>-06</sup></b>		
TC	<b>9,04E<sup>-09</sup></b>	<b>1,64E<sup>-04</sup></b>	<b>5,63E<sup>-06</sup></b>	<b>0,01</b>	
TOUR-D	0,66	0,13	1	<b>2,51E<sup>-04</sup></b>	<b>5,72E<sup>-04</sup></b>

**Tableau 39** : Résultat du test de Wilcoxon. Comparaison de la taille centroïde de la p3 entre les différentes populations de lapins au stade isotopique 3. CA : Cueva Antón ; ES : El Salt ; MAL : Cova de les Malladetes ; REG : Regourdou ; TC : Canyars ; TOUR-D : Tournal, couche D. La différence est significative quand  $p < 0,05$  (en gras). Les p-valeurs ont été ajustées selon la méthode « Benjamini-Hochberg » (BH).

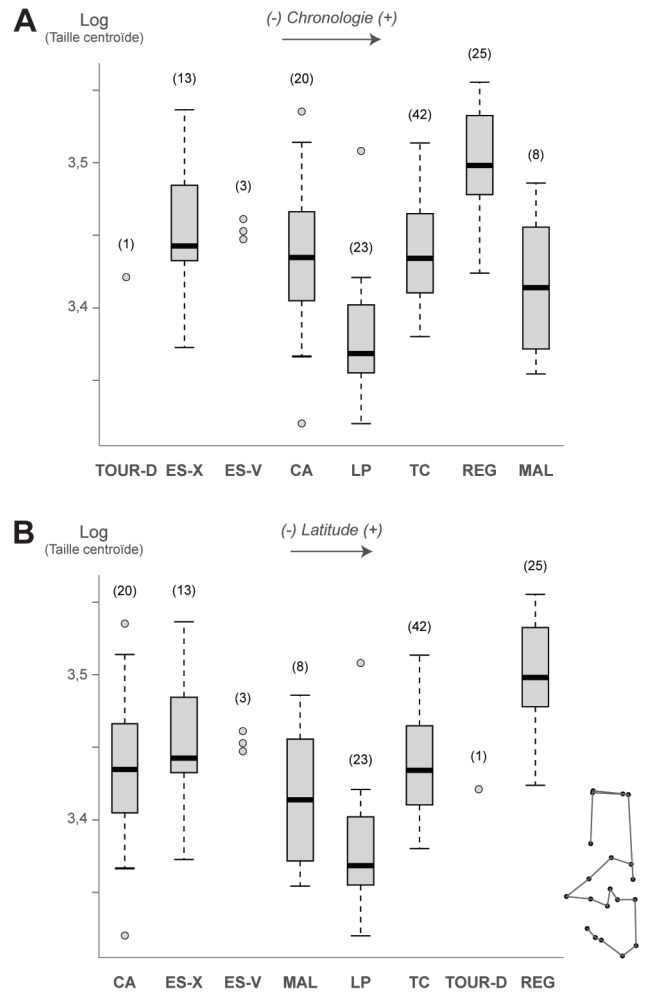


**Figure 140** : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale de la p3 entre les lapins du stade isotopique 3. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.

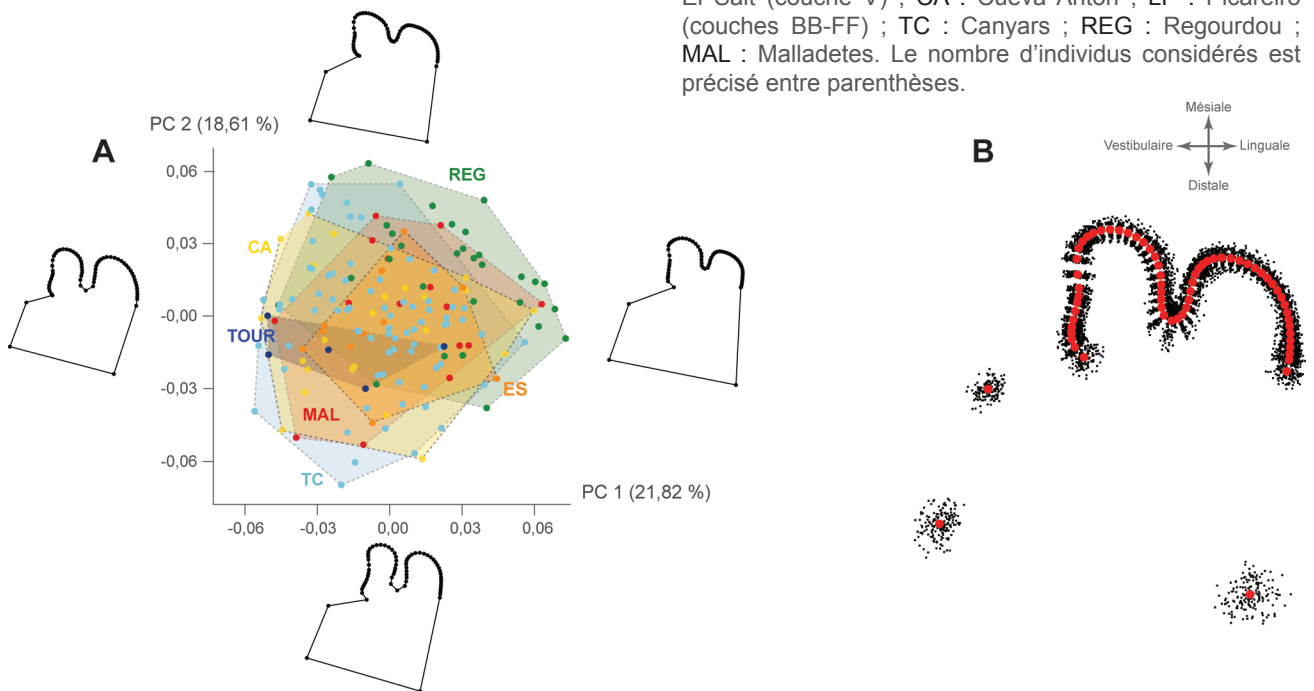
La conformation de la p3 des lapins de Regourdou semble se détacher légèrement de celle des populations ibériques et de celle de la grotte Tournal. En effet, la surface occlusale est carrée, avec un entoconide et un paraflexide très bien marqués. L'antéroflexide est moins profond et les antéroconides sont asymétriques avec un antéroconide lingual subtriangulaire (Figure 141). En revanche, les autres populations du stade isotopique 3 présentent une morphologie plus rectangulaire, un paraflexide discret voire absent, mais avec deux grands antéroconides arrondis et symétriques associés à un antéroflexide profond. L'impact de la taille sur la forme de la dent reste toutefois limité (3,84 %, permutation  $p < 0,05$ ).

**c. Morphométrie géométrique 3D sur le calcanéus**

Pour le calcanéus, 135 individus répartis en huit unités stratigraphiques ont été analysés (Tableau 38). Les populations de Picareiro et de Regourdou, les plus éloignées géographiquement des autres au sein de notre échantillon, présentent des différences significatives entre elles ainsi qu'avec presque l'ensemble des autres populations (Figure 142 ; Kruskal Wallis avec  $p < 0,05$  ; Tableau 40). À l'est de la péninsule Ibérique, les variations dans la taille centroïde observées ne diffèrent pas de manière significative. Ces résultats sont également conformes aux données biométriques précédemment acquises (cf. Figure 138).



**Figure 142 :** Représentation de la taille centroïde (Log) du calcanéus des lapins au stade isotopiques 3. A : Représentation en fonction de la chronologie. B : Représentation en fonction de la latitude. TOUR-D : Tournal (couche D) ; ES-X : El Salt (couche X) ; ES-V : El Salt (couche V) ; CA : Cueva Antón ; LP : Picareiro (couches BB-FF) ; TC : Canyars ; REG : Regourdou ; MAL : Malladetes. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.



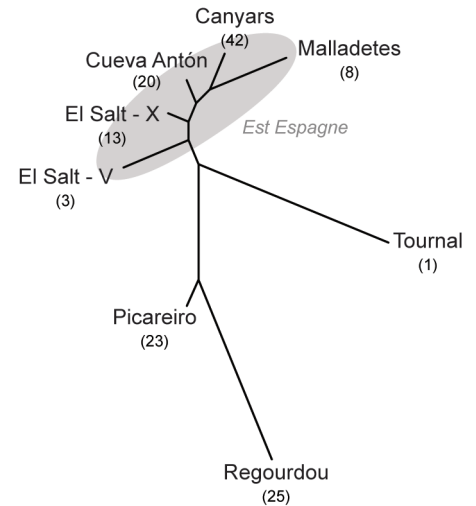
**Figure 141 :** Morphométrie géométrique 2D sur la p3 des lapins au stade isotopique 3. A : Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 (PC1) et 2 (PC2) aux valeurs extrêmes de chaque axe (TOUR : Tournal, couche D ; ES-X : El Salt, couche X ; CA : Cueva Antón ; TC : Canyars ; REG : Regourdou ; MAL : Malladetes) ; B : superposition Procruste (points rouges = conformation moyenne obtenue à partir des landmarks et semilandmarks).



p-valeur	CA	ES-V	ES-X	LP-3	MAL	REG	TC
ES-V	0,39						
ES-X	0,39	0,71					
LP-3	<b>2,87E-43</b>	<b>0,02</b>	<b>4,20E-5</b>				
MAL	0,58	0,39	0,35	0,12			
REG	<b>7,03E-6</b>	<b>0,04</b>	<b>2,04E-3</b>	<b>6,75E-10</b>	<b>3,51E-4</b>		
TC	0,87	0,39	0,39	<b>8,28E-8</b>	0,39	<b>4,96E-9</b>	
TOUR-D	0,75	0,64	0,70	0,39	1	0,18	0,87

**Tableau 40** : Résultat du test de Wilcoxon. Comparaison de la taille centroïde du calcanéus entre les différentes populations de lapins au stade isotopique 3. CA : Cueva Antón ; ES-V : El Salt, couche V ; ES-X : El Salt, couche X ; LP-3 : Picareiro, couches BB à FF ; MAL : Cova de les Malladetes ; REG : Regourdou ; TC : Canyars ; TOUR-D : Tournal, couche D. La différence est significative quand  $p < 0,05$  (en gras). Les p-valeurs ont été ajustées selon la méthode « Benjamini-Hochberg » (BH).

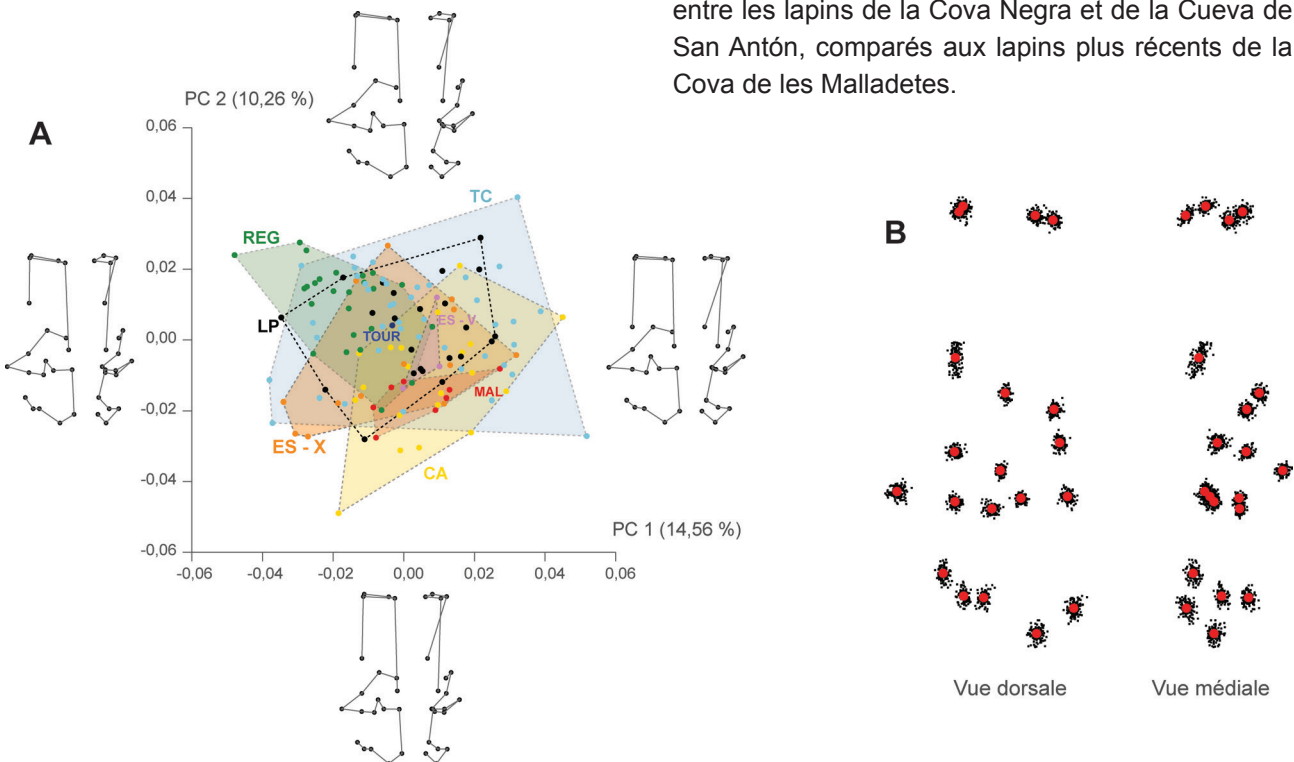
Morphologiquement, les individus de Regourdou et de Picareiro sont davantage proches entre eux, tandis que l'ensemble des populations est-espagnoles converge (Figure 143 ; MANOVA avec  $p < 0,05$ ). La majorité des individus de Regourdou semblent plus robustes que les lapins espagnols (Figure 144), mais la taille ne semble pas avoir joué un rôle majeur sur la forme du calcanéus (3,29 %, permutation  $p < 0,05$ ).



**Figure 143** : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale du calcanéus entre les lapins du stade isotopique 3. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.

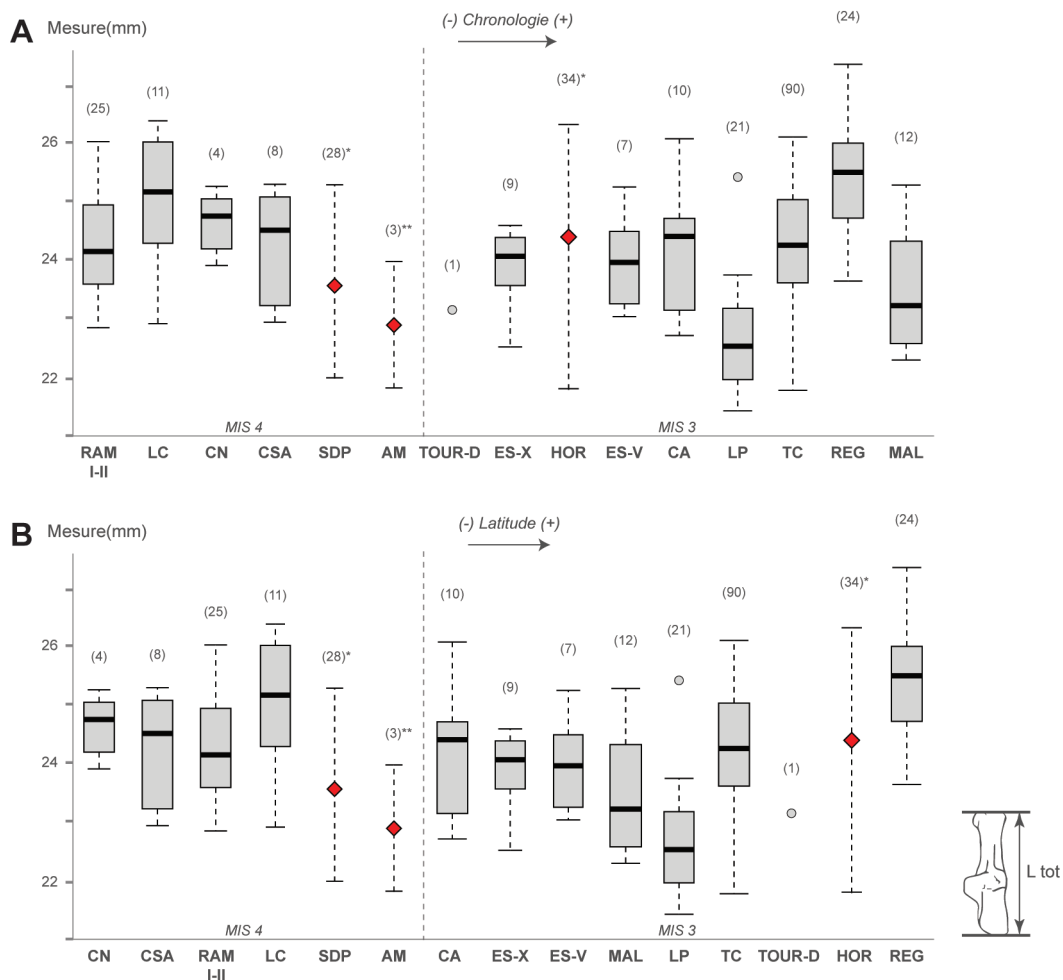
#### d. Comparaison des conformations du stade isotopique 4 et du stade isotopique 3

Entre les stades isotopiques 4 et 3, la taille corporelle des individus a légèrement varié en fonction des régions. Dans l'Est de l'Espagne, peu de variations de taille existent entre ces deux stades isotopiques, bien qu'une tendance s'observe avec une diminution progressive vers la fin du stade isotopique 3 (Figure 145). C'est le cas par exemple entre les lapins de la Cova Negra et de la Cueva de San Antón, comparés aux lapins plus récents de la Cova de les Malladetes.



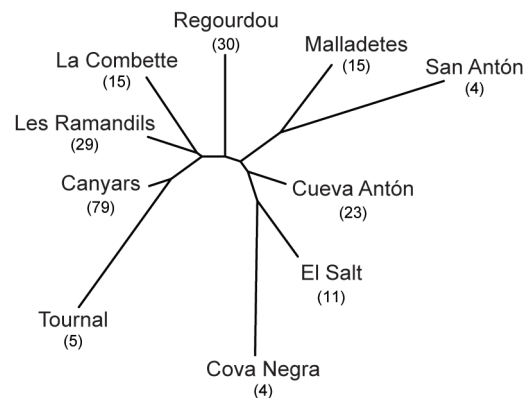
**Figure 144** : Morphométrie géométrique 3D sur le calcanéus des lapins au stade isotopiques 3. A : Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation (vues dorsale et médiale) le long des axes 1 (PC1) et 2 (PC2) aux valeurs extrêmes de chaque axe (TOUR : Tournal, couche D) ; ES-X : El Salt, couche X) ; ES-V : El Salt, couche V) ; CA : Cueva Antón ; LP : Picareiro, couches BB-FF) ; TC : Canyars ; REG : Regourdou ; MAL : Malladetes) ; B : superposition Procruste (points rouges = conformation moyenne obtenue à partir des landmarks).





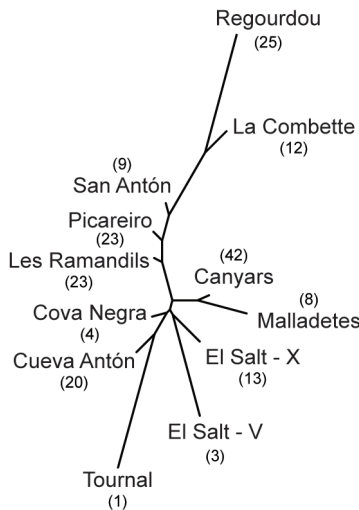
**Figure 145 :** Représentation de la longueur totale du calcanéus des lapins aux stades isotopiques 4 et 3. **A :** Représentation en fonction de la chronologie ; **B :** Représentation en fonction de la latitude ; RAM I-II : Les Ramandiils (couches I et II) ; LC : La Combette ; CN : Cova Negra ; CSA : Cueva de San Antón ; SDP : Salpêtre de Pompignan (\*donnés d’après Donard, 1982) ; AM : Arma delle Manie (\*\*donnés d’après El Guennouni, 2001) ; TOUR-D : Tournal (couche D) ; ES-X : El Salt (couche X) ; HOR : Hortus (\*données d’après Donard, 1982) ; ES-V : El Salt (couche V) ; CA : Cueva Antón ; LP : Picareiro (couches BB-FF) ; TC : Canyars ; REG : Regourdou ; MAL : Malladete. Le nombre d’individus considérés est précisé entre parenthèses (excepté pour Salpêtre de Pompignan, Arma delle Manie et l’Hortus où il s’agit du nombre de restes mesurés ; les losanges rouges indiquent la moyenne de l’échantillon).

Les individus du stade isotopique 3 de la grotte Tournal et de la Riera dels Canyars, proches géographiquement, présentent une affinité phénotypique forte concernant la conformation dentaire, tout comme c’est le cas pour les individus de la grotte des Ramandiils et de l’abri de la Combette au stade isotopique 4 (Figure 146). Dans le Sud-Est de l’Espagne, nous observons une proximité morphologique entre les populations du début du stade isotopique 3 (El Salt, Cueva Antón) avec celles du stade isotopique 4 (Cueva de San Antón, Cova Negra). La population de Regourdou, située en Dordogne, présente des homologies morphologiques avec ces populations espagnoles, ainsi qu’avec celles du stade isotopique 4 du Sud de la France. En revanche, cette proximité est moindre entre les lapins de Regourdou et ceux qui leur sont plus ou moins contemporains de la grotte Tournal et de Canyars.



**Figure 146 :** Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale de la p3 entre les lapins des stades isotopiques 4 et 3. Le nombre d’individus considérés est précisé entre parenthèses.

Les conformations du calcanéus des populations du stade isotopique 3 de Regourdou et de la grotte de Picareiro sont proches de celles du stade isotopique 4 de la grotte des Ramandils, de la Cueva de San Antón ainsi que de l'abri de la Combette (Figure 147). Les populations du stade isotopique 3 espagnols sont davantage proches entre elles, et seule la conformation de la Cova Negra (stade isotopique 4) s'en rapprocherait.



**Figure 147 :** Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale du calcanéus entre les lapins des stades isotopiques 4 et 3. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.

	p3	Ccalcaneus
<b>Cendres</b>	48	24
<b>Picareiro BB-FF</b>	2	9
<b>Picareiro U</b>	-	33
<b>Coulet des Roches</b>	-	2
<b>Aven des Planes</b>	5	1
<b>Murciélagos</b>	21	29
<b>Tournal H</b>	17	9
<b>Moulin du Roc</b>	50	13
<b>Le Morin</b>	29	5
<b>Pont d'Ambon 4</b>	3	7
<b>Picareiro F</b>	44	30
<b>Murat</b>	6	17
<b>Igue du Gral</b>	4	6
<b>Pont d'Ambon 3</b>	-	20
<b>Pont d'Ambon 2</b>	-	14

**Tableau 41 :** Détail des effectifs (*O. cuniculus*) rapportés au stade isotopique 2, utilisés pour les études en morphométrie géométrique 2D et 3D.

## 5. Les *Oryctolagus* du Tardiglaciaire (stade isotopique 2)

### a. Ostéométrie

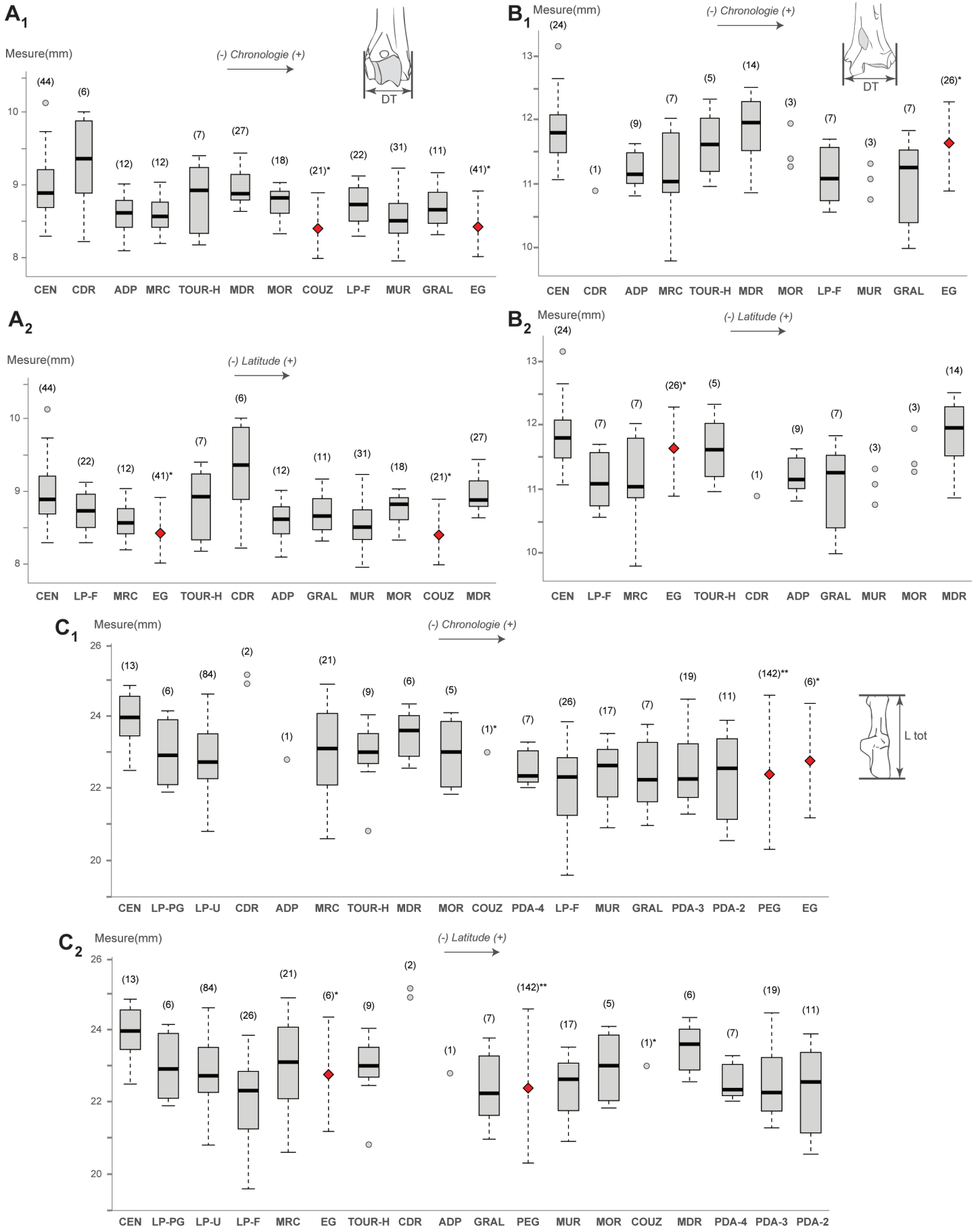
Le stade isotopique 2, appelé également Tardiglaciaire, est la phase chrono-climatique pour laquelle nous disposons de la meilleure résolution, tant en termes de nombre de gisements archéologiques et paléontologiques, qu'en nombre d'individus. Ainsi, quelques variations sont remarquées dans la variation de taille des ossements (Figure 148). Cette variation de taille ne semble toutefois pas corrélée avec la latitude mais plutôt avec la chronologie. Pour les trois unités stratigraphiques de la grotte de Picareiro au Portugal, nous observons une tendance à la diminution de la taille du calcanéus des populations en fonction du temps, allant du dernier maximum glaciaire à la fin du Tardiglaciaire. Cette même tendance est observée dans l'Est de l'Espagne où les populations de plus grandes tailles sont datées du dernier maximum glaciaire (e.g., Cova de les Cendres) et les plus petites de la fin du stade isotopique 2 (e.g., Murciélagos, El Gay). Notons que les populations portugaises, situées à une latitude proche de celles de l'Est de l'Espagne, possèdent une taille corporelle en moyenne plus basse. Malgré le peu d'individus à notre disposition dans le Sud-Est de la France, nous notons une nette diminution de la taille entre le maximum glaciaire du Coulet des Roches et à l'aven des Planes rapporté à la transition Tardiglaciaire-Holocène. Cette observation est également valable dans le Sud-Ouest de la France où nous disposons de plus de séries archéologiques. La taille des ossements diminue au cours du temps, comme par exemple entre Moulin du Roc et le Pont d'Ambon (Figure 148).

### b. Morphométrie géométrique 2D sur la p3

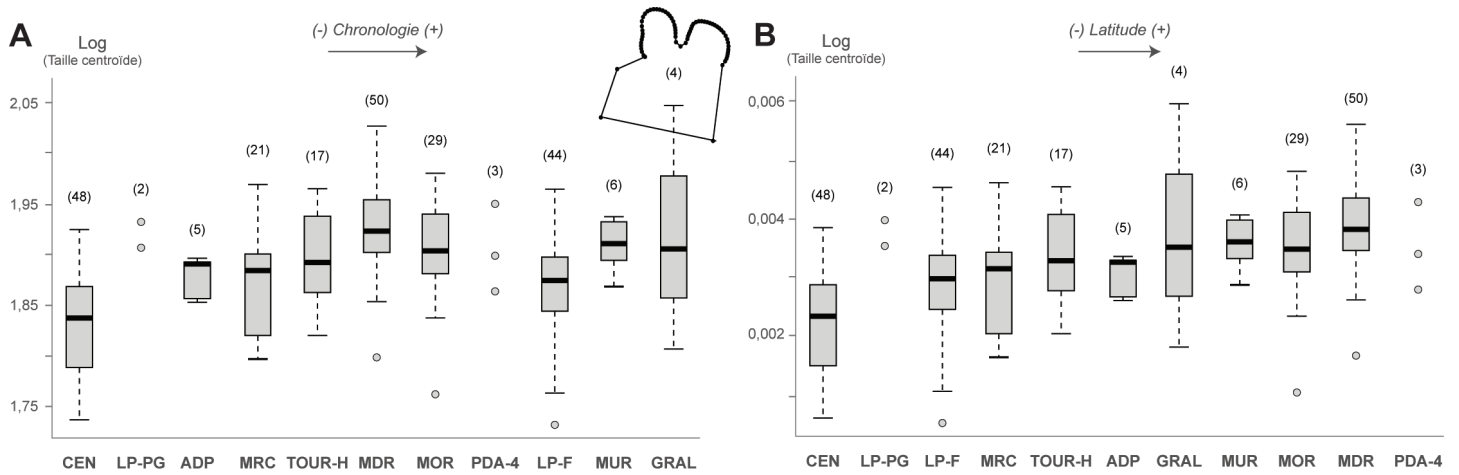
À partir des onze unités stratigraphiques datant du Tardiglaciaire (Tableau 41), nous avons analysé 229 p3. Nous avons constaté des différences significatives dans la taille centroïde (Figure 149 ; Kruskal Wallis avec  $p = 1,57E^{-13}$ ), où cette dernière semble avoir été significativement plus importante sous les hautes latitudes.

La structuration de la variation phénotypique mise en évidence dans cette analyse nous indique une subdivision entre les populations ibériques et celles du Sud de la France (Figure 150 ; MANOVA avec  $p < 0,05$ ). Les conformations dentaires des

## Chapitre 4 - Les populations fossiles

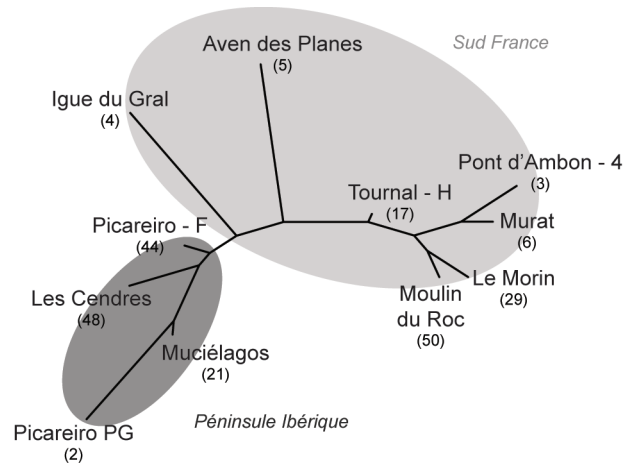


**Figure 148 :** Représentation de la taille des ossements des lapins au stade isotopique 2. 1 : Représentation en fonction de la chronologie ; 2 : Représentation en fonction de la latitude ; A : Humérus, diamètre transversal distal ; B : Tibia, diamètre transversal distal ; C : Calcaneus, longueur totale. CEN : Les Cendres ; CDR : Coulet des Roches ; ADP : Aven des Planes ; MRC : Murciélagos ; TOUR-H : Tournal (couche H) ; MDR : Moulin du Roc ; MOR : Le Morin ; COUZ : Gare de Couze (\*données d'après Donard, 1982) ; MUR : Murat ; GRAL : Igue du Gral ; PDA-4, PDA-3 et PDA-2 : Pont d'Ambon (couches 4, 3 et 2) ; PEG : Pégourie (\*\*données d'après Séronie-Vivien, 1994) ; EG : El Gay (\*données d'après Donard, 1982) ; LP-PG, LP-U et LP-F : Picareiro (couches Y-Z, U et F). Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses (excepté pour Gare de Couze, Pégourie et El Gay où il s'agit du nombre de restes mesurés ; les losanges rouges indiquent la moyenne de l'échantillon).

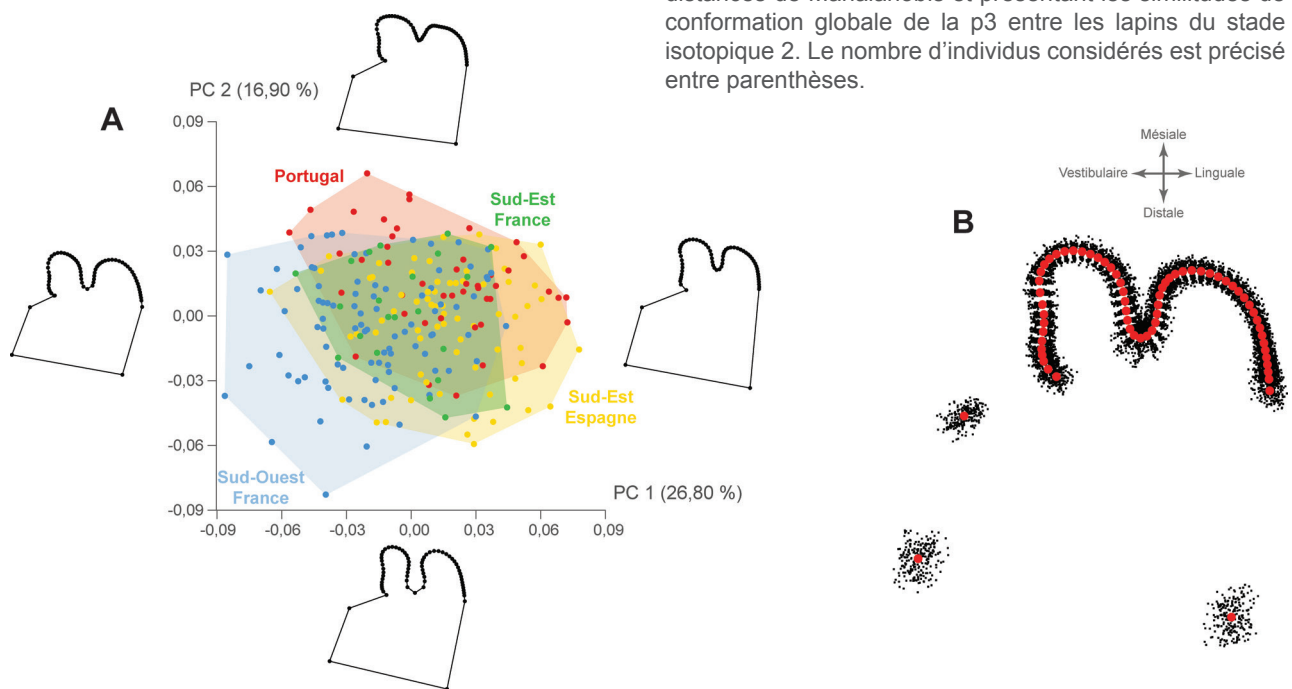


**Figure 149 :** Représentation de la taille centroïde (Log) de la p3 des lapins au stade isotopique 2. A : Représentation en fonction de la chronologie. B : Représentation en fonction de la latitude. CEN : Les Cendres ; LP-PG : Picareiro (couches Y-Z) ; ADP : Aven des Planes ; MRC : Murciélagos ; TOUR-H : Tournal (couche H) ; MDR : Moulin du Roc ; MOR : Le Morin ; PDA-4 : Pont d’Ambon (couche 4) ; LP-F : Picareiro (couche F) ; MUR : Murat ; GRAL : Igue du Gral. Le nombre d’individus considérés est précisé entre parenthèses.

lapins des gisements de l’abri du Morin, de Moulin du Roc, de l’abri Murat et du Pont d’Ambon sont similaires et possèdent également une affinité phénotypique avec les lapins de la grotte Tournal. Côté ibérique, les conformations dentaires des gisements de Picareiro, de les Cendres et de Murciélagos convergent également entre elles. Enfin, les individus des avens du Gral et des Planes se ressemblent morphologiquement et possèdent des traits communs, à la fois avec les populations aquitaines précédemment citées, ainsi qu’avec celles provenant de la péninsule Ibérique.



**Figure 150 :** Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale de la p3 entre les lapins du stade isotopique 2. Le nombre d’individus considérés est précisé entre parenthèses.



**Figure 151 :** Morphométrie géométrique 2D sur la p3 des lapins au stade isotopique 3. A : Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 (PC1) et 2 (PC2) aux valeurs extrêmes de chaque axe ; B : superposition Procruste (points rouges = conformation moyenne obtenue à partir des *landmarks* et *semilandmarks*).

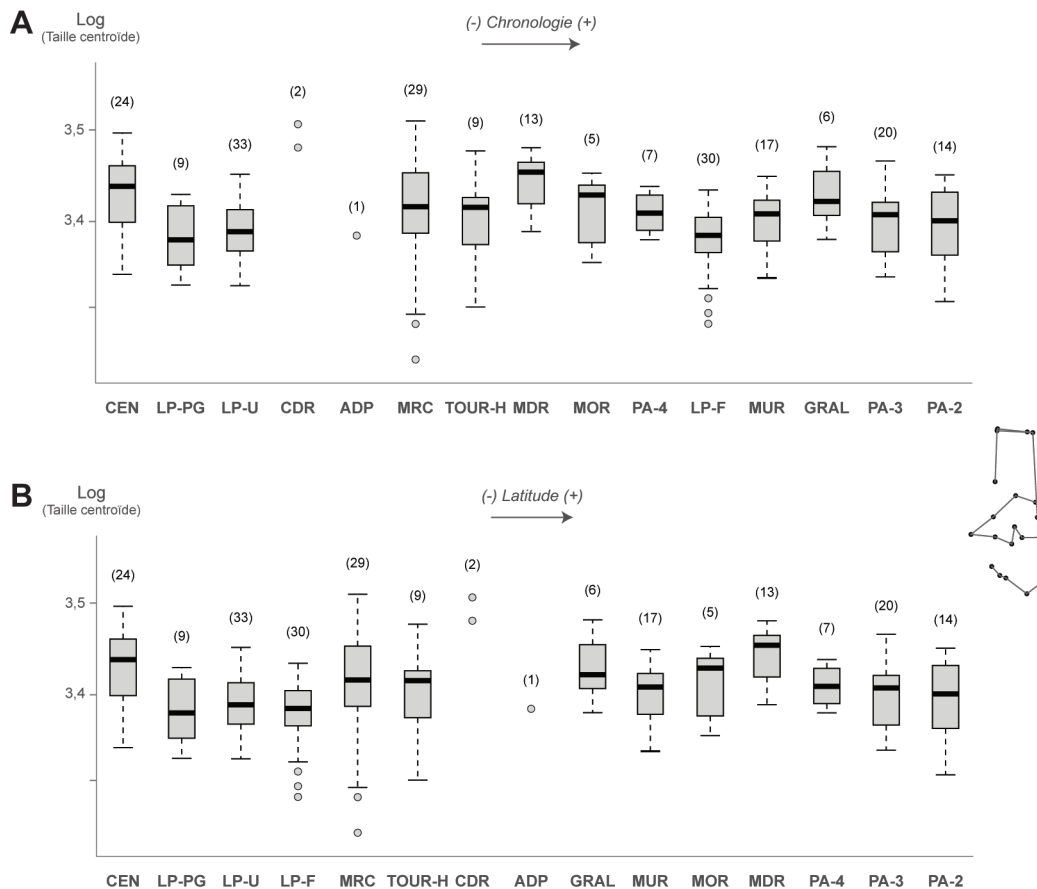
Les populations du Bassin aquitain sont marquées par une conformation générale de la p3 plutôt carrée due à un raccourcissement méso-distal de la dent. Le paraflexide est discret voire absent, les deux antéroconides sont grands, arrondis et symétriques, et l'antéroflexide associé est profond (Figure 151). En revanche, les populations ibériques possèdent une morphologie générale plus rectangulaire et avec deux antéroconides asymétriques associés à un antéroflexide relativement moins profond. Une fois de plus, l'allométrie est faible (1,43 %, permutation  $p < 0,05$ ).

**c. Morphométrie géométrique 3D sur le calcanéus**

Quinze unités du Tardiglaciaire (Tableau 41) ont été sélectionnées pour nos analyses, ce qui correspond à 219 calcanéus. Aucune différence significative n'a été relevée (Figure 152 ; Kruskal Wallis avec  $p > 0,05$ ). En revanche, des inégalités s'observent dans la répartition des valeurs entre

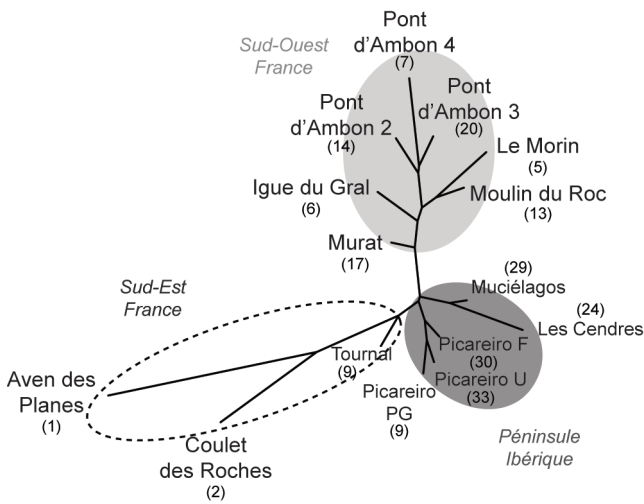
localités. Les populations portugaises semblent notamment posséder une taille centroïde plus réduite que les populations du Sud-Ouest de la France. Cela est en concordance avec ce que nous avons observé en biométrie sur le squelette postcrânien (loi de Bergmann). À l'aide des différentes populations du Sud-Ouest de la France, nous observons également une diminution de la taille au cours du temps en rapport avec la fin du Tardiglaciaire (cf. Figure 148).

En termes de conformation, cela concorde avec les mêmes groupes que sur la p3 (Figure 153 ; MANOVA avec  $p < 0,05$ ). On observe des affinités par localité géographique : les calcanéus des différentes couches de Picareiro présentent une morphologie similaire, tout comme ceux des grottes de les Cendres et de Murciélagos. Dans le Sud de la France, une affinité existe entre les séries des avens des Planes et du Coulet des Roches, ainsi qu'avec les niveaux magdaléniens de la grotte Tournal. Enfin, les populations aquitaines sont similaires.



**Figure 152 :** Représentation de la taille centroïde (Log) du calcanéus des lapins au stade isotopiques 3. A : Représentation en fonction de la chronologie. B : Représentation en fonction de la latitude. CEN : Les Cendres ; LP-PG : Picareiro (couches Y-Z) ; LP-U : Picareiro (couche U) ; LP-F : Picareiro (couche F) ; CDR : Coulet des Roches ; ADP : Aven des Planes ; MRC : Murciélagos ; TOUR-H : Tournal (couche H) ; MDR : Moulin du Roc ; MOR : Le Morin ; MUR : Murat ; GRAL : Igue du Gral ; PDA-4 : Pont d'Ambon (couche 4) ; PDA-3 : Pont d'Ambon (couche 3) ; PDA-2 : Pont d'Ambon (couche 2). Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.

**d. Comparaison des conformations du stade isotopique 3 et du stade isotopique 2**

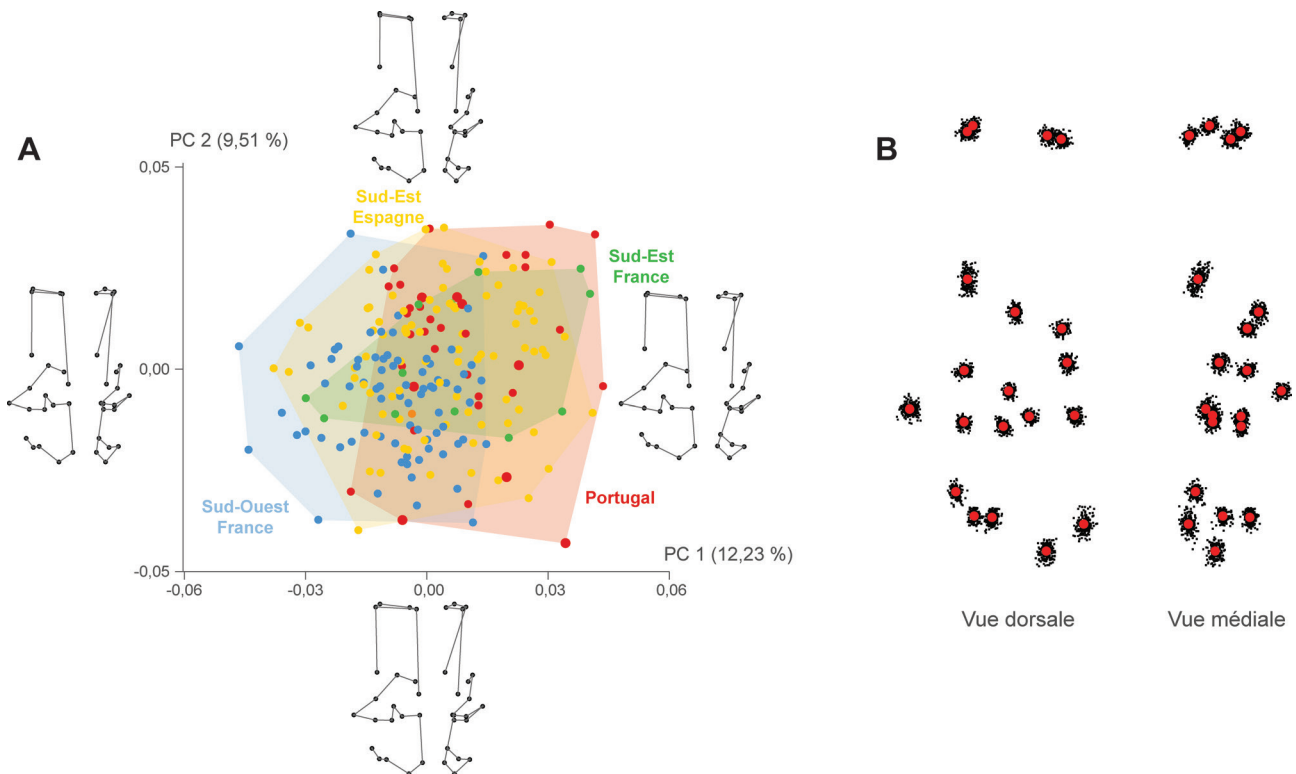


**Figure 153 :** Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale du calcanéus entre les lapins du stade isotopique 2. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.

Nous identifions, sur l'axe principal de la variation de la conformation, un léger clivage entre le Sud-Ouest de la France et le Portugal (Figure 154). Les calcanéus des sites portugais sont nettement plus robustes. Les populations du Sud-Est de l'Espagne et de la France possèdent une conformation plutôt intermédiaire. Enfin, nous noterons l'impact limité de la taille sur la forme du calcanéus (1,71 %, permutation  $p < 0,05$ ).

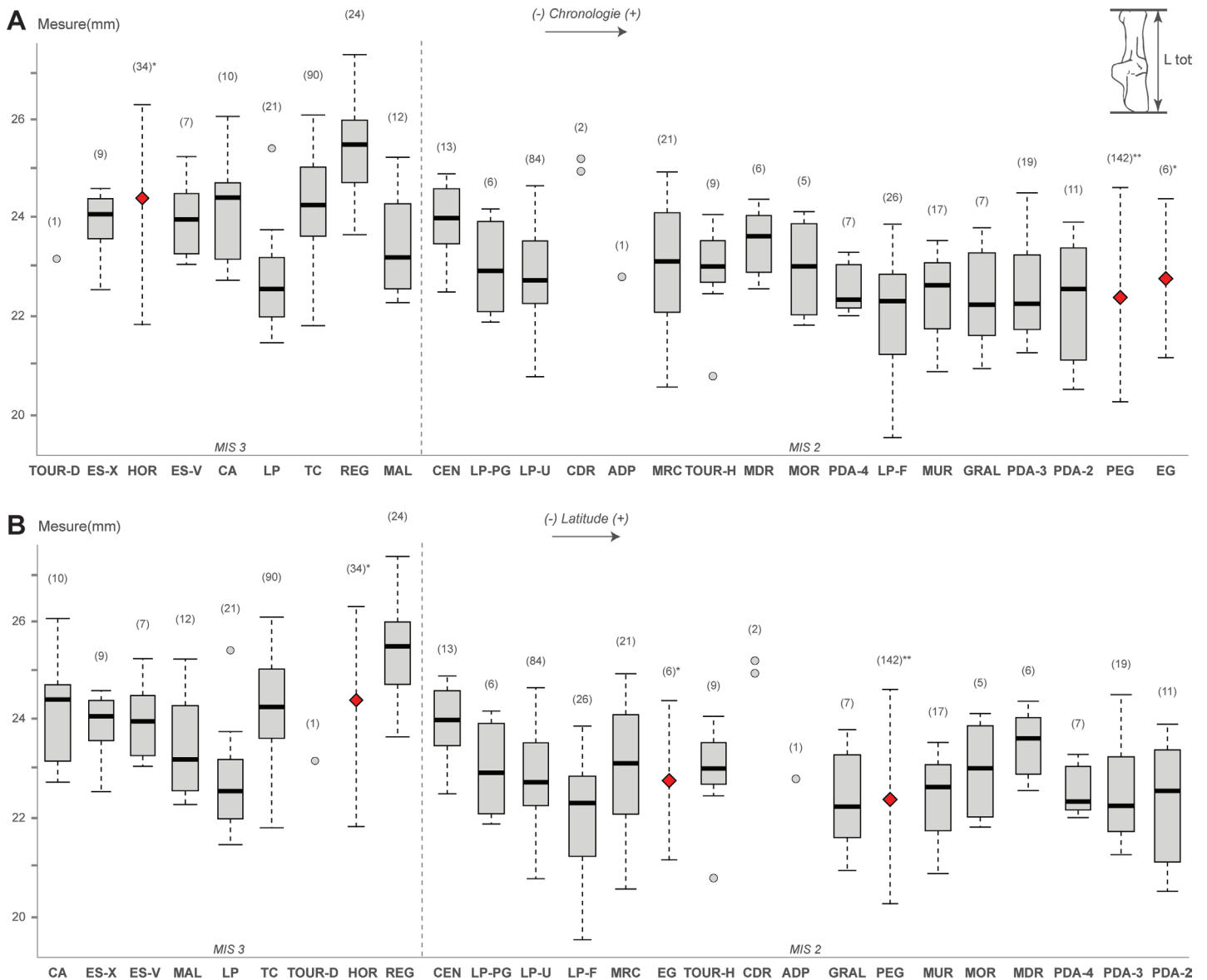
Des différences notables s'observent dans la taille des individus selon les régions (Figure 155). Dans le Sud de la France, les lapins du stade isotopique 2 sont en moyenne plus petits que ce qui est observé au cours du stade isotopique 3. Plus précisément en Aquitaine, la population de Regourdou possède un calcanéus de grande taille par rapport aux populations de la fin du Tardiglaciaire dans cette région. Ce constat est le même plus au sud, entre le Sud de l'Aude et le Nord de la Catalogne, où les individus du site de la Riera dels Canyars sont significativement plus grands que ceux de la grotte Tournal. En revanche, cela n'est plus vrai dans la péninsule Ibérique où les populations ne semblent pas varier significativement de taille corporelle entre les stades isotopiques 3 et 2, tant à l'ouest qu'à l'est.

En ce qui concerne la conformation de la p3, on observe que les populations de l'Est de l'Espagne de la première moitié du stade isotopique 3 (*i.e.*, Cueva Antón et El Salt) sont plus proches de Regourdou, daté de la seconde moitié du stade isotopique 3 (Figure 156). La population de Malladetes (seconde moitié du stade isotopique 3) est quant à elle plus proche des deux populations de Picareiro, datées respectivement du dernier maximum glaciaire et de



**Figure 154 :** Morphométrie géométrique 3D sur le calcanéus des lapins au stade isotopiques 2. A : Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation (vues dorsale et médiale) le long des axes 1 (PC1) et 2 (PC2) aux valeurs extrêmes de chaque axe ; B : superposition Procruste (points rouges = conformation moyenne obtenue à partir des landmarks).



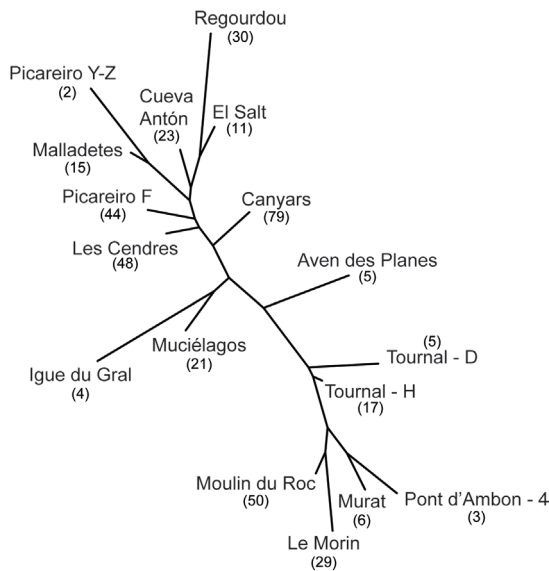


**Figure 155 :** Représentation de la longueur totale du calcanéus des lapins aux stades isotopiques 3 et 2. A : Représentation en fonction de la chronologie ; B : Représentation en fonction de la latitude ; TOUR-D : Tournal (couche D) ; ES-X : El Salt (couche X) ; HOR : Hortus (\*données d'après Donard, 1982) ; ES-V : El Salt (couche V) ; CA : Cueva Antón ; LP : Picareiro (couches BB-FF) ; TC : Canyars ; REG : Regoudou ; MAL : Malladete ; CEN : Les Cendres ; LP-PG, LP-U, et LP-F : Picareiro (couches Y-Z, U et F) ; CDR : Coulet des Roches ; ADP : Aven des Planes ; MRC : Murciélagos ; TOUR-H : Tournal (couche H) ; MDR : Moulin du Roc ; MOR : Le Morin ; MUR : Murat ; GRAL : Igue du Gral ; PDA-4, PDA-3 et PDA-2 : Pont d'Ambon (couches, 4, 3 et 2) ; PEG : Pégourié (\*\*données d'après Séronie-Vivien, 1994) ; EG : El Gay (\*données d'après Donard, 1982). Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses (excepté pour l'Hortus, Pégourié et El Gay où il s'agit du nombre de restes mesurés ; les losanges rouges indiquent la moyenne de l'échantillon).

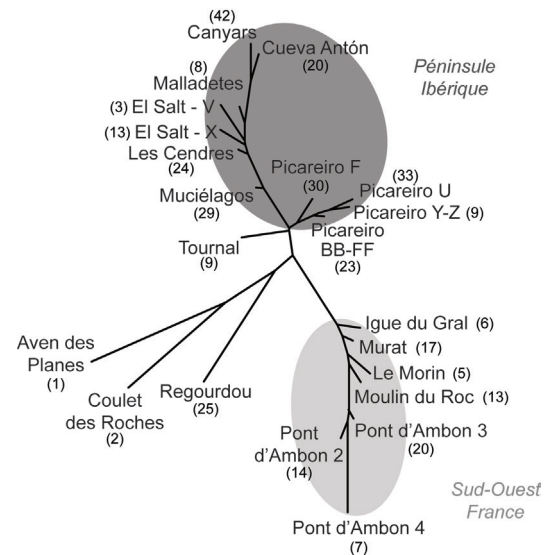
la fin du Tardiglaciaire. Plus généralement, une plus grande affinité morphométrique est notée entre les lapins portugais du stade isotopique 2, les lapins de la seconde moitié du stade isotopique 3 du Sud-Est espagnol, les lapins de Regoudou et les lapins de la première moitié du stade isotopique 3 du Sud-Est espagnol. En outre, toutes les populations du stade isotopique 2 (excepté celles du Portugal) sont davantage proches entre elles ainsi qu'avec celle de la Riera dels Canyars datée de la seconde moitié du stade isotopique 3. On notera tout de même que

l'ensemble des populations de la fin du Tardiglaciaire possèdent davantage d'affinités phénotypiques.

Dans notre analyse de la conformation du calcanéus, nous observons un regroupement géographique, toutes périodes confondues (Figure 157). Les populations portugaises de Picareiro des stades isotopiques 3 et 2 possèdent davantage d'affinités phénotypiques. Les populations de l'est de l'Espagne sont également regroupées ensemble, ainsi que pour le Sud-Ouest de la France.



**Figure 156 :** Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale de la p3 entre les lapins des stades isotopiques 3 et 2. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.



**Figure 157 :** Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale du calcanéus entre les lapins des stades isotopiques 3 et 2. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.

## 6. Le genre *Lepus* du Pléistocène supérieur

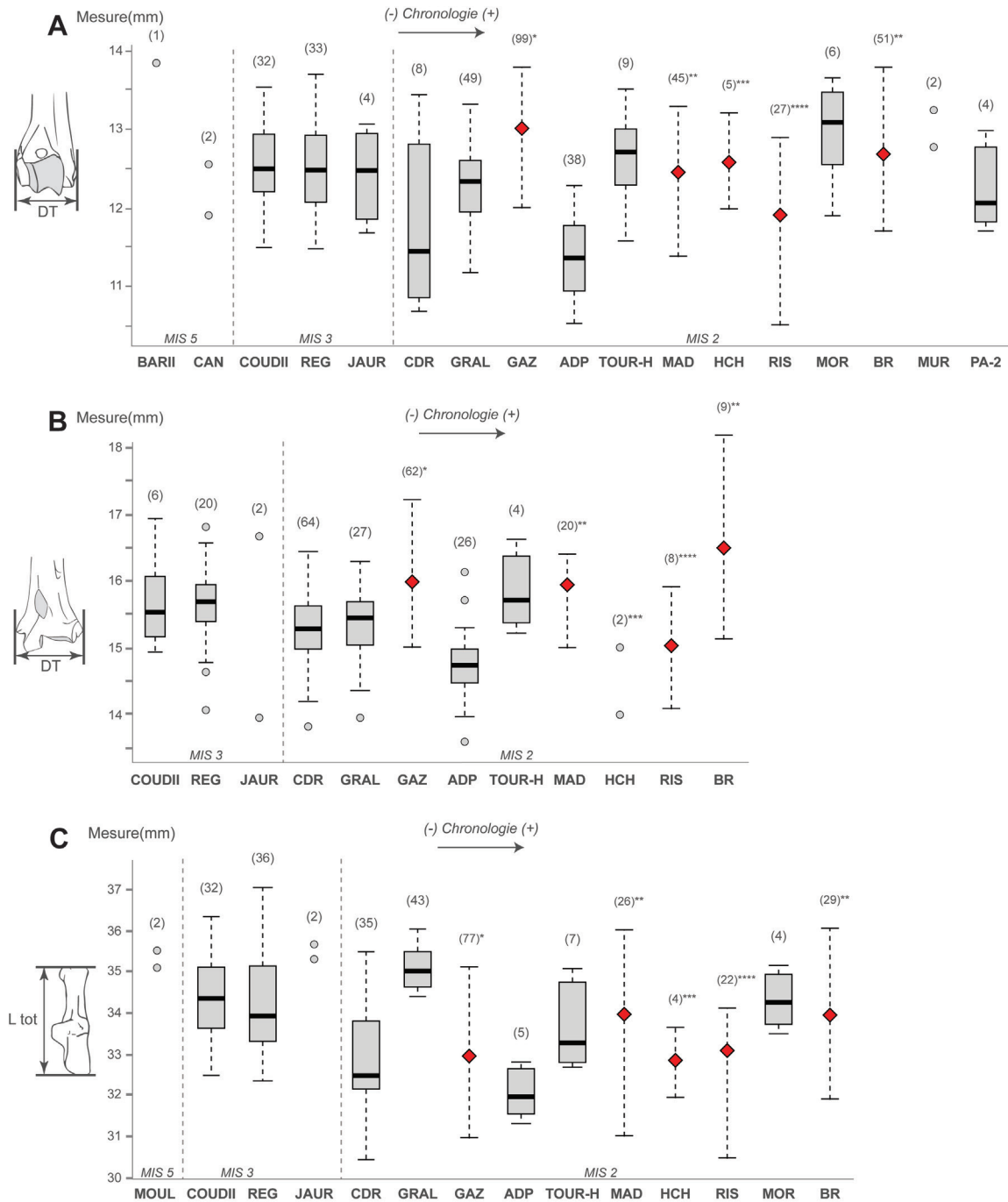
### a. Ostéométrie

Mis à part dans la péninsule Ibérique, tous les lièvres analysés des gisements fossiles datés du Pléistocène supérieur appartiennent au lièvre variable, *L. timidus*. Les individus isolés du stade isotopique 5 sont relativement de grande taille (Figure 158). Au stade isotopique 3, nous remarquons que la taille des lièvres variables semble rester constante au cours du temps. Au Tardiglaciaire, on observe que les populations situées dans le Sud-Est de la France, comme aux avens du Coulet des Roches et des Planes, sont en moyenne de plus petite taille corporelle que celles occupant le Sud-Ouest de la France (Igue du Gral, Le Morin, La Madeleine, Bois-Ragot) ou les pré-Pyrénées (Tournal, Gazel). Grâce aux données de ces deux avens géographiquement proches, on note une diminution progressive de la taille corporelle des lièvres variables dans cette région, vers la fin des temps glaciaires. Sur les gisements des grottes Tournal et de Gazel dans l'Aude, la taille des individus ne semble pas significativement varier. Dans le Sud-Ouest, on ne peut nier l'impact de la latitude sur la taille corporelle : par exemple, la population de Bois-Ragot (Vienne) paraît de plus grande taille que celle de la Madeleine (Dordogne) proches chronologiquement. La taille corporelle des lièvres variables de Dordogne au cours du Tardiglaciaire ne

semble pas significativement varier. On remarque en revanche que les lièvres des gisements magdaléniens de Rislisberghöhle (Stampfli, 1983) et de Hauterive-Champveyres (Morel et Müller, 1997) en Suisse, sont de taille corporelle significativement plus réduite que dans le Sud-Ouest de la France, et ce malgré leur présence à plus hautes latitudes et altitudes.

### b. Morphométrie géométrique 2D sur la p3

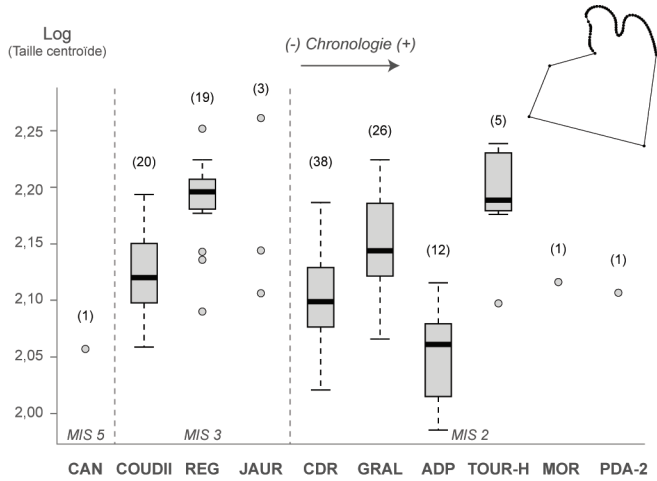
La morphométrie géométrique nous a permis de confirmer la présence unique du lièvre variable sur les sites français analysés, datés du Pléistocène supérieur (Tableau 28). En outre, nous avons identifié la présence du lièvre d'Europe dans des niveaux holocènes, comme à l'Igue du Gral, daté à environ 6000 ans (Mallye, *inédit*), ainsi que dans les niveaux supérieurs de l'aven des Planes datés entre 7000 et 2000 ans BP (Crégut-Bonnourre *et al.*, 2014). En Espagne, les quelques individus retrouvés à cette période sur les gisements des terrasses de la Riera del Canyars et de la Cova de les Cendres appartiennent à *L. granatensis*. Les quelques restes de lièvres appartenant à des sites marocains du Pléistocène supérieur (grotte El Harhoura II, grotte El Mnasra, grotte Tamaris I, grotte des Félines) qui nous ont été confiés appartiennent sans nul doute à *L. capensis*. Face au faible nombre de restes de cette période pour *L. capensis*, *L. europaeus* et *L. granatensis*, nous nous en tiendrons à l'étude morphométrique des restes de *L. timidus*.



**Figure 158** : Représentation de la taille des ossements des lièvres variables aux stades isotopiques (MIS) 5 à 2. A : Humérus, diamètre transversal distal ; B : Tibia, diamètre transversal distal ; C : Calcaneus, longueur totale. BARI I : Barasses II ; MOUL : Moula-Guercy ; CAN : Les Canalettes ; COUDII : Coudoulous II ; REG : Regourdou ; JAUR : Jaurens ; CDR : Coulet des Roches ; GRAL : Igue du Gral ; GAZ : Gazel (\*données d'après Fontana, 2003) ; ADP : Aven des Planes ; TOUR-H : Tournal (couche H) ; MAD : La Madeleine (\*\*données d'après Donard, 1982) ; HCH : Hauterive-Champréveyres (\*\*\*)données d'après Morel et Müller, 1997) ; RIS : Rislisberghöhle (\*\*\*\*)données d'après Stampfli, 1983) ; MOR : Le Morin ; BR : Bois-Ragot (\*\*données d'après Donard, 1982) ; MUR : Murat ; PDA-2 : Pont d'Ambon (couche 2). Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses (excepté pour Gazel, La Madeleine, Hauterive-Champréveyres, Rislisberghöhle et Bois-Ragot où il s'agit du nombre de restes mesurés ; les losanges rouges indiquent la moyenne de l'échantillon).

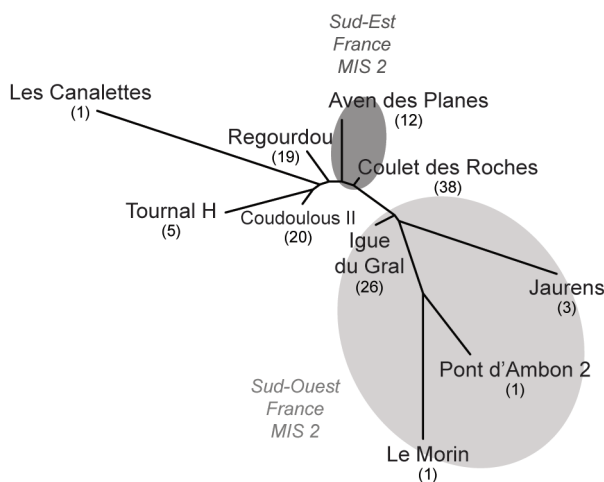
Pour le Pléistocène supérieur, nous avons pu analyser 126 p3 de lièvre variable provenant de dix gisements du Sud de la France (Tableau 42). Des différences significatives entre les différentes populations ont été relevée dans la taille centroïde

de cette dent (Figure 159 ; Kruskal Wallis avec  $p = 1,17E^{-10}$ ). Bien qu'on ait un nombre relativement restreint d'individus, on note que la taille centroïde a augmenté entre le MIS 5 et la fin du MIS 3, mais semble par la suite avoir plutôt réduite vers la fin du MIS 2.



**Figure 159 :** Représentation de la taille centroïde (Log) de la p3 des lièvres variables aux stades isotopiques (MIS) 5 à 2. CAN : Les Canalettes ; COUDII : Coudoulous II ; REG : Regourdou ; JAUR : Jaurens ; CDR : Coulet des Roches ; GRAL : Igue du Gral ; ADP : Aven des Planes ; TOUR-H : Tournal (couche H) ; MOR : Le Morin ; PDA-2 : Pont d’Ambon (couche 2). Le nombre d’individus considérés est précisé entre parenthèses.

L’analyse ne met en avant aucune structuration géographique ou chronologique bien nette dans la variation phénotypique (Figure 160 ; MANOVA avec  $p < 0,05$ ). On notera tout de même une proximité de conformation entre les individus de la fin du Tardiglaciaire du Pont d’Ambon et de l’abri du Morin, ainsi qu’avec l’Igue du Gral un peu plus ancien et les avens du Coulet des Roches et des Planes. Les individus de Regourdou et de Jaurens, proches chronologiquement et géographiquement, sont similaires dans leur conformation dentaire. L’individu des Canalettes semble se rapprocher des individus des stades isotopiques 4 et 3 de Dordogne, tout comme Coudoulous II et Tournal. En revanche, nous n’observons pas de conformation caractéristique d’une population (Figure 161). Chez les lièvres



**Figure 160 :** Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale de la p3 entre les lièvres variables des stades isotopiques (MIS) 5 à 2. Le nombre d’individus considérés est précisé entre parenthèses.

	p3	Calcanéus
Aven des Planes	12	4
Les Canalettes	1	-
Coulet des Roches	38	29
Coudoulous II	20	20
Igue du Gral	26	26
Jaurens	3	2
Le Morin	1	2
Pont d’Ambon 2	1	-
Regourdou	19	22
Tournal H	5	7
Moula-Guercy	-	1

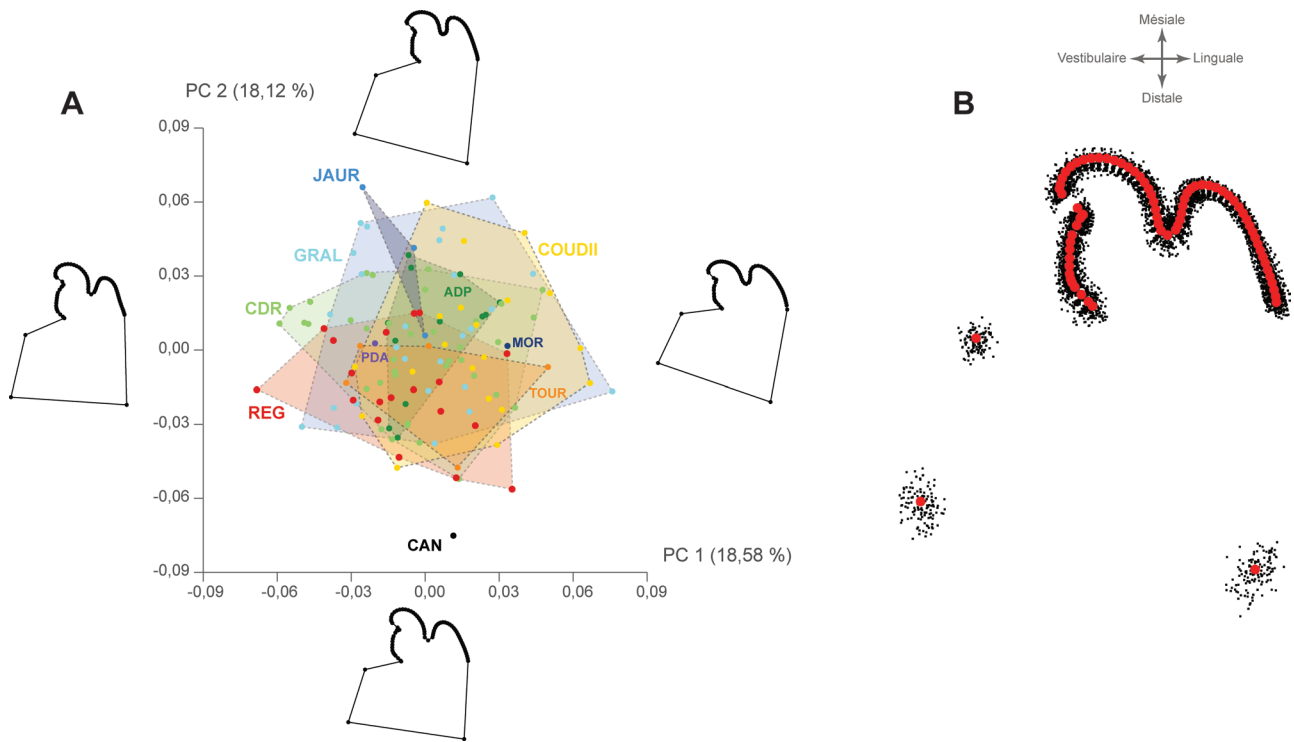
**Tableau 42 :** Détail des effectifs (*L. timidus*) rapportés au Pléistocène supérieur, utilisés pour les études en morphométrie géométrique 2D et 3D.

variables du Pléistocène supérieur, aucune influence notable de la taille sur la forme de la dent n’a été relevée (1,06 %, permutation  $p < 0,05$ ).

### c. Morphométrie géométrique 3D sur le calcanéus

Nous avons analysé 113 calcanéus provenant de neufs gisements du Pléistocène supérieur (Tableau 42). Parmi eux, de nombreuses populations diffèrent significativement deux à deux (Figure 162 ; Kruskal Wallis avec  $p < 0,05$ ). Ainsi, on observe par exemple que les individus de l’aven du Coulet des Roches diffèrent de toutes les autres populations sauf de celle de l’aven des Planes, géographiquement très proche (Tableau 43). Autre exemple, les lièvres variables de Regourdou se distinguent principalement des populations de la fin du Tardiglaciaire. Les variations de la taille centroïde du calcanéus suivent les mêmes variations que la taille maximale du calcanéus (cf. Figure 158). Toutefois, la taille centroïde des individus de la fin du Tardiglaciaire semble plus réduite que chez les lièvres plus anciens. Comme vu précédemment, la taille corporelle des lièvres variables semble donc augmenter lors des optimums glaciaires et diminuer à la fin du Pléistocène supérieur.

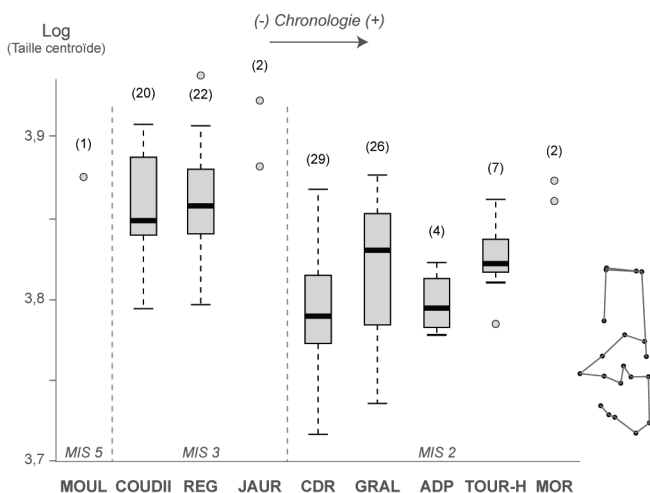
L’analyse nous révèle une structuration intéressante de la variation phénotypique (Figure 163 ; MANOVA avec  $p < 0,05$ ). La conformation des individus de la fin du Tardiglaciaire de la grotte Tournal et de l’abri du Morin sont proches entre elles, ainsi qu’avec celle des individus du Sud-Est de la France des Planes et du Coulet des Roches. Les lièvres variables des gisements de Regourdou, Coudoulous II et de Jaurens présentent des conformations proches, ainsi qu’avec ceux de l’Igue du Gral.



**Figure 161 :** Morphométrie géométrique 2D sur la p3 des lièvres variables aux stades isotopiques 5 à 2. A : Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 (PC1) et 2 (PC2) aux valeurs extrêmes de chaque axe (CAN : Les Canalettes ; COUDII : Coudoulous II ; REG : Regourdou ; JAUR : Jaurens ; CDR : Coulet des Roches ; GRAL : Igue du Gral ; ADP : Aven des Planes ; TOUR-H : Tournal, couche H ; MOR : Le Morin ; PDA-2 : Pont d'Ambon, couche 2) ; B : superposition Procruste (points rouges = conformation moyenne obtenue à partir des landmarks et semilandmarks).

p-valeur	ADP	CDR	COUDII	GRAL	JAUR	MOR	MOUL	REG
<b>CDR</b>	0,82							
<b>COUDII</b>	<b>9,49E-3</b>	<b>3,32E-6</b>						
<b>GRAL</b>	0,28	<b>0,02</b>	<b>0,02</b>					
<b>JAUR</b>	0,23	<b>0,02</b>	0,32	<b>0,02</b>				
<b>MOR</b>	0,23	<b>0,03</b>	0,82	0,12	0,46			
<b>MOUL</b>	0,53	0,14	0,86	0,24	0,82	0,82		
<b>REG</b>	<b>8,43E-3</b>	<b>1,72E-6</b>	0,82	<b>2,58E-3</b>	0,22	0,82	0,83	
<b>TOUR</b>	0,22	0,07	0,03	0,86	0,13	0,13	0,36	<b>0,02</b>

**Tableau 43 :** Résultat du test de Wilcoxon. Comparaison de la taille centroïde du calcanéus entre les différentes populations de lièvres au Pléistocène supérieur. ADP : Aven des Planes ; CDR : Coulet des Roches ; COUDII : Coudoulous II ; GRAL : Igue du Gral ; JAUR : Jaurens ; MOR : Le Morin ; MOUL : Moula-Guercy ; REG : Regourdou ; TOUR : Tournal, couche H. La différence est significative quand  $p < 0,05$  (en gras). Les p-valeurs ont été ajustées selon la méthode « Benjamini-Hochberg » (BH).



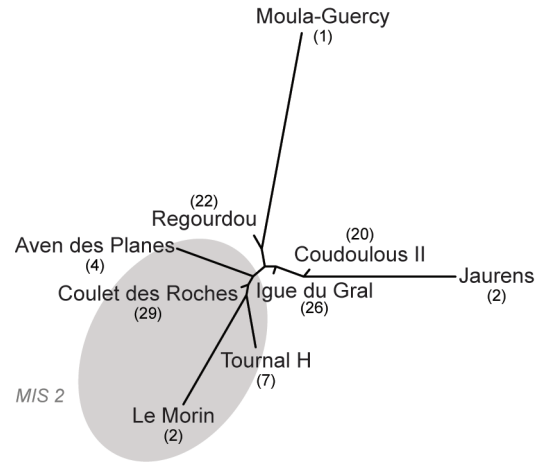
**Figure 162 :** Représentation de la taille centroïde (Log) du calcanéus des lièvres variables aux stades isotopiques (MIS) 5 à 2. MOUL : Moula-Guercy ; COUDII : Coudoulous II ; REG : Regourdou ; JAUR : Jaurens ; CDR : Coulet des Roches ; GRAL : Igue du Gral ; ADP : Aven des Planes ; TOUR-H : Tournal (couche H) ; MOR : Le Morin. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.



En termes de morphologie, cela se traduit par des calcanéus plus robustes dans les populations plus anciennes, c'est-à-dire avec une tubérosité calcanéenne et un corps du calcanéus proportionnellement plus larges que chez les populations de la fin du Tardiglaciaire (Figure 164). En revanche, ces dernières possèdent une surface articulaire avec le talus plus épaisse et une tubérosité calcanéenne relativement plus courte et plus étroite. Enfin, l'impact de la taille sur la forme du calcanéus reste assez faible (1,61 %, permutation  $p < 0,05$ ).

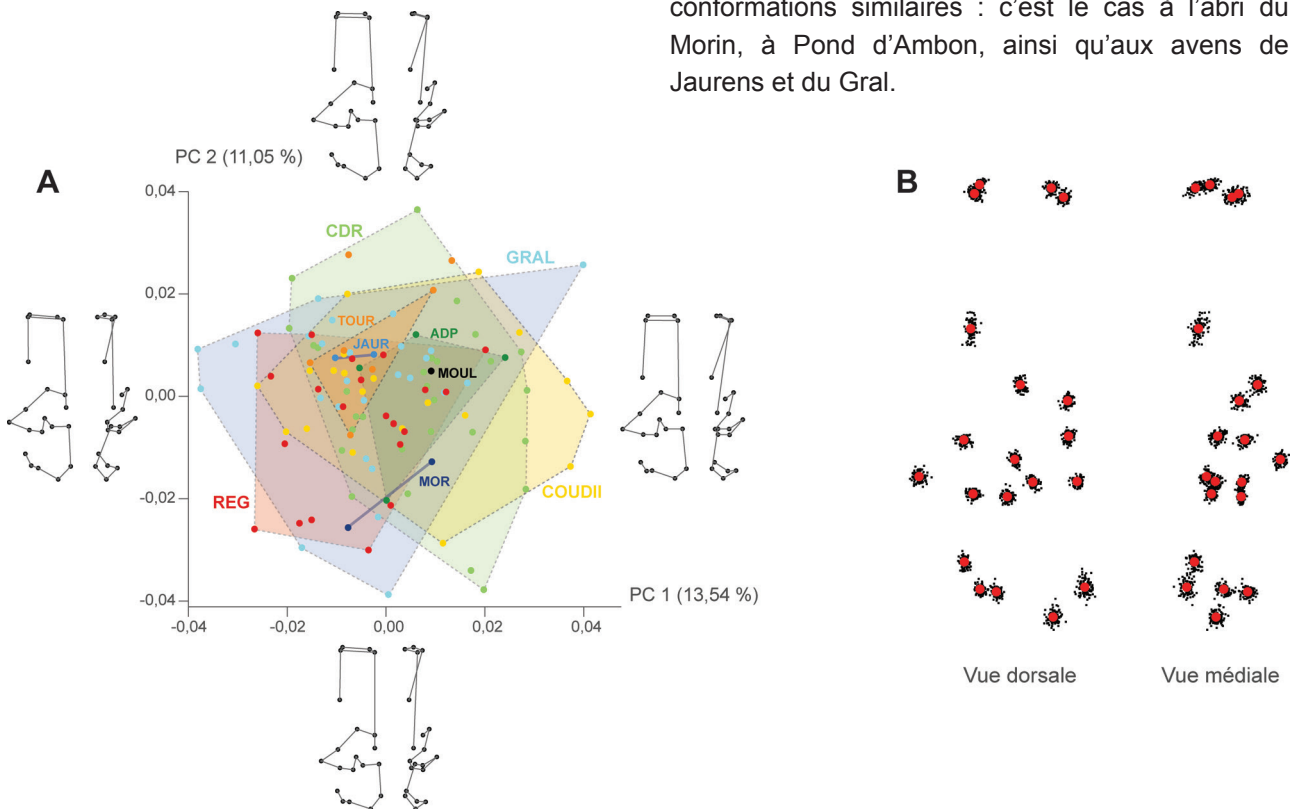
**d. Comparaison des conformations du Pléistocène moyen et du Pléistocène supérieur**

Pour ce qui est de la taille corporelle, il semblerait qu'elle reste globalement stable entre la fin du Pléistocène moyen et le début du Pléistocène supérieur, malgré quelques variations (Figure 165). Seuls les lièvres du Sud-Est de la France (Coulet des Roches, aven des Planes) paraissent de plus petite taille que les individus du Sud-Ouest, ce qui serait plutôt en lien avec la loi de Bergmann.



**Figure 163 :** Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale du calcanéus entre les lièvres variables des stades isotopiques (MIS) 5 à 2. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.

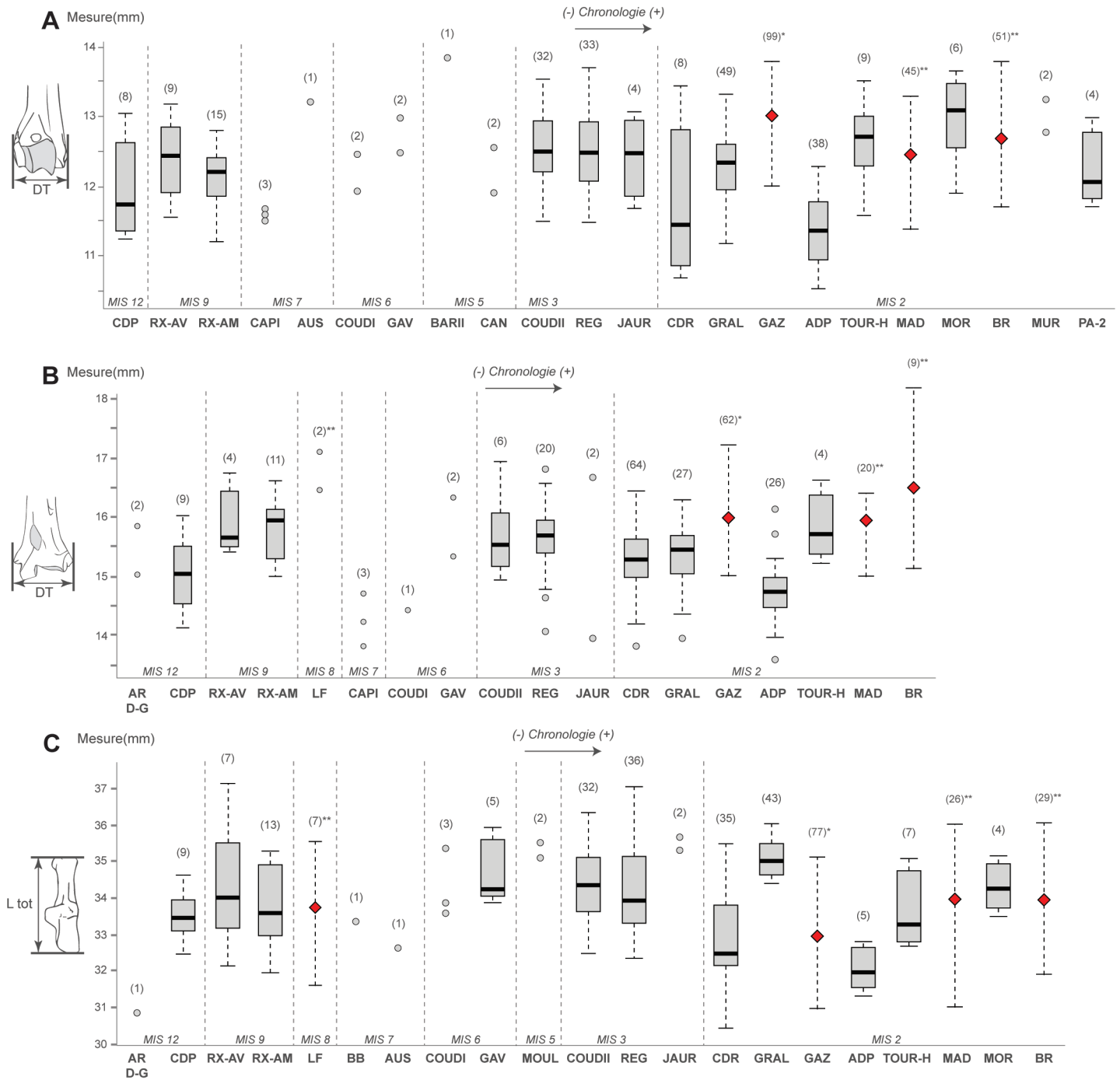
En ce qui concerne la conformation de la p3, nous ne notons aucune structuration claire de la variation phénotypique chez les lièvres variables pléistocènes (Figure 166 ; MANOVA avec  $p < 0,05$ ). Quelques tendances peuvent toutefois être observées. Par exemple, certains individus chronologiquement et géographiquement proches possèdent des conformations similaires : c'est le cas à l'abri du Morin, à Pond d'Ambon, ainsi qu'aux avens de Jaurens et du Gral.



**Figure 164 :** Morphométrie géométrique 3D sur le calcanéus des lièvres variables aux stades isotopiques 5 à 2. A : Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation (vues dorsale et médiale) le long des axes 1 (PC1) et 2 (PC2) aux valeurs extrêmes de chaque axe (MOUL : Moula-Guercy ; COUDII : Coudoulous II ; REG : Regourdou ; JAUR : Jaurens ; CDR : Coulet des Roches ; GRAL : Igue du Gral ; ADP : Aven des Planes ; TOUR-H : Tournal, couche H ; MOR : Le Morin) ; B : superposition Procruste (points rouges = conformation moyenne obtenue à partir des landmarks).



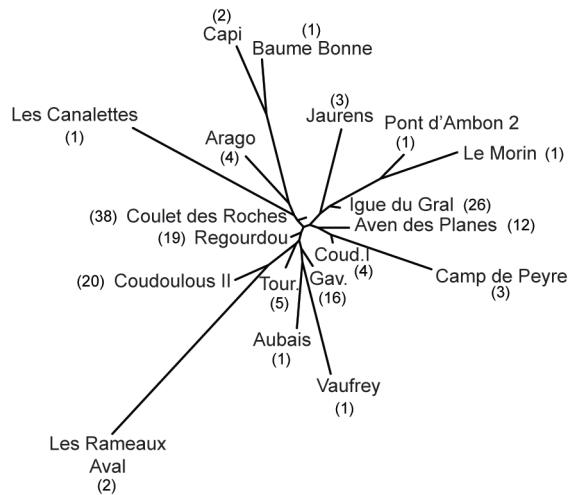
## Chapitre 4 - Les populations fossiles



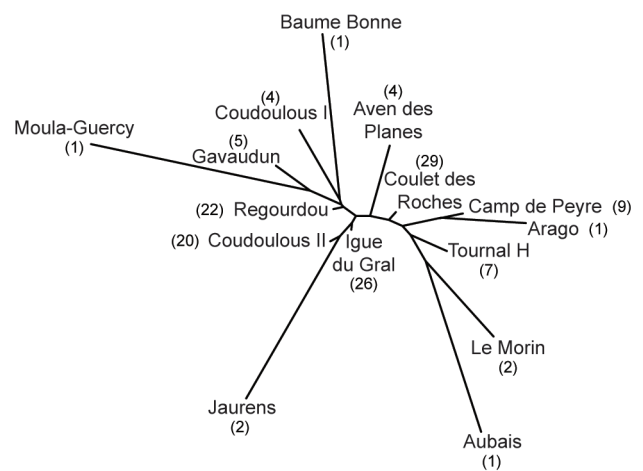
**Figure 165 :** Représentation de la taille des ossements des lièvres variables aux stades isotopiques (MIS) 5 à 2. A : Humérus, diamètre transversal distal ; B : Tibia, diamètre transversal distal ; C : Calcaneus, longueur totale. AR D-G : Arago (couches D à G) ; CDP : Camp de Peyre ; RX-AV : Igue des Rameaux (station aval) ; RX-AM : Igue des Rameaux (station amont) ; LF : La Fage (\*\*données d'après Donard, 1982) ; CAPI : grotte Capi ; BB : Baume Bonne ; AUS : Aubais ; COUDI : Coudoulous I ; GAV : Gavaudun ; BARI I : Barasses II ; MOUL : Moula-Guercy ; CAN : Les Canalettes ; COUDII : Coudoulous II ; REG : Regourdou ; JAUR : Jaurens ; CDR : Coulet des Roches ; GRAL : Igue du Gral ; GAZ : Gazel (\*données d'après Fontana, 2003) ; ADP : Aven des Planes ; TOUR-H : Tournal (couche H) ; MAD : La Madeleine (\*\*données d'après Donard, 1982) ; MOR : Le Morin ; BR : Bois-Ragot (\*\*données d'après Donard, 1982) ; MUR : Murat ; PDA-2 : Pont d'Ambon (couche 2). Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses (excepté pour La Fage, Gazel, La Madeleine et Bois-Ragot où il s'agit du nombre de restes mesurés ; les losanges rouges indiquent la moyenne de l'échantillon).

La conformation du calcaneus des populations du Pléistocène moyen se démarque légèrement morphologiquement de celle des individus du Pléistocène supérieur (Figure 167 ; MANOVA avec  $p < 0,05$ ). Les lièvres variables de Camp de Peyre et de la grotte de la Caune de l'Arago restent assez proches (stade isotopique 12), tout comme les lièvres

de la fin du Pléistocène moyen de Coudoulous I, de la grotte de la Baume Bonne et de Gavaudun. Les populations du Pléistocène supérieur du Sud-Ouest de la France ont une conformation similaire, tout comme celle de la grotte Tournal avec celle de l'abri du Morin, ou encore entre l'aven des Planes et le Coulet des Roches.



**Figure 166 :** Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale de la p3 entre les lièvres variables des stades isotopiques (MIS) 12 à 2. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.



**Figure 167 :** Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale du calcaneus entre les lièvres variables des stades isotopiques (MIS) 12 à 2. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.

## IV. Conclusions

Au terme de cette étude visant à réévaluer la phylogénie de la famille des léporidés en Europe occidentale et identifier les moteurs de leur évolution, 73 séries fossiles couvrant la quasi-totalité du Quaternaire ont été étudiées. Plusieurs variations des caractéristiques biométriques et morphométriques au cours du temps ont été mises en évidence.

Les séries fossiles étudiées proviennent principalement de quatre régions péri-méditerranéennes : le Sud-Est et le Sud-Ouest de la France, l'Est de l'Espagne et le Portugal. Les variations biométriques interrégionales observées sont principalement dues à la position géographique des populations, c'est-à-dire avec les individus de plus grande taille aux latitudes les plus élevées et inversement. Cette observation est compatible avec ce que nous avons vu dans le chapitre précédent sur les populations actuelles et indique des changements de la taille corporelle des léporidés en accord avec la loi de Bergmann. Cependant, la taille des individus n'est pas restée constante au cours du temps dans une région donnée et a, par moment, beaucoup fluctué. Cela implique l'existence d'autres facteurs dans l'évolution de la taille corporelle, comme l'influence de paramètres environnementaux locaux et/ou globaux. L'ensemble des données récoltées nous a permis d'identifier les périodes au cours desquelles la taille des léporidés a significativement augmenté ou diminué. Par exemple dans le Sud de la France, la taille des lapins a progressivement augmenté au cours des stades isotopiques 9 et 6,

ou encore significativement diminué à la toute fin du Tardiglaciaire. Cela nous a en outre permis de voir si ces variations ont eu lieu de manière synchrone dans les différentes régions de l'Europe occidentale. Ainsi, l'impact de facteurs environnementaux semble avoir varié d'une région à l'autre et particulièrement entre l'Ouest et l'Est de la péninsule Ibérique. En effet, les populations portugaises sont généralement de plus petite taille que leurs homologues contemporaines du Sud-Est de l'Espagne, pourtant situées à des latitudes similaires (cf. Figure 5). Enfin, malgré ces différences interrégionales, la taille corporelle de toutes les espèces de léporidés considérées dans ce travail (*i.e.*, genres *Oryctolagus* et *Lepus*) semble régir par les mêmes influences géographiques et environnementales, du début du Pléistocène jusqu'à aujourd'hui.

- Si chez les lièvres nous n'avons pas observé de transformation morphologique majeure dans la conformation de la p3 au cours du temps, celle des lapins a subi de grandes variations. Les principaux changements identifiés se sont très certainement produits 1) entre le Pléistocène inférieur et moyen, 2) entre les stades isotopiques 16 et 9, 3) aux stades isotopiques 6 et 4) au stade isotopique 3. Au Pléistocène inférieur, ces variations semblent plutôt induites par la taxinomie : les trois groupes identifiés coïncident avec les taxons décrits dans la littérature et correspondent à l'espèce actuelle *O. cuniculus*, *O. giberti* et *O. lacosti* / *O. valdarnensis*. À partir du Pléistocène moyen, plus qu'une seule espèce du genre *Oryctolagus* est présente en Europe. Malgré cela, des changements dans la conformation de la p3

sont perceptibles. La source de la variation principale identifiée est alors en lien avec la chronologie, selon le stade isotopique, et la conformation peut marquer une zone géographique particulière. Par exemple au stade isotopique 6, deux groupes ont été identifiés respectivement dans le Sud-Ouest et le Sud-Est de la France. Deux autres groupes distincts ont également pu être mis en évidence dans le Sud de la France et le Sud-Est de l'Espagne, entre les stades isotopiques 3 et 2. Ces changements se traduisent globalement par la réduction au cours du temps du paraflexide, très marqué au Pléistocène inférieur et moyen et qui tend à disparaître à la fin du Tardiglaciaire. Les individus actuels n'expriment d'ailleurs quasiment plus ce caractère. Enfin, nous indiquons que la taille centroïde de la p3 a varié au cours du temps de la même manière que les éléments postcrâniens, mais que l'effet de l'allométrie observée était toujours très faible (*i.e.*, < 4%).

- Comme pour la p3, il est assez aisé à partir de la morphométrie géométrique, d'identifier un calcanéus d'individus fossiles de celui d'individus actuels. Cela implique que la morphologie des léporidés actuels a évolué de façon notable depuis le Pléistocène. Comme pour la taille centroïde de la p3, celle du calcanéus a très largement fluctué au cours du temps et est corrélée à la variation de la longueur maximale du calcanéus observée lors des analyses ostéométriques. Mis à part pour les individus du Pléistocène inférieur et actuels, les variations de forme du calcanéus ne semblent pas marquer des taxons en particulier, mais paraissent davantage liées à la position géographique des populations. Régulièrement, des différences de conformation sont perçues entre les quatre régions périméditerranéennes sus-citées. Ce constat est très important car il nous indique que les variations morphologiques dentaires et celles du squelette postcrânien n'évoluent pas de la même manière au cours du temps mais aussi selon différents paramètres (*i.e.*, taxinomie, géographie, chronologie). Les caractéristiques de la p3 auraient donc davantage une valeur taxinomique, tandis que le calcanéus présenterait plutôt une variabilité écotypique.



---

# **Chapitre 5 :**

## **Synthèse et discussion générale**

---

- C'est par ici qu'il est passé.
  - Qui donc ?
  - Un certain lapin.
  - Vous en êtes sûr ?
  - Sur de quoi ?
- Qu'il est passé par là.
  - Qui donc ?
  - Le lapin.
  - Quel lapin ?

*Alice au pays des merveilles (1951),  
le chat de Cheshire et Alice*

---





Afin d'appréhender la taxinomie, la phylogénie et les dispersions de la famille des léporidés, composée essentiellement par les genres *Oryctolagus* et *Lepus* au Quaternaire en Europe occidentale, nous avons étudié 73 séries fossiles couvrant la quasi-totalité du Pléistocène. Ce travail nécessitait en outre l'étude de populations actuelles, permettant de mieux caractériser leurs variabilités morphologiques et biométriques, ainsi que de mettre en évidence les facteurs pouvant influencer sur ces variations (e.g., latitude, climat, génétique). Ce référentiel moderne, et son analyse, constitue une base essentielle pour une meilleure compréhension des processus évolutifs (e.g., spéciation, extinction) et des différentes phases migratoires des espèces en Europe. Il est toutefois important de tenir compte de l'histoire récente de ces petits gibiers ; en particulier pour le lapin, dont l'introduction et réintroduction, ainsi que des déplacements, ont été réalisés ou favorisés par l'Homme aux périodes historiques (Callou, 2003). Nous proposons ici une synthèse de l'ensemble de nos résultats afin de discuter de l'impact des changements environnementaux sur l'évolution biologique et les déplacements des représentants de la famille des léporidés, afin de proposer, à terme, un nouveau schéma évolutif et paléobiogéographique.

### I. L'apport des populations actuelles

Le bilan éco-éthologique des populations actuelles, réalisé en amont des analyses morphométriques, a permis de synthétiser des comportements spécifiques parmi les différentes espèces de léporidés. Celles-ci occupent des biotopes distincts et bien particuliers, pouvant dans certains cas être soumis à une rude compétition interspécifique ou à une forte pression de prédation. Bien appréhender ces aspects biologiques est essentiel avant d'aborder les études paléontologiques.

En Paléontologie, la distinction entre les genres *Oryctolagus* et *Lepus* est relativement aisée à partir de critères ostéométriques (e.g., Donard, 1982 ; Pelletier *et al.*, 2015a) et morphologiques (e.g., Callou, 1997 ; Llorente, 2010). Malgré cela, on rencontre régulièrement dans les publications récentes des difficultés dans la détermination générique ou spécifique, qui se limitent encore trop souvent à la simple mention de la famille (i.e., *Léporidés*), voire de l'ordre (i.e., *Lagomorpha*). Ce bilan met en évidence les freins pour les études taxinomiques, phylétiques

ou paléobiogéographiques. En outre, étudier ces deux genres de manière indépendante permet aussi de savoir si les mêmes facteurs, biotiques et/ou abiotiques, ont des influences similaires sur la morphologie de l'ensemble des individus de la famille. La caractérisation de la variabilité biologique d'une espèce au sein d'une population géographiquement localisée doit absolument être appréhendée car cette variabilité va certainement se retrouver dans les registres fossiles.

Cet aspect distinctif est également important à considérer dans d'autres disciplines comme par exemple l'archéozoologie. Depuis plus de deux décennies, de très nombreux travaux en néotaphonomie ont permis de créer différents référentiels afin de déterminer l'agent (ou les agents) accumulateur(s) dans les assemblages osseux de léporidés sur un site archéologique (Hockett, 1991 ; Sanchis, 2000 ; Cochard, 2004b, 2004c ; Lloveras *et al.*, 2008a, 2008b ; Mallye *et al.*, 2008 ; Lloveras *et al.*, 2009a, 2009b ; Sanchis et Pascual Benito, 2011 ; Álvarez *et al.*, 2012 ; Lloveras *et al.*, 2012a, 2012b ; Rodríguez-Hidalgo *et al.*, 2013 ; Lloveras *et al.*, 2014a, 2014b ; Sanchis *et al.*, 2014 ; Rodríguez-Hidalgo *et al.*, 2015 ; Armstrong, 2016 ; Lloveras *et al.*, 2016 ; Pelletier *et al.*, 2016 ; Lloveras *et al.*, 2017). Or, l'essentiel de ces travaux concerne uniquement le lapin de Garenne et ils ne sont dès lors pas applicables au lièvre. Ce dernier est en effet très différent, car il n'a pas le même gabarit, pas la même socialité, pas la même vitesse de course, ni les mêmes prédateurs. Il est donc important lorsque les questions relatives à la nature de l'accumulation sont abordées, de bien faire le *distinguo* entre les deux genres pour ne pas mal interpréter les résultats et conclure à des hypothèses inappropriées.

#### 1. Le dimorphisme sexuel

L'ensemble des données acquises dans notre travail confirme que le dimorphisme sexuel chez le lapin de Garenne est très peu marqué, voire absent. Cela est en accord avec les observations de nombreux auteurs (e.g., Vigne *et al.*, 1994 ; Callou, 2003 ; Ferreira *et al.*, 2015) et contredit définitivement d'autres études (Jones, 2006) qui affirmaient l'existence d'un dimorphisme sexuel relativement marqué. Comme expliqué dans le Chapitre 3, la méthode utilisée souffrait d'ambiguïtés puisque 1) la provenance géographique des échantillons utilisés dans l'étude n'est pas précisée et 2) aucun test inter-

observateurs n'avait été effectué pour validation.

Nous avons remis en question la réplicabilité et la fonctionnalité de cette méthode en la reproduisant sur les mêmes populations de référence (*i.e.*, MNHN, Paris), ce qui a montré des résultats foncièrement différents (Pelletier *et al.*, 2015b ; *ce travail*). De plus, nous pouvons nous interroger sur les problématiques liées à la reproductibilité de la méthode sur le matériel fossile. Jones (2006) indique à juste titre que la chasse et/ou la capture de lapins directement dans les garennes, pratique bien documentée pour les périodes historiques, a pu être réalisée dès le Paléolithique supérieur afin d'obtenir des rendements en viande relativement élevés. Elle défend également le fait que les garennes sont exclusivement habitées par des femelles en âge de procréer ainsi que par des nouveaux-nés, tandis que les lapins capturés dans l'environnement sont principalement des mâles adultes. Ce constat est soutenu par plusieurs auteurs (*e.g.*, Fernández et Ceballos, 1990 ; Boag, 1992 ; Webb, 1993 ; Smith *et al.*, 1995 ; von Holst *et al.*, 1999). Ainsi un sex-ratio en faveur des mâles suggérerait des acquisitions ponctuelles, alors qu'une surreprésentation des femelles indiquerait plutôt une capture de masse directement dans les garennes (Jones, 2006). Ce postulat d'ordre éthologique doit être incontestable pour une application archéozoologique. Cette observation est utilisée pour interpréter les comportements des groupes humains paléolithiques à partir du sex-ratio des lapins (Jones, 2006 ; Cochard *et al.*, 2012 ; Blasco *et al.*, 2013 ; Rufà *et al.*, 2014, 2017 ; Martínez-Polanco *et al.*, 2016).

Or, il existe une certaine complexité comportementale chez le lapin, combinée à des variations considérables dans l'organisation sociale et sexuelle des populations (Cowan, 1987b). En effet, « *les groupes comportent le plus souvent autant ou plus de femelles que de mâles mais ce n'est pas une règle générale et l'on observe aussi deux mâles avec une femelle ou même trois ou quatre mâles avec une à trois femelles* » (Biadi et Le Gall, 1993, p.38). En outre, le sex-ratio est généralement équilibré dans les naissances (Stephens 1952 ; Mills 1955 ; Watson 1957 ; Glucksmann, 1974 ; von Holst *et al.* 1999) et par conséquent tout changement important dans les indices de sex-ratio doit refléter une mortalité différentielle entre les sexes. Il a également été observé que pendant la saison de reproduction, les lapins mâles étaient 30 % plus actifs que les femelles et s'éloignaient davantage de leurs terriers pendant la journée, ce qui les expose sans doute

d'avantage aux prédateurs diurnes (Soriguer 1981, 1983 ; Parer, 1982 ; Donázar et Ceballos, 1989 ; Fernández et Ceballos, 1990). Ainsi, le rythme d'activité différentiel entre mâles et femelles durant la journée va donc influencer sur les sex-ratios obtenus lors de captures (Shepherd *et al.*, 1981 ; Smith *et al.*, 1995). Généralement lors de captures extérieures à la garenne, le sex-ratio a tendance à être en faveur des mâles (Gibb *et al.*, 1969 ; Boyd et Myhill, 1987 ; Boag, 1992), tandis qu'on obtient plus de femelle lors de capture à l'intérieur de cette dernière (Fernández et Ceballos, 1990 ; Boag, 1992 ; Smith *et al.* 1995).

Ces observations iraient alors dans le sens de Jones (2006 ; cf. *supra*). Cependant, il a également été démontré que le sex-ratio observé dans une population peut être influencé par des facteurs comme la localisation géographique (Myers, 1970 ; Parer, 1977), l'âge des individus (Shepherd *et al.*, 1978), la saison et l'année (Shepherd *et al.*, 1981), ou encore la densité de population dans l'environnement (Cowan et Garson, 1985). Par conséquent, certaines études exposent des captures dans des garennes avec un sex-ratio équilibré (Thompson et Armour, 1951 ; Phillips, 1955) ou favorisant les mâles (Stephens, 1952 ; Cowan, 1984), chamboulant d'autant plus ce postulat.

La connaissance de l'éthologie et de l'écologie des espèces-proies est essentielle pour mieux appréhender les comportements cynégétiques des groupes paléolithiques, car ces données conditionnent finalement les stratégies de subsistance et la mobilité des groupes humains. Outre le fait que nous avons démontré l'absence d'un dimorphisme sexuel, la variabilité du sex-ratio au sein des différentes populations compromet définitivement son transfert au registre fossile, ainsi que l'emploi de cette approche par les archéozoologues.

Les paramètres physiologiques (poids/taille) semblent davantage liés à la position sociale des individus plutôt qu'au sexe. En effet, les mâles dominants ont des masses corporelles plus élevées que les mâles non-dominants et cela ne dépend pas seulement de l'âge (von Holst *et al.*, 1999). Le constat est le même pour les femelles dominantes vis-à-vis des autres femelles.

L'absence de dimorphisme sexuel chez le lapin de Garenne est déterminante pour les études paléontologiques puisqu'il n'intervient pas dans les analyses des populations fossiles. En revanche, cette question n'a pu être explorée pour les différentes

espèces de lièvres, en raison d'un manque de collections ostéologiques en nombre suffisant et comprenant des individus de sexe et de provenances connues. Le dimorphisme sexuel chez les lièvres reste donc à quantifier, bien qu'il semble (à travers le bilan bibliographique) qu'en général les femelles soient légèrement plus grosses que les mâles (cf. Chapitre 3).

### 2. La variabilité de la taille corporelle

La variabilité de la taille corporelle des léporidés peut en partie être reliée à la position sociale des individus (e.g., chez le lapin) comme au dimorphisme sexuel pour le lièvre (bien qu'à priori faible), mais elle est principalement due aux contraintes environnementales. Notre travail a permis de soutenir l'existence, *a minima* à l'échelle de l'Europe occidentale, d'une variation clinale de taille des populations continentales de lapin, avec les plus gros individus localisés aux plus hautes latitudes (Sharples *et al.*, 1996 ; Callou, 2003). Cette distribution, en accord partiel avec la loi de Bergmann, est également corrélée à différents paramètres climatiques comme la température (Davis et Moreno-García, 2007). En effet, dans certains cas, des populations géolocalisées à une latitude plus basse peuvent posséder une taille corporelle supérieure ou équivalente à d'autres. Cela est observé entre les lapins de Navarre et ceux de Camargue (Callou, 2003 ; *ce travail*), ce qui tend à indiquer une influence locale primaire du milieu sur la latitude. Il est donc indispensable de prendre en considération un ensemble de facteurs afin d'aborder des variations morphométriques entre les populations. L'impact, notamment des paramètres locaux nous conduit à réfléchir et orienter nos études à l'échelle régionale afin de mieux comprendre les variations inter- et intra-stadiale pléistocènes.

La taille corporelle semble en revanche varier différemment dans les milieux insulaires, comme le montrent nos résultats sur les populations des îles de Zembra et de Riou par exemple. Si les influences de la latitude et du climat sur la taille corporelle des lapins insulaires ne peuvent être exclues, d'autres paramètres, comme la superficie de l'île, le degré d'isolement des populations, l'absence de prédation ou de compétition, interagissent pour expliquer les variations biométriques des individus (Blondel, 1986). Ainsi, les îles de grande superficie comme la Sicile ou la Grande-Bretagne, présentent une diversité et une richesse faunique, impliquant compétition et

prédation, équivalentes à celles du continent. Ces lapins vont ainsi avoir une taille corporelle tendant à se rapprocher des populations continentales proches latitudinalement (Lo Valvo *et al.*, 2014). Le lapin est aujourd'hui présent sur plus de 800 îles à travers le monde (Flux, 1994) et sa présence est probable sur certaines îles méditerranéennes durant le Pléistocène. C'est entre autre le cas de la Sicile, rattachée au continent à plusieurs reprises, au rythme des oscillations glaciaires et interglaciaires (e.g., Zampetti *et al.*, 2000). Dans ces cas, un isolement génétique entre les populations insulaires et les individus continentaux s'installe, pouvant *in fine* avoir un impact différentiel sur la taille corporelle des individus.

Chez les lièvres, même si les investigations doivent être poursuivies, ce travail montre que les variations de taille semblent dépendre des latitudes et ainsi obéir à la loi de Bergmann. En premier lieu, les différentes espèces se répartissent par biotope, eux-mêmes plus ou moins répartis selon un cline. Le lièvre du Cap, présent en Afrique et au Proche-Orient est naturellement plus petit. Dans le contexte européen, le lièvre ibérique est le lièvre de plus petite taille corporelle. Pour ce qui est du lièvre variable et du lièvre européen, leur taille dépend des régions. S'il y a une tendance des individus situés aux plus hautes latitudes à être de plus grande taille, d'autres paramètres sont à prendre en considération, comme l'altitude dans les Alpes ou encore le phénomène d'isolat en Écosse. N'oublions pas non plus que ces espèces sont solitaires et occupent de vastes territoires. La documentation disponible sur ce groupe est beaucoup plus réduite que pour le lapin et limite nos observations.

### 3. La variabilité morphologique

Si le paramètre de taille des différents éléments squelettiques est régulièrement utilisé pour distinguer les genres, voire les espèces, tant pour le registre fossile que pour les représentants actuels, la majorité des études porte une attention toute particulière à la morphologie de la p3. Pour certaines périodes du Pléistocène (e.g., Pléistocène inférieur et moyen), de nombreuses espèces ou sous-espèces ont été définies à partir d'un faible effectif en p3. C'est le cas pour *O. valdarnensis* par exemple, définis essentiellement à partir de cinq p3 (Angelone et Rook, 2012), ce qui n'est pas un échantillon représentatif de la variabilité morphologique d'une espèce.

Pour le genre *Oryctolagus*, les résultats obtenus dans ce travail apportent de nouvelles informations sur la variabilité des critères morphologiques, variabilité qui avaient été jusqu'à présent sous-estimée, voire ignorée. L'analyse de cinq populations continentales actuelles, ainsi que deux populations insulaires, montre que les modifications des caractères dentaires et osseux sont directement impactées par différents facteurs locaux. Par exemple pour la p3, les modifications s'expriment principalement dans la partie mésiale de la dent avec des variations de la profondeur de l'antéflexide, l'expression plus ou moins marquée du paraflexide ou encore par un important polymorphisme de l'antéroconide lingual. Nous avons également pu tester et démontrer que la taille des individus analysés n'avait pas d'impact significatif sur la morphologie. Pris individuellement et sans une connaissance de leur variabilité, ces critères morphologiques pourraient conduire à des distinctions taxinomiques (*i.e.*, espèce ou sous-espèce) alors qu'il pourrait aussi s'agir en réalité de l'expression de la variation intra-populationnelle. En outre, notre travail révèle les différents facteurs pouvant influencer la variation de la forme. Parmi eux, l'emplacement géographique (*i.e.*, latitude, longitude) et le climat local (*i.e.*, température, pluviométrie), qui sont des facteurs interdépendants, semblent impacter la morphologie des individus. Toutefois, l'empreinte génétique est aussi relativement ancrée dans ces populations modernes, ce qui est une donnée importante dans le cadre d'une application aux populations fossiles.

L'étude des populations insulaires de Riou et de Zembra a révélé des résultats inattendus. L'évolution des espèces en milieu insulaire conduit fréquemment à des cas d'endémismes ou d'extinctions, tout comme peuvent l'engendrer la fragmentation et l'isolement de biotopes continentaux (Blondel, 1986). Cette fragmentation des environnements est régulièrement observée lors des périodes glaciaires pléistocènes, engendrant de véritables « zones refuges » pour différentes espèces animales (*e.g.*, Hewitt, 1996, 2004 ; Sommer et Nadachowski, 2006 ; Valensi, 2009, Hanquet, 2011). L'isolement de populations dans ces zones refuges conduit souvent à des événements fondateurs responsables de processus de spéciations. Ils peuvent être suivis d'expansion(s) et de recolonisation(s) qui auront un impact au niveau génétique (*e.g.*, Mayr, 1942 ; Hewitt, 2000). Toutes proportions gardées, nous pensons donc qu'un parallèle peut être émis entre isolement en zone

refuge et isolement insulaire. Les îles représentent alors de véritables milieux de laboratoires contrôlés (*e.g.*, Mayr, 1967) : l'étude de la population de Zembra, introduite sur l'île il y a près de vingt siècles, nous a montré qu'elle est morphologiquement bien distincte des autres populations actuelles analysées. Au contraire, la population de Riou, isolée depuis une soixantaine d'années, ne se distingue pas morphologiquement des populations continentales du Sud de la France et de Navarre, suggérant que les changements ont tendance à s'accumuler sur un temps beaucoup plus long (*i.e.*, plusieurs dizaines ou centaines de générations). Partant du postulat qu'un isolement géographique sur le long terme engendre de profondes mutations phénotypiques visibles sur l'actuel, de telles différences sur le fossile pourront potentiellement nous permettre d'identifier des populations longtemps isolées génétiquement, lors par exemple de bouleversements climatiques au Pléistocène.

## II. Évolution des Léporidés au cours du Pléistocène

Le grand nombre d'espèces fossiles décrites en Europe et l'absence de réelles comparaisons entre elles, nous ont conduit à réévaluer la phylogénie des *Oryctolagus* et des *Lepus* pléistocènes dans le but de mieux cerner leurs histoires évolutives, ainsi que d'appréhender les facteurs pouvant être à l'origine de leurs distributions et migrations au cours du temps. Pour discuter de cela, il était nécessaire de travailler sur une large échelle géographique (Europe de l'Ouest) et chronologique (du Pléistocène inférieur jusqu'à la fin du Pléistocène supérieur), impliquant les léporidés provenant de nombreuses unités stratigraphiques (en l'occurrence 73).

### 1. Les Léporidés du Pléistocène inférieur

#### a. Le genre *Oryctolagus*

Les lapins occupant la péninsule Ibérique lors de la seconde moitié du Pléistocène inférieur (*i.e.*, Calabrien) semblent tous se rapporter à *O. giberti* (De Marfà, 2008, 2009). D'après les données récoltées sur le gisement de Bois-de-Riquet (*O. cf. giberti* ; Pelletier *et al.*, 2015a) et à la grotte du Vallonet (*O. gr. laynensis-cuniculus* ; Nocchi et Sala, 1997b), cette espèce serait également présente dans le Sud de la France à cette période. Nos résultats acquis à l'aide de la morphométrie géométrique en 2D et en 3D

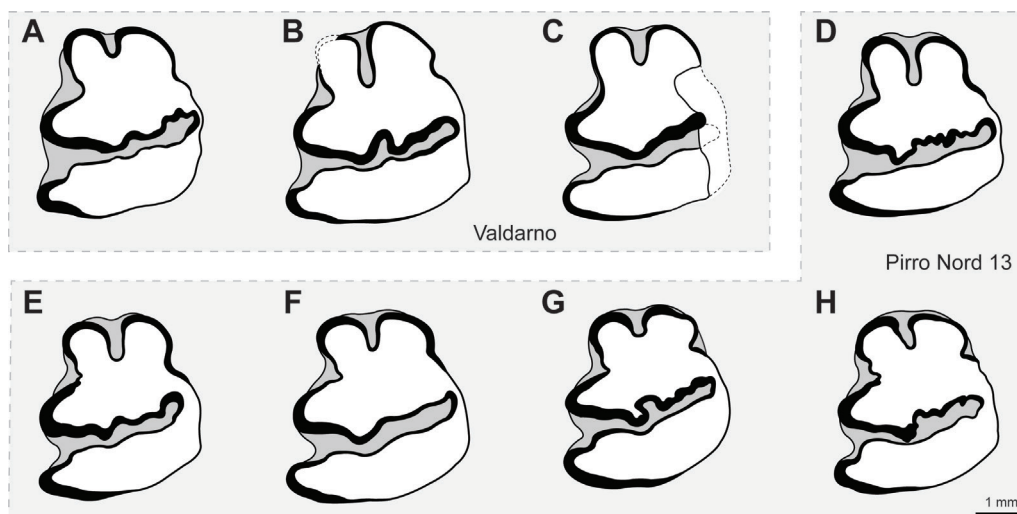


confortent cette hypothèse, puisqu'ils attribuent les restes des populations ibériques et celles du Sud-Est de la France à la même forme, *O. giberti*. À la même période et uniquement en Italie, Angelone et Rook (2012) affirment la présence d'une espèce distincte, *O. valdarnensis* sur différents gisements (Montagnola Senese, Torre Picchio, Valdarno, Pietrafitta, Monte Argentario, Pirro Nord). Les caractères dentaires qu'ils décrivent – avec entre autres une p3 possédant un antéroconide lingual plus grand que l'antéroconide vestibulaire, ainsi qu'un paraflexide et un antéroflexide profonds – concordent parfaitement avec ce que nous observons sur le gisement de Pirro Nord 13 (Figure 168), ce qui pourrait désigner la même espèce. Toutefois, la morphologie dentaire et postcrânienne de ces lapins présente davantage d'affinités avec *O. lacosti* des gisements de Perrier et de Saint-Vallier, datés de la première moitié du Pléistocène inférieur (*i.e.*, Gélasien), qu'avec les individus contemporains ibériques et du Sud de la France (*O. giberti*). *O. lacosti* est connu dans les gisements datés du début du Pléistocène inférieur principalement dans le Massif Central, reconnu un peu plus tard autour de 2 Ma en Italie à Monte Peglia dans la région de l'Ombrie (van der Meulen, 1973 ; López-Martínez, 1980). Nos résultats tendent ainsi à confirmer un lien phylétique entre *O. lacosti* et *O. valdarnensis* (auparavant dénommé *O. aff. lacosti*). Ce dernier serait alors devenu une forme endémique à la péninsule Italique dans la seconde moitié du Pléistocène inférieur (Angelone, 2013).

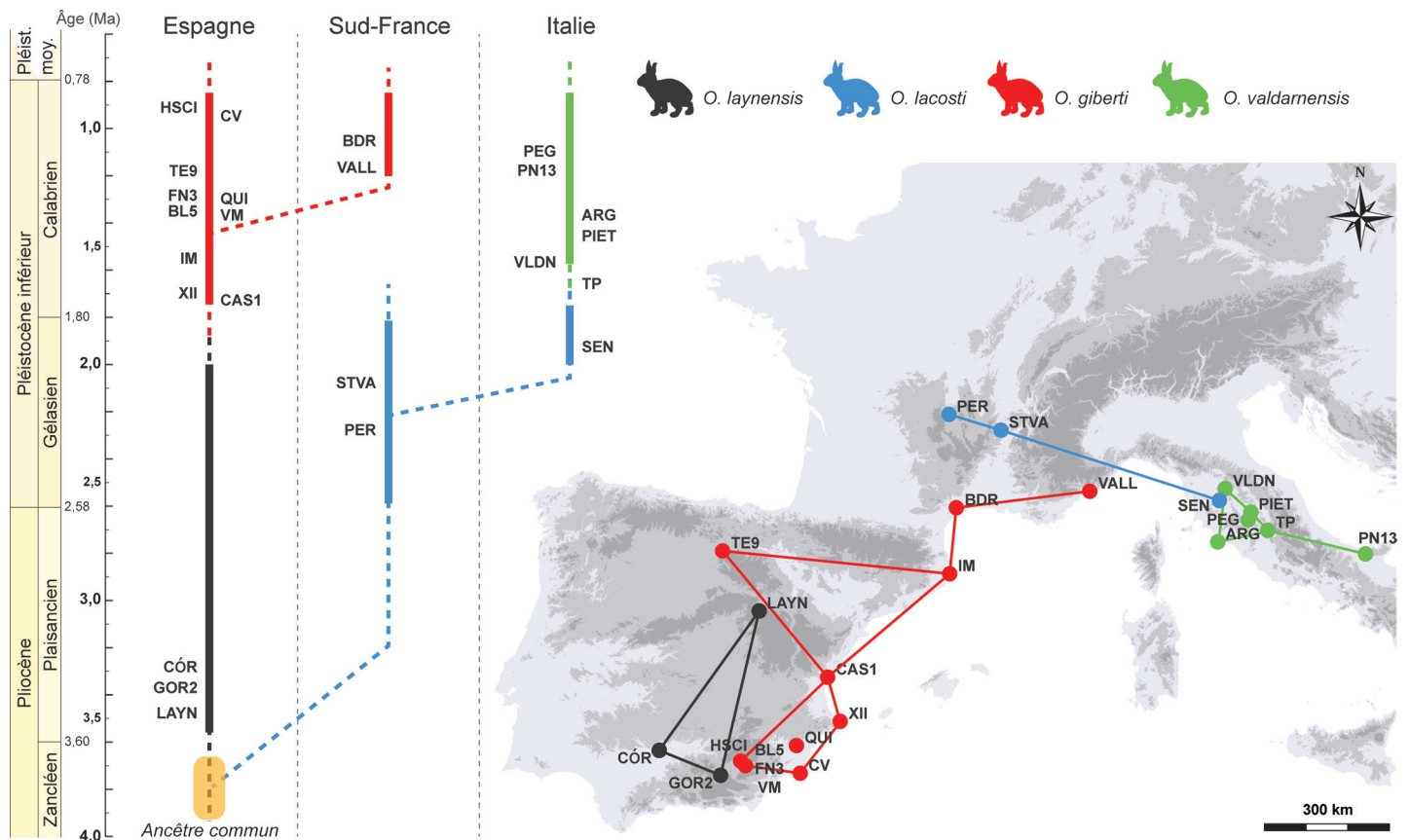
Comme nous l'avons exposé au début de ce travail (cf. Chapitre 1), *O. lacosti* et l'espèce pliocène *O. laynensis* auraient partagé un ancêtre commun

(López-Martínez, 1989) et respectivement évolué en deux lignées distinctes dans les péninsules Italique et Ibérique. Au sein de cette dernière, la lignée va évoluer (*O. giberti*) puis étendre sa répartition au sud de la France à la fin de cette période, jusqu'au gisement du Vallonnet. À notre connaissance, cette espèce n'a jamais atteint l'Italie, conséquence soit de barrières écologiques et/ou géographiques, soit de la compétition avec les lapins italiens (*O. lacosti* - *O. valdarnensis*). Selon nous, *O. lacosti* et *O. valdarnensis* appartiennent à une même branche évolutive (*i.e.*, linéaire) et partagent les mêmes caractéristiques morphologiques (De Marfà et Mein, 2007 ; Angelone et Rook, 2012). Par conséquent, ils peuvent être mis en synonymie. *O. valdarnensis* ne semble être qu'une forme plus récente qu'*O. lacosti* et ces deux formes seraient des chrono-espèces. En raison du peu de données (individus, gisements) trop largement dispersées en Europe à cette période, nous ne possédons en revanche pas les éléments pour savoir s'il s'agit de deux espèces distinctes ou bien d'une seule et même espèce. Nous proposons de conserver ces deux nomenclatures, qualifiant uniquement chronologiquement les lapins du Sud-Est de la France et de l'Italie lors du Pléistocène inférieur (Figure 169).

La stature plus importante d'*O. lacosti* par rapport à *O. giberti* pourrait en revanche aussi bien être un caractère évolutif dérivé que résultant des effets de la loi de Bergmann. Ces taxons présentent également des caractéristiques morphologiques dentaires distinctes qui confirmeraient qu'il s'agit bien de deux espèces ayant occupé l'Europe occidentale à la même période.



**Figure 168** : Comparaison entre les p3 d'*Oryctolagus* de Valdarno et de Pirro Nord 13. A-C : p3 de Valdarno (Angelone et Rook, 2012) ; D-H : p3 de Pirro Nord 13 (*ce travail*).



**Figure 169 :** Distribution temporelle et localisation géographique des *Oryctolagus* au Pléistocène inférieur. LAYN : Layna ; GOR2 : Gorafe 2 ; COR : Córdoba ; PER : Perrier ; STVA : Saint-Vallier ; SEN : Montagnola Senese ; TP : Torre Picchio ; VLDN : Valdarno ; PIET : Pietrafitta ; ARG : Monte Argentario ; PN13 : Pirro Nord 13 ; PEG : Monte Peglia ; CAS1 : Casablanca 1 ; XII : Xàbia II ; IM : Illes Medes ; VM : Venta Micena ; BL5 : Barranco León 5 ; FN3 : Fuente Nueva 3 ; QUI : Quibas ; TE9 : Sima del Elefante ; CV : Cueva Victoria ; HSCI : Huéscar I ; VALL : Vallonnet ; BDR : Bois-de-Riquet.

### b. Le genre *Lepus*

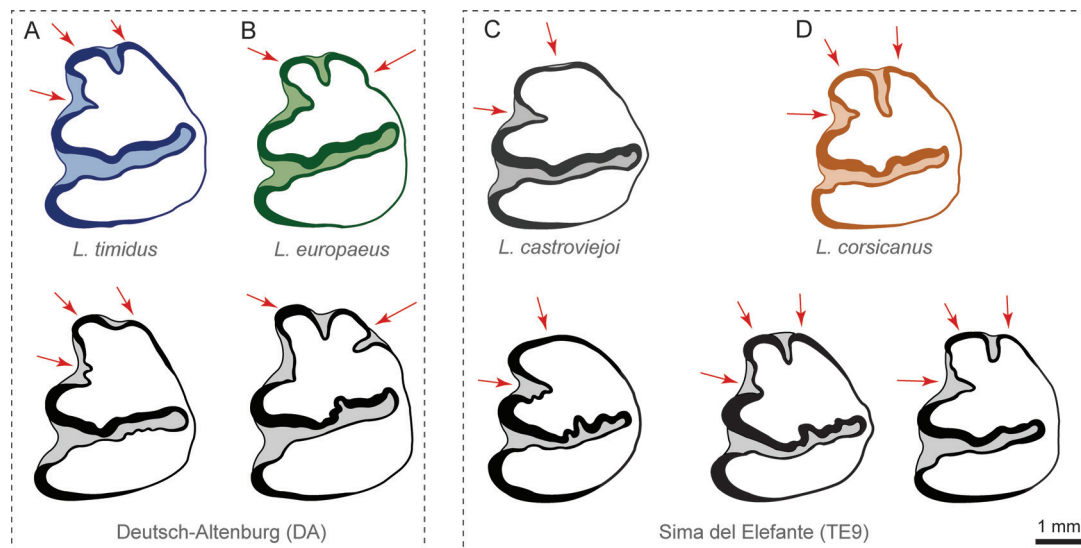
Au cours de cette période, bien que les restes fossiles de lièvre soient relativement rares et leurs assignations spécifiques encore difficilement réalisables, il nous a été possible de reconnaître sa présence dans les gisements du Bois-de-Riquet, du Vallonnet et de Pirro Nord. Les lièvres du Pléistocène inférieur d'Europe occidentale apparaissent de plus petite taille corporelle que leurs descendants du Pléistocène moyen et supérieur (Pelletier *et al.*, 2015a). López-Martínez (1980) signalait que cela pourrait être dû à une spéciation encore non achevée. Cette hypothèse est corroborée par plusieurs observations provenant de différentes régions d'Europe :

1) Dans de nombreux gisements d'Europe de l'Est, les restes de lièvres du Pléistocène inférieur et du tout début du Pléistocène moyen ont régulièrement été assignés à *L. terraerubrae* (Kretzoi, 1956, 1962), espèce qui pour certains auteurs n'est pas encore correctement décrite (Döppes et Rabeder, 1997 ; Fladerer, 1984). Par

exemple, les caractères dentaires des individus de Deutsch-Altenburg en Basse-Autriche sont très proches à la fois de *L. timidus* – du fait en autres d'un entoconide marqué ou d'un antéroconide lingual très réduit – et de *L. europaeus* – de par la forme de l'antéroconide lingual et de la présence d'un fort paraflexide (Figure 170 A-B ; Fladerer, 1987). Ces caractères partagés marquent probablement le début de leur discrimination. En outre, Fladerer (1987) signale que *L. terraerubrae* serait potentiellement une synonymie de *L. praetimidus*, autre espèce décrite dans le Pléistocène moyen d'Europe de l'Est (Kretzoi *in* Jánossy, 1969). Néanmoins, cette dernière forme a été révisée et décrite comme appartenant à *L. timidus* par Fostowicz-Frelik et Gasparik (2006). Les *L. timidus* (ainsi que les *L. europaeus*) pourraient donc être des descendants des *Lepus* sp. du Pléistocène inférieur de ces régions septentrionales appelés *L. terraerubrae*.

2) La même observation peut être faite au nord de l'Espagne dans le gisement de la Sima del Elefante où la morphologie dentaire des lièvres est également très variable (De Marfà, 2009). Certaines





**Figure 170** : Comparaison entre les p3 de *Lepus* sp. de Deutsch-Altenburg (DA ; Fladerer, 1987) et de la Sima del Elefante (TE9 ; De Marfà, 2009) avec des représentants actuels. A : *L. timidus* (MHNG 876-46) ; B : *L. europaeus* (MNHN 2006-447) ; C : *L. castroviejo* (Palacios et López-Martínez, 1980) ; D : *L. corsicanus* (Palacios, 1996).

de ces dents évoquent clairement la morphologie caractéristique de *L. castroviejo* - notamment l'absence d'antéreflexide - mais aussi la morphologie retrouvée chez *L. corsicanus* - particulièrement la taille réduite de l'antéroconide lingual et la forme plutôt rectangulaire de l'antéroconide vestibulaire (Figure 170 C-D).

En conséquence, que cela soit en Europe centrale ou dans la péninsule Ibérique, les lièvres de cette époque semblent dans l'ensemble partager des caractères des différentes espèces actuelles, ce qui rend donc les attributions spécifiques complexes. Entre la petite taille corporelle et la morphologie dentaire, l'hypothèse de López-Martínez (1980) sur l'existence d'une « super-espèce » dans la seconde moitié du Pléistocène inférieur, arrivant subitement en Europe occidentale avant de se différencier (spéciation), prend alors ici tout son sens.

## 2. Les Léporidés du Pléistocène moyen

### a. Le genre *Oryctolagus*

Tous les restes de lapin du Pléistocène moyen des gisements analysés sont attribuables taxinomiquement au lapin de Garenne, *O. cuniculus*. L'analyse révèle que les individus de Balaruc I, attribués au Pléistocène inférieur, seraient bien plus proches morphologiquement des individus de la grotte de l'Escale et de Benisants (*O. cuniculus*) que des sujets d'*O. giberti* des sites de Bois-de-Riquet, du Vallonet, de Xàbia II ou encore de la Cueva Victoria. Ainsi, cela pourrait soit remettre en cause

leur attribution chronologique et Balaruc I serait plus récent, soit signifier une présence plus précoce d'*O. cuniculus* dans la région qu'à la grotte de l'Escale, soit les deux. Ici, le peu de restes disponibles pour l'étude et leurs contextes taphonomique et stratigraphique incertains, nous incitent à rester prudents sur la datation des lapins de Balaruc I.

La plus ancienne mention d'*O. cuniculus* provient du gisement de Cúllar Baza, daté du tout début du Pléistocène moyen en Andalousie (López-Martínez, 1989). Les questions concernant quelle(s) région(s) de l'Europe occidentale et lors de quel(s) événement(s) géologique(s)/climatique(s) apparaît l'espèce *O. cuniculus* restent largement ouvertes. D'après López-Martínez (1989) et De Marfà (2009), elle serait apparue dans le Sud-Est de l'Espagne au moment de la transition Pléistocène inférieur/moyen (stade isotopique 19 - Inversion Brunhes-Matuyama) ; le site de Cúllar Baza désignerait alors une des toutes premières occurrences. Elle se serait ensuite répandue (*i.e.*, en moins de 200 ka) dans le Sud-Est de la France jusqu'en Ligurie, peut être à la faveur d'un nouvel interglaciaire (stade isotopique 17), puis jusqu'au Portugal. Selon ce postulat, cela implique un remplacement d'*O. giberti* par *O. cuniculus* dans les régions ouest-méditerranéennes de l'Europe. Toutefois, ces auteurs proposent que les deux espèces appartiennent à une même lignée évolutive. Nos données vont dans ce sens puisqu'*O. cuniculus* possède davantage d'affinités biologiques avec *O. giberti* qu'avec le groupe *O. lacosti* - *O. valdarnensis*. Si le fait que *O. giberti* et *O. cuniculus* se situent sur une même branche

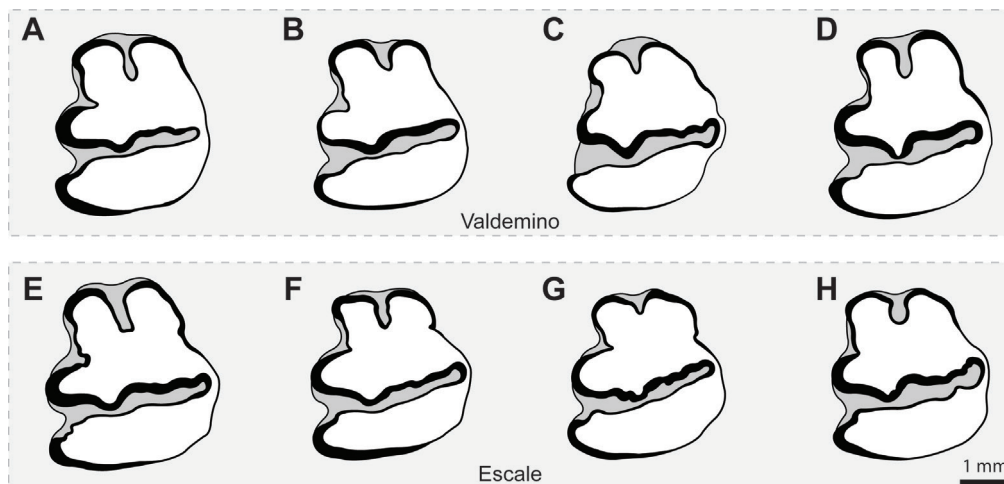
évolutive est probable, nos résultats dévoilent tout de même deux groupes distincts. Selon nous, cela impliquerait une rupture dans la morphologie entre le Pléistocène inférieur et le Pléistocène moyen plutôt qu'une évolution progressive d'une forme à l'autre et donc une discontinuité de peuplement dans ces régions. Au regard du faible nombre de localités et d'individus, nous resterons toutefois prudent quant aux caractères spécifiques de ces formes, ainsi que de leur apparition et extinction respectives au cours du temps.

Bien que nous n'ayons pas étudié la collection de Valdemino (Ligurie, Italie), la morphologie dentaire d'*O. burgi* de ce site, publiée par Nocchi et Sala (1997a), est très proche de celle des lapins (*O. cuniculus*) de la grotte de l'Escale, site chronologiquement proche (i.e., stade isotopique 16 ; Figure 171). L'antéroconide lingual est généralement plus grand que l'antéroconide vestibulaire, l'antéflexide est de profondeur variable mais souvent profond et le paraflexide est marqué. Ces mêmes caractéristiques dentaires se retrouvent aussi chez les populations plus récentes et géographiquement proches, comme à Terra Amata (stade isotopique 10). Dans leur travail, Nocchi et Sala (1997a) indiquent qu'*O. burgi* descend d'*O. lacosti*, en raison de sa grande taille et de ces quelques caractères dentaires. Or, selon nous, sa grande taille résulte seulement de la position géographique ou des conditions climatiques locales. Par ailleurs, lors de notre étude morphométrique, nous avons vu qu'*O. cuniculus* et *O. lacosti* se distinguent dans la conformation dentaire. Ainsi, *O. burgi* serait une synonymie d'*O. cuniculus* en Italie. Les caractères morphologiques servant à l'identification spécifique d'*O. burgi* relèvent à notre

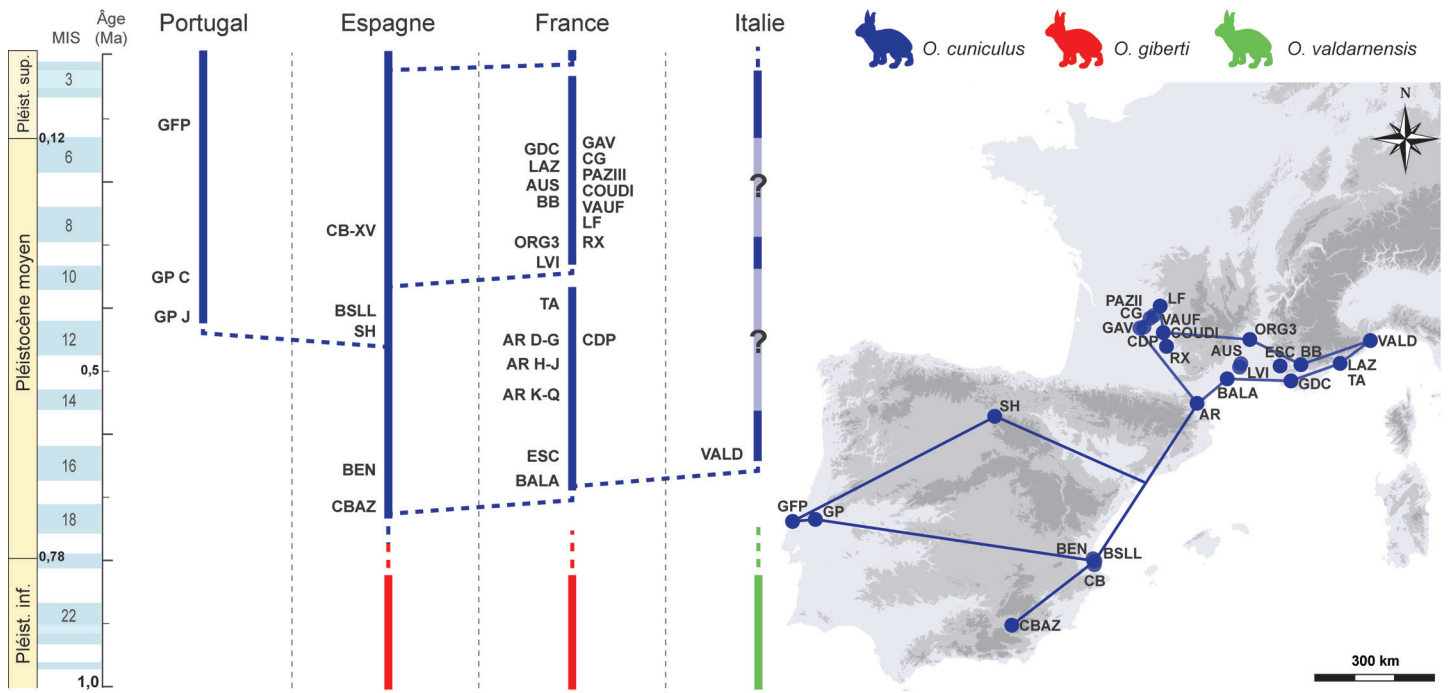
avis de la variabilité individuelle d'*O. cuniculus*. La lignée *O. lacosti* – *O. valdarnensis*, suspectée par certains auteurs (e.g., Angelone et Rook, 2012), n'engendrerait donc pas de nouvelle espèce et s'éteindrait en Italie entre le Pléistocène inférieur et le Pléistocène moyen, ne laissant plus qu'une seule et unique espèce en Europe de l'ouest à partir du stade isotopique 16, à savoir *O. cuniculus* (Figure 172).

Excepté le lapin de Valdemino, tous les auteurs ne reconnaissent que l'espèce *O. cuniculus* à partir du stade isotopique 11. En revanche, nous retrouvons par la suite des attributions sous-spécifiques. Les lapins du stade isotopique 9 de la grotte de Lunel-Viel I par exemple ont été définis comme *O. cuniculus lunellensis* en raison notamment de leur très petite stature et « des dimensions dentaires [...] fortes » (Donard, 1982, p.97). Cela traduit en réalité des conditions climatiques très clémentes, proches de ce qui est observé actuellement dans la région. En outre, les lapins de la grotte de Lunel-Viel I se rapprochent morphologiquement des individus ibériques du début/milieu du Pléistocène moyen, plutôt robustes (calcanéus) et archaïques (p3), laissant transparaître un lien phylogénétique entre elles, plutôt qu'avec les populations plus anciennes situées à l'est du Rhône comme ceux de Terra Amata (Figure 172).

À partir de plusieurs séries du stade isotopique 6 du Sud-Ouest de la France (Gavaudun, Pech-de-l'Azé II, Combe-Grenal), Donard (1982) définissait également une nouvelle sous-espèce (*O. cuniculus grenalensis*), de très grande taille et possible descendante d'*O. c. lunellensis* et qui aurait persisté jusqu'au stade isotopique 4. De la même manière, à l'est du delta du Rhône une autre sous-espèce a été décrite à la même période à la grotte des



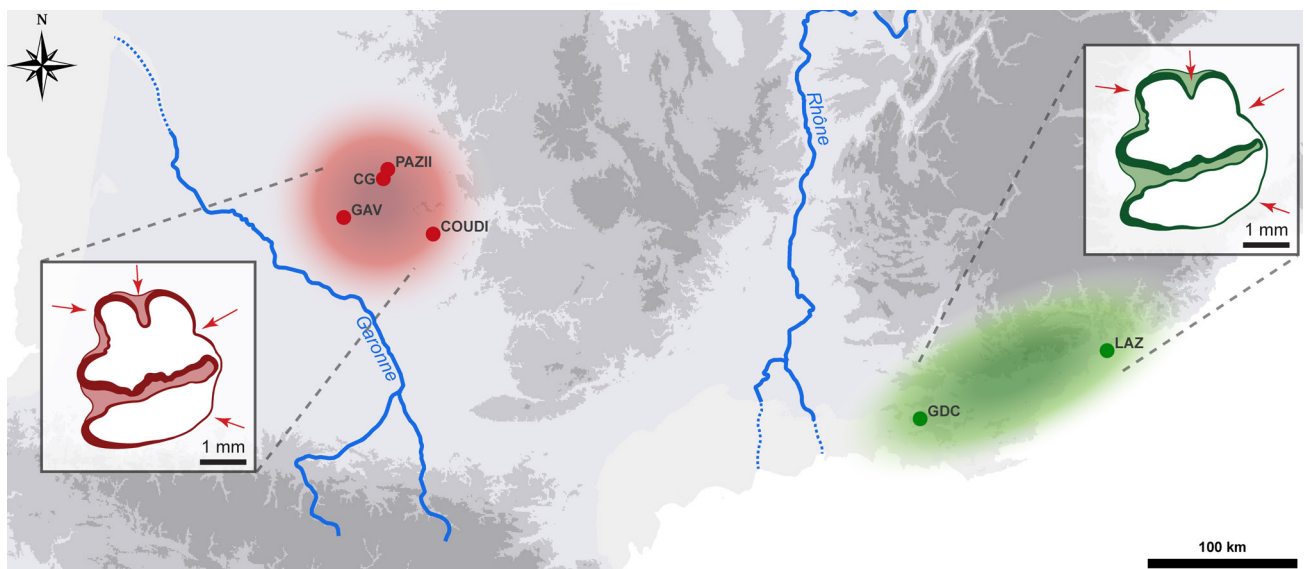
**Figure 171** : Comparaison entre les p3 d'*Oryctolagus* de Valdemino et de la grotte de l'Escale. A-D : p3 de Valdemino (Nocchi et Sala, 1997a) ; D-H : p3 de l'Escale (ce travail).



**Figure 172 :** Distribution temporelle et localisation géographique des *Oryctolagus* au Pléistocène moyen. CBAZ : Cúllar Baza ; BEN : Benisants ; BALA : Balaruc I ; ESC : l'Escale ; VALD : Valdemino ; AR : Caune de l'Arago ; CDP : Camp de Peyre ; TA : Terra Amata ; SH : Sima de los Huesos ; BSLL : Bassa de Sant Llorenç ; GP : Galeria Pesada ; CB : Cova del Bolomor ; GFP : Furninha ; LVI : Lunel-Viel I ; ORG3 : Orgnac III ; RX : Igue des Rameaux ; LF : La Fage ; VAUF : Vaufrey ; BB : Baume Bonne ; AUS : Aubais ; LAZ : Lazaret ; GDC : Grotte des Cèdres ; COUDI : Coudoulous I ; PAZII : Pech-de-l'Azé II ; CG : Combe-Grenal ; GAV : Gavaudun.

Cèdres, *O. c. baumensis* (Crégut-Bonnoure, 1995). Cette dernière possède des caractères similaires à *O. c. grenalensis* mais elle est de plus grande taille, ce qui justifierait la définition d'une nouvelle forme. Dans les deux cas cependant, ces différences de taille corporelle ne sont en réalité qu'un reflet des contextes climatiques (interglaciaire *versus* glaciaire) et localisation (Sud-Ouest *versus* Sud-Est de la France) et non le reflet de sous-espèces distinctes telles qu'elles ont été définies. Selon

nous, deux formes existeraient bien dans ces deux régions au stade isotopique 6, elles se distinguent par des caractères morphologiques dentaires plutôt que biométriques. Dans le Sud-Ouest de la France, l'antéroconide vestibulaire de la p3 est de taille plus réduite que l'antéroconide lingual. Ils sont séparés par un antéroflexide profond. Sur le bord lingual, le paraflexide et l'entoconide sont bien marqués (Figure 173). Dans le Sud-Est, l'antéroconide vestibulaire est de plus grande taille



**Figure 173 :** Morphotypes (*O. cuniculus*) identifiés dans le Sud-Ouest et le Sud-Est de la France au stade isotopique 6. COUDI : Coudoulous I ; PAZII : Pech-de-l'Azé II ; CG : Combe-Grenal ; GAV : Gavaudun ; LAZ : Lazaret ; GDC : Grotte des Cèdres.



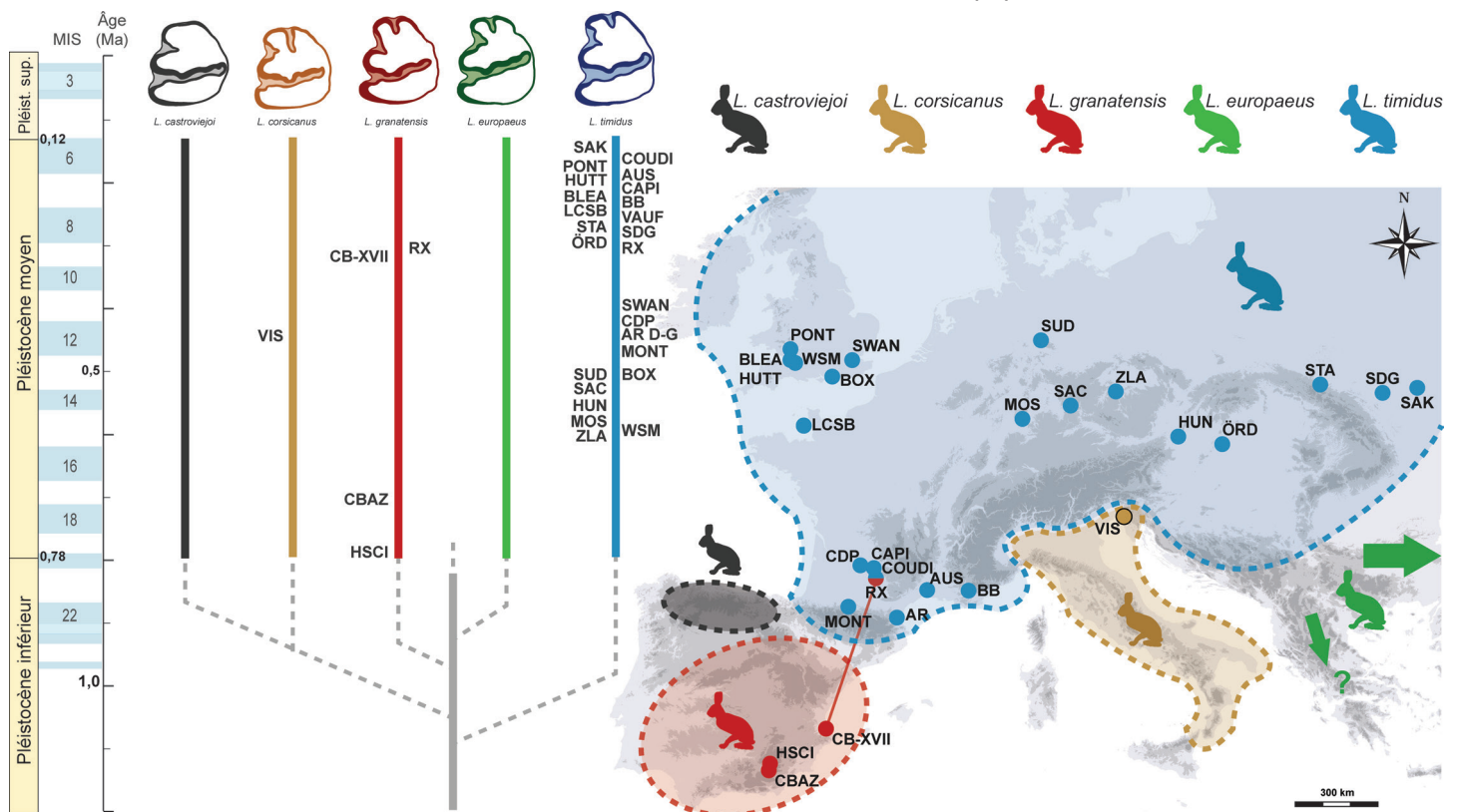
que l'antéroconide lingual. L'antéreflexide est moins profond, tandis que le paraflexide et l'entoconide sont moins marqués. Cela peut induire une ségrégation géographique, avec deux environnements distincts, où plus aucun échange de gènes est-ouest n'a lieu, aboutissant à une différenciation ténue des caractères morphologiques

### b. Le genre *Lepus*

On constate la mise en place, quasi-simultanément au début du Pléistocène moyen, de l'ensemble des espèces européennes de lièvre. Le lièvre variable semble être issu des régions plutôt septentrionales, comme le prouve sa présence dans de nombreux gisements entre l'Allemagne centrale et la Hongrie (e.g., Kurten, 1968 ; Koenigswald, 1972 ; Fostowicz-Frelik et Gasparik, 2006) au début de cette période. Par la suite, son enregistrement accru sur des sites plus récents du Pléistocène moyen (e.g., Donard, 1982 ; Desclaux, 1992 ; Andrews et Stringer, 1999 ; Scott, 1986 ; Schreve, 1998 ; Averianov, 2001) implique une expansion rapide à travers l'Europe, jusqu'à couvrir l'essentiel de l'Europe de l'Ouest et de l'Est (Figure 174). Dans tous les gisements du Pléistocène moyen du Sud de la France que nous

avons analysés, nous avons déterminé l'espèce *L. timidus*. À cette époque, les lièvres variables sont plus graciles qu'au Pléistocène supérieur, ce qui a conduit Donard (1982) à définir une sous-espèce, *L. t. campdepeyri*, à partir du matériel de Camp de Peyre. Selon nos résultats, aucune distinction biométrique ni morphologique ne peut être faite par rapport aux individus du Pléistocène supérieur. Cette différence dans la robustesse et le grand gabarit des lièvres au cours du Pléistocène est probablement induite par des changements dans les conditions environnementales locales.

En Andalousie, *L. granatensis* apparaît également au début du Pléistocène moyen dans les gisements de Cúllar Baza (López-Martínez, 1989) et de Huéscar I (Mazo *et al.*, 1985). Au regard des données paléontologiques, écologiques et génétiques, nous pensions jusqu'à présent que, depuis sa spéciation en Ibérie, cette espèce endémique n'avait jamais évolué en dehors de la péninsule (Sesé et Sevilla, 1996 ; Alves *et al.*, 2003 ; Acevedo *et al.*, 2012a). Or, grâce à la morphologie dentaire et l'analyse en morphométrie géométrique, nous avons identifié sa présence inédite dans le Sud-Ouest de la France, dans le gisement plus récent de l'Igue des Rameaux, daté du stade isotopique 9.



**Figure 174 :** Distribution temporelle et localisation géographique des *Lepus* au Pléistocène moyen. VIS : Visogliano ; HSCI : Huéscar I ; CBAZ : Cúllar Baza ; CB : Cova del Bolomor ; RX : Igue des Rameaux ; ZLA : Zlaty Kun' ; WSM : Westbury-sub-Mendip ; MOS : Mosbach 2 ; HUN : Hundsheim ; SAC : Sackdilling ; SUD : Sudmer-Berg 2 ; BOX : Boxgrove ; MONT : Montoussé ; AR : Caune de l'Arago ; CDP : Camp de Peyre ; SWAN : Swanscombe ; ÖRD : Ördöglyuk ; STA : Starun' ; SDG : Starye Duruitory ; LCSB : La Cotte de St Brelade ; BLEA : Bleadon ; HUTT : Hutton ; PONT : Pontnewydd ; SAK : Sakharna ; VAUF : Vaufrey ; BB : Baume Bonne ; CAPI : grotte Capi ; AUS : Aubais ; COUDI : Coudouls I.

Enfin, diverses espèces sont signalées dans d'autres régions à cette période comme par exemple *L. corsicanus* en Italie (Vismara *et al.*, 2014) ou *L. europaeus* dans les Balkans, en Europe orientale et en Asie centrale (Kurten, 1968).

### 3. Les Léporidés du Pléistocène supérieur

#### a. Le genre *Oryctolagus*

Comme nous l'avons vu précédemment, il n'existe plus qu'*O. cuniculus* au Pléistocène supérieur en Europe. Donard (1982) indique que la sous-espèce *O. c. grenalensis* a occupé le Sud de la France, probablement jusqu'au stade isotopique 4. C'est à ce moment-là qu'elle aurait engendré une nouvelle sous-espèce, *O. c. huxleyi*, d'abord présente dans le Sud-Est de la France, avant d'être retrouvée dans les sites du Bassin aquitain à la fin du Tardiglaciaire. Ces deux sous-espèces sont principalement définies par leur différence de taille corporelle, ce qui n'est à nouveau qu'un probable reflet des variations climatiques et climatiques entre ces différentes populations.

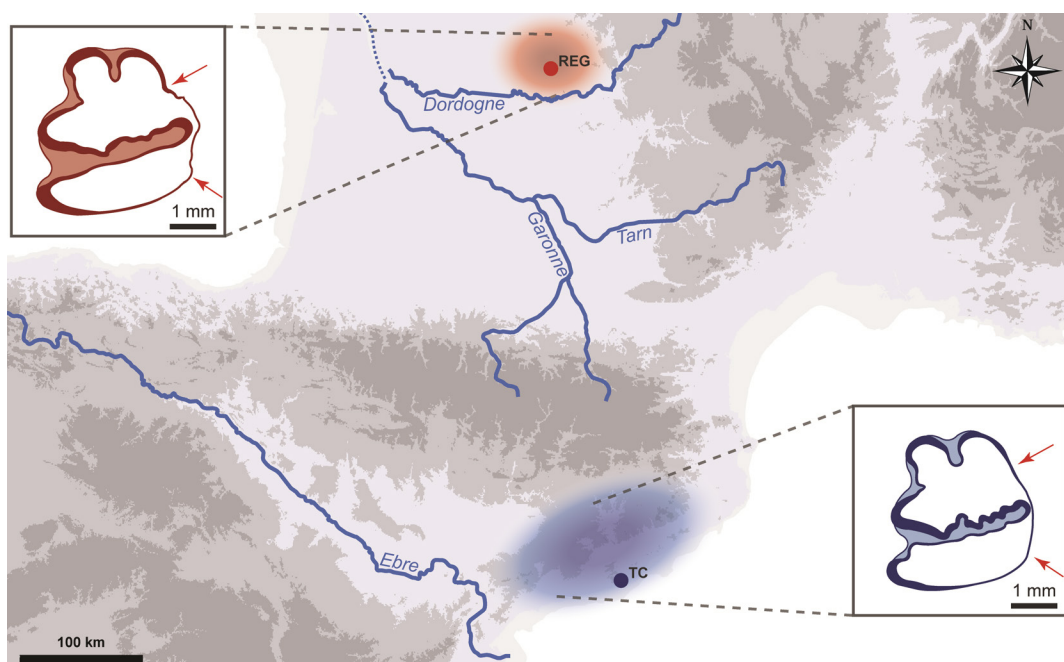
Si pour nous ces sous-espèces n'existent pas biologiquement, nous observons tout de même quelques différences morphologiques entre les individus du Sud-Ouest de la France datant du stade isotopique 3 (*i.e.*, Regourdou) et ceux de la même période à l'est de la péninsule Ibérique. À l'image de ce qui est observé à la fin du Pléistocène moyen entre le Sud-Ouest et le Sud-Est de la France, deux

formes semblent se distinguer cette fois-ci de part et d'autre de la chaîne pyrénéenne (Figure 175). Les principales différences morphologiques s'inscrivent sur le bord lingual de la p3 : le paraflexide et l'entoconide sont toujours bien marqués dans le Sud-Ouest de la France, tandis qu'ils s'estompent dans la péninsule Ibérique.

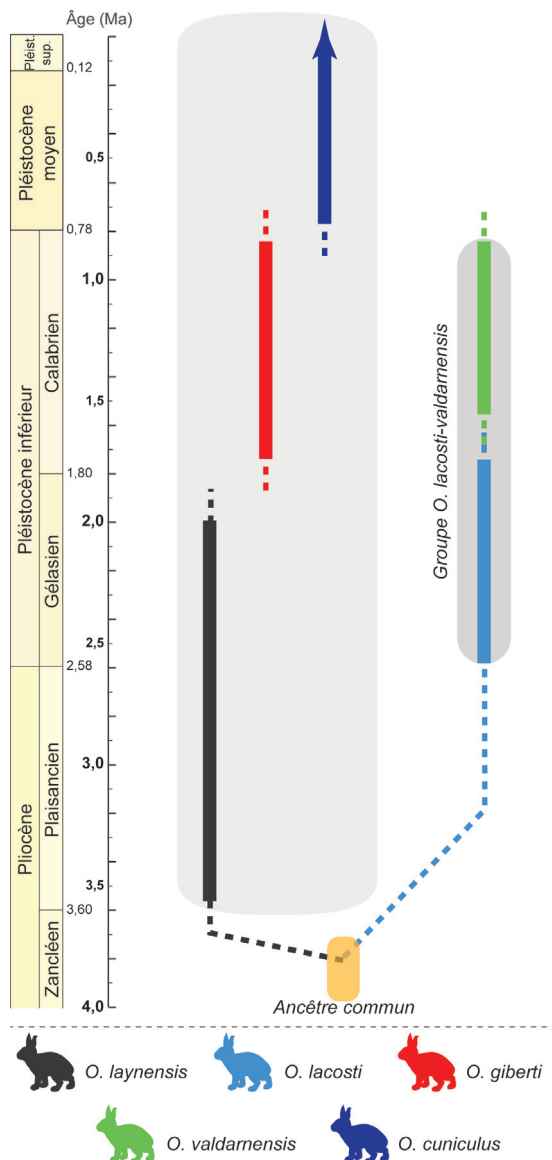
#### b. Le genre *Lepus*

Si au Pléistocène moyen, nous avons observé la présence ponctuelle du lièvre ibérique durant le stade isotopique 9 dans le Sud-Ouest de la France, ce n'est plus du tout le cas au Pléistocène supérieur où chaque région est occupée spécifiquement par une espèce de lièvre. En Espagne, *L. granatensis* est identifié dans les gisements des terrasses de la Riera dels Canyars et de la Cova de les Cendres, alors qu'en France les séries étudiées appartiennent toutes à *L. timidus*.

Koby (1960) et Donard (1982) s'accordent sur l'existence d'une nouvelle sous-espèce, *L. t. würmensis* occupant le Sud de la France au Pléistocène supérieur (*e.g.*, Bois-Ragot, La Madeleine, La Vache). Elle est définie par une plus grande robustesse et taille corporelle que les individus du Pléistocène moyen dans ces régions, sans que l'on sache néanmoins s'il existe une filiation entre ces deux formes. Toutefois, nous avons observé qu'au cours du Pléistocène supérieur, la taille corporelle (et la robustesse) augmente en étroite relation



**Figure 175 :** Morphotypes (*O. cuniculus*) identifiés dans le Sud-Ouest de la France et le Nord-Est de l'Espagne au stade isotopique 3. REG : Regourdou ; TC : Canyars.



**Figure 176** : Répartition chronologique des espèces appartenant au genre *Oryctolagus* au Pléistocène. Les cadres figurent les liens phylétiques probables.

avec la dégradation du climat (*i.e.*, refroidissement global ; cf. *infra*), ce qui n'est donc pas un critère de distinction spécifique. En outre, nous n'observons aucune distinction morphologique franche entre les lièvres variables du Pléistocène moyen et ceux du Pléistocène supérieur, ce qui indique l'absence de discrimination spécifique et/ou sous-spécifique entre les différentes populations. Cela peut s'expliquer par le fait que, contrairement aux lapins qui possèdent une plasticité phénotypique\* importante, *L. timidus* ait conservé une densité de population élevée et largement connectée tout au long du Pléistocène (Smith *et al.*, 2017).

\* La plasticité phénotypique est la capacité d'un organisme à exprimer différents phénotypes en fonction des facteurs biotiques ou abiotiques d'un écosystème (Agrawal, 2001).

## 4. Phylogénie pléistocène

L'ensemble de nos données nous permet de proposer un nouveau cadre évolutif à l'échelle du Pléistocène pour le genre *Oryctolagus* (Figure 176). Dans cette réévaluation, *O. burgi* est notamment mis en synonymie avec *O. cuniculus*, et deux espèces du Pléistocène inférieur (*O. lacosti* et *O. valdarnensis*) sont regroupées. En outre, nous proposons d'illustrer les principales modifications de la morphologie de la p3 au cours du Pléistocène (Figure 177). Chez les individus actuels et depuis la fin du stade isotopique 3, le paraflexide est très faiblement exprimé voire absent (Morphotype 1). Le Morphotype 2 correspond aux populations s'étant retrouvées isolées dans le Sud-Ouest de la France au cours du stade isotopique 3 et ayant évolué en dehors du courant génétique du Morphotype 1. Elles ont ainsi conservé des caractéristiques ancestrales de populations de la fin du Pléistocène moyen (Morphotype 3 ; stade isotopique 6). Le cloisonnement des populations dans deux zones distinctes au stade isotopique 6 a conduit à la différenciation de deux morphotypes (Morphotype 3 et 4), dérivant de la conformation dentaire des lapins du Pléistocène moyen (Morphotype 5). Cette reconstruction théorique des différents morphotypes retrouvés au Pléistocène indique la grande variabilité morphologique retrouvée chez le genre *Oryctolagus*. De manière graduelle, la conformation de la dent tend vers un amoindrissement du paraflexide.

En revanche, notre étude n'a pas permis la réévaluation du schéma phylétique pour le genre *Lepus* et seules la génétique et la paléogénétique semblent à l'heure actuelle, capables de proposer un cadre évolutif (cf. Figure 3).

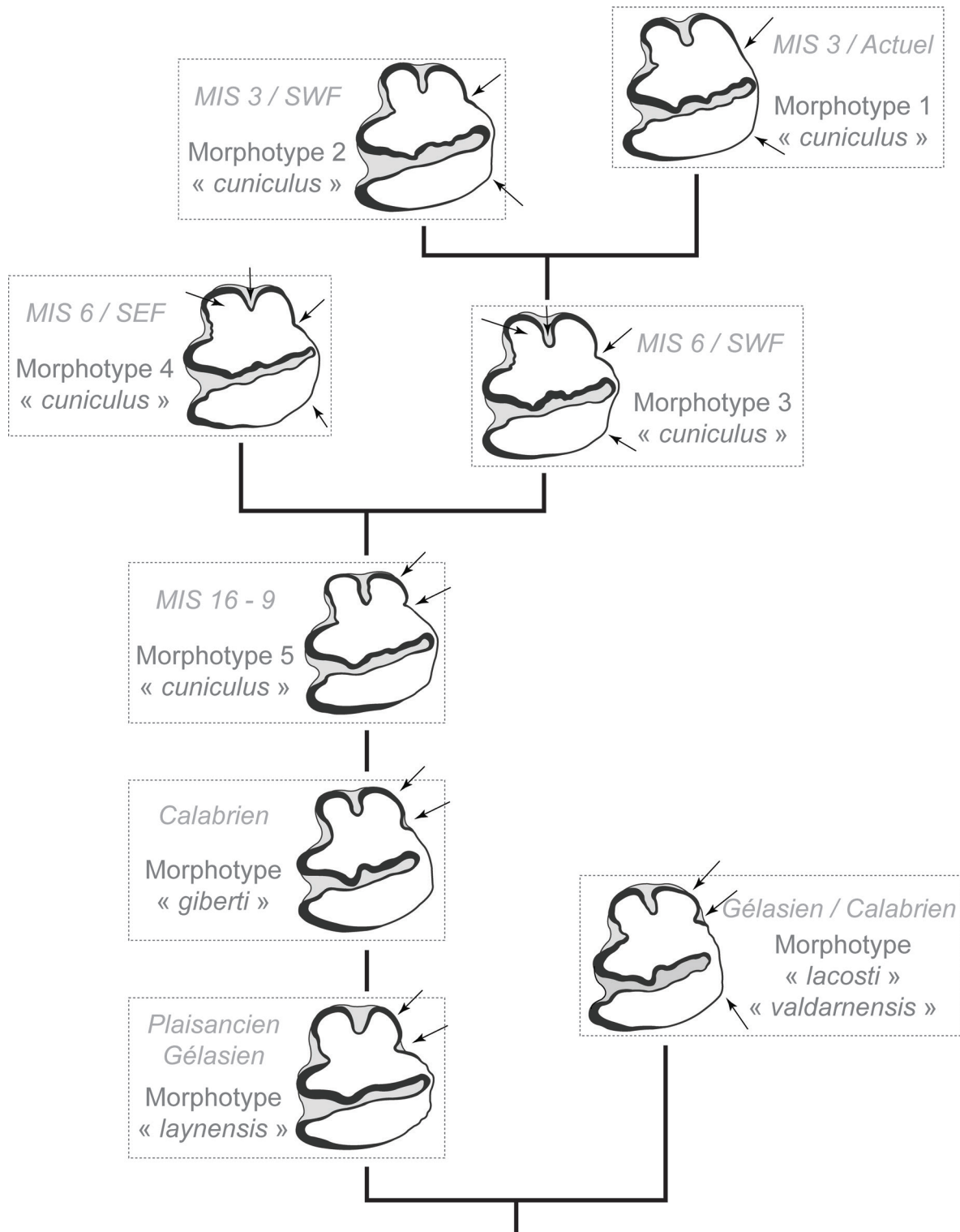
## III. Paléobiogéographie des Léporidés

### 1. Les Léporidés du Pléistocène inférieur

#### a. Le genre *Oryctolagus*

Au Pliocène, une seule forme était présente en Europe (*O. laynensis*), principalement dans la péninsule Ibérique (López-Martínez, 1989, 2008). Lors de la première moitié du Pléistocène inférieur, deux formes occupent l'Europe occidentale en allopatrie : *O. laynensis* en Ibérie et *O. lacosti* dans le Centre-Ouest de la France. C'est très certainement cette ségrégation géographique, matérialisée par la chaîne pyrénéenne et/ou le Massif Centrale qui



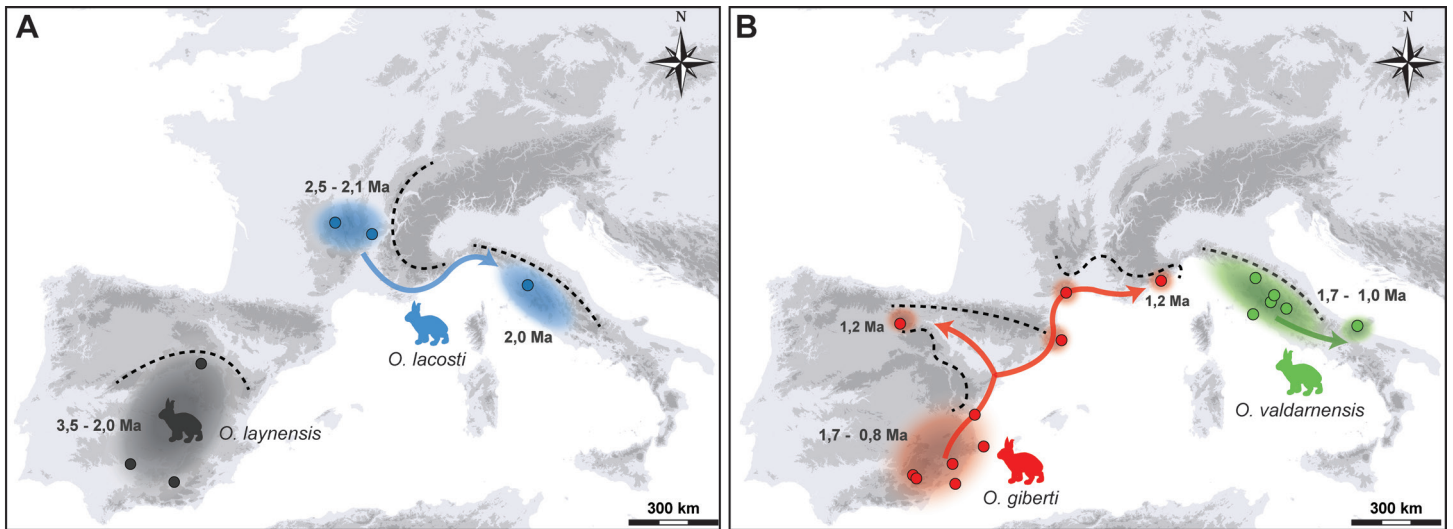


**Figure 177** : Reconstitution et évolution des différents morphotypes du genre *Oryctolagus* en Europe occidentale, obtenues à partir des variations de la conformation dentaire. Les flèches indiquent les principales variations entre chaque morphotype. MIS : Stade Isotopique Marin ; SWF : Sud-Ouest de la France ; SEF : Sud-Est de la France.

a conduit à cette spéciation. Si la forme ibérique semble rester dans la péninsule, la seconde va progressivement s'étendre et se déplacer dans le Sud-Est de la France et jusqu'en l'Italie (Figure 178A).

Au cours de la seconde moitié du Pléistocène inférieur, *O. giberti* se substitue à *O. laynensis* et va occuper la quasi-totalité de la péninsule

Ibérique, ainsi que la côte méditerranéenne française, jusqu'au Piémont alpin. Dans la péninsule Italique, *O. valdarnensis* succède à *O. lacosti* et va progressivement s'étendre vers le sud du pays (Figure 178B). En l'état actuel des recherches, il est tout à fait probable que le groupe *O. lacosti* – *O. valdarnensis* disparaisse à la fin du Pléistocène inférieur ou au début du Pléistocène moyen.



**Figure 178** : Synthèse biogéographique des *Oryctolagus* au Pléistocène inférieur. A : Fin du Pliocène et début du Pléistocène inférieur (Gélasien) ; B : Seconde moitié du Pléistocène inférieur (Calabrien). Les pointillés représentent les barrières géoécologiques probables.

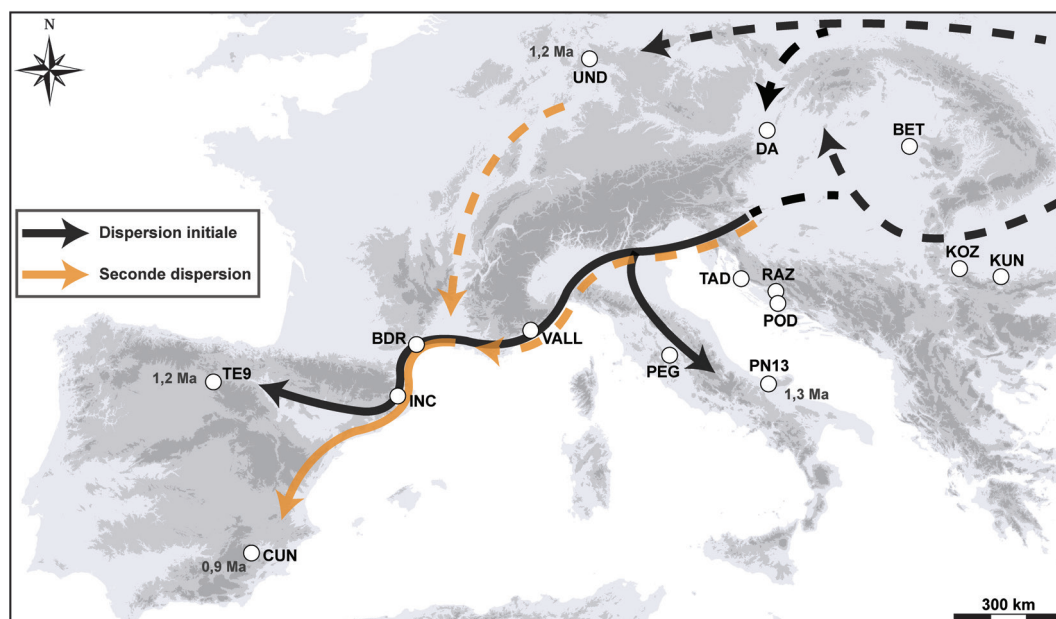
### b. Le genre *Lepus*

Nos données confirment la présence du genre *Lepus* en Europe à partir de la seconde moitié du Pléistocène inférieur, en provenance du continent asiatique et/ou nord-américain (cf. Chapitre 1). Les premiers lièvres d'Europe semblent bien implantés en Europe centrale et orientale, ainsi que dans les Balkans (Figure 179 ; Fladerer, 1987 ; Paunović et Rabeder, 1996 ; Aguirre *et al.*, 1996 ; Terzea, 1996 ; Paunović et Jambrešić, 1997 ; Maul, 2001 ; Boev, 2006), et sur la partie nord-occidentale du pourtour méditerranéen (van der Meulen, 1973 ; Galobart *et al.*, 2003 ; De Marfà, 2009 ; López-Jiménez *et al.*, 2018).

D'après les données moléculaires, la diffusion du genre à travers l'Europe s'est probablement réalisée en deux temps (Melo-Ferreira *et al.*, 2012). La proximité génétique entre *L. castroviejoi* et *L. corsicanus* suggère une première incursion au Pléistocène inférieur par leur ancêtre commun, qui aurait eu une très large répartition géographique dans la partie méridionale de l'Europe (Palacios, 1996). Cet ancêtre commun aurait alors atteint le Nord de la péninsule Ibérique et le Centre de l'Italie, ce qui aurait conduit à leur spéciation respective. Certaines données paléontologiques peuvent étayer l'hypothèse de cette première vague de peuplement vers 1,2 Ma (Figure 179), comme l'atteste la présence de *Lepus* sp. en Catalogne (Galobart *et al.*, 2003) ou en Castille (De Marfà, 2009), ainsi qu'en Italie jusqu'au moins la région d'Ombrie (van der Meulen, 1973). Par ailleurs, les premiers

lièvres ibériques de la Sima del Elefante possèdent des caractéristiques morphologiques proches du lièvre cantabrique actuel (cf. *supra*), ce qui permet d'envisager une probable descendance phylétique. En Italie, le même phénomène pourrait s'être produit pour le lièvre des Apennins qui descendrait des lièvres de Monte Peglia en Ombrie. Par la suite, une seconde migration de lièvre (*Lepus* sp.) plus tardive (au Pléistocène inférieur ou au début du Pléistocène moyen) se serait également effectuée vers le sud de l'Europe, isolant les lièvres déjà présents dans les péninsules, respectivement en Cantabrie et dans les Apennins. Ces nouveaux arrivants vont également se retrouver isolés, conduisant à la spéciation de *L. granatensis* en Ibérie, de *L. europaeus* dans les Balkans et de *L. timidus* en Europe septentrionale (Figure 174). Plus à l'est, c'est également à cette période que le lièvre va gagner le Caucase (Ollivier *et al.*, 2010), puis certainement le Proche et le Moyen-Orient (Suchentrunk *et al.*, 2000) pour enfin aboutir à la spéciation de *L. capensis*. Cette espèce colonisera l'ensemble de l'Afrique du Nord et de nombreuses régions de l'Afrique subsaharienne. Ces processus de spéciation des différents taxons de lièvres depuis les *Lepus* sp. du Pléistocène inférieur impliquent nécessairement des isolements géographiques (*i.e.*, allopatrie) de populations (cf. Mayr, 1996)

Ces expansions et différenciations successives en Europe occidentale se produiraient soit depuis les Carpates, en passant par le Nord des Balkans et de l'Italie pour atteindre la péninsule Ibérique, soit depuis le Nord de l'Europe et plus précisément l'Allemagne, en descendant le couloir rhodanien (Figure 179). En



**Figure 179** : Localisation des gisements et voies de migration des premiers *Lepus* en Europe occidentale. Les traits continus représentent les voies de passage empruntées, les traits en pointillé désignent des voies de passage probables. KUN : Kunino ; KOZ : Kozarnika ; BET : Betfia 2 ; DA : Deutsch-Altenburg ; UND : Untermaßfeld ; RAZ : Razvodje ; POD : Podumci ; TAD : Tatinja Draga ; PEG : Monte Peglia ; PN13 : Pirro Nord 13 ; VALL : Vallonnet ; BDR : Bois-de-Riquet ; INC : Incarcial ; TE9 : Sima del Elefante ; CUN : Cueva Negra.

revanche, il n'existe à notre connaissance aucun indice fossile de la présence du genre en France septentrionale (*i.e.*, Nord de la Loire). Cela peut être dû à un hiatus des recherches dans ces régions, tout autant qu'à la compétition interspécifique avec d'autres léporidés. En effet, outre la présence du lapin sur la côte méditerranéenne à cette époque, un autre léporidé, *Hypolagus brachygnathus*, occupe les régions les plus septentrionales et orientales de l'Europe.

Le genre *Hypolagus*, originaire d'Amérique du Nord, a migré vers l'Asie probablement durant la fin du Miocène par la Béringie (Qiu, 1987 ; Averianov, 2001). Il va ensuite très vite se répandre en Eurasie jusqu'à faire son apparition en Europe au début du Pliocène (Averianov, 2001 ; Fostowicz-Frelik, 2003 ; Čermák, 2009). Son expansion atteint son maximum au début du Pléistocène inférieur, reliant les Hautes-Pyrénées à l'ouest (Montoussé ; Chaline *et al.*, 2000), les Pays-Bas au nord (Tegelen Clay ; Schreuder, 1937) et l'Europe de l'Est (Fladerer, 1987 ; Fladerer et Reiner, 1996). Toujours présent en France autour de 1,2 Ma à Ceysyaguet en Haute-Loire (*observation personnelle*), c'est à partir de la seconde moitié du Pléistocène inférieur que la zone de distribution du genre va rapidement se rétrécir (Figure 180), jusqu'à ce qu'il disparaisse au début du Pléistocène moyen, il y a environ 0,6 Ma, entre les Balkans et les Carpates (Čermák *et al.*, 2012). D'après ces auteurs,

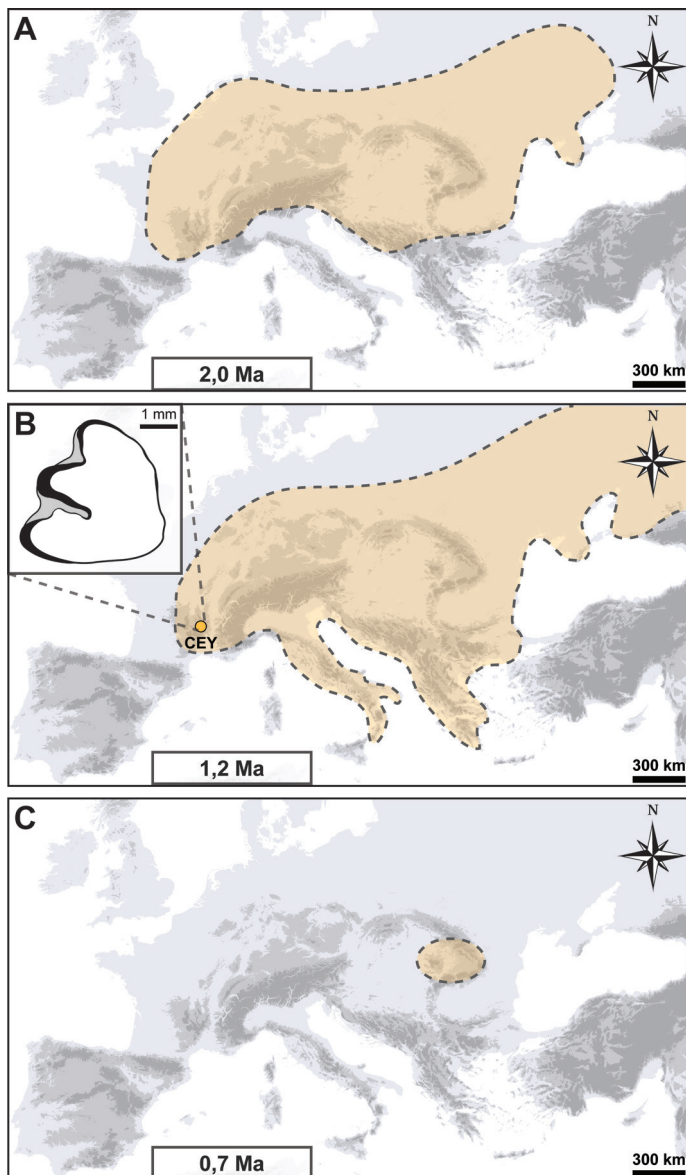
l'extinction progressive des *Hypolagus* pourrait être causée en partie par la compétition avec les lièvres, dont l'arrivée a été favorisée par l'expansion d'un environnement ouvert avec le début du Pléistocène, ainsi que par des facteurs abiotiques.

## 2. Les Léporidés du Pléistocène moyen

### a. Le genre *Oryctolagus*

Au regard des données morphologiques présentées dans ce travail, l'apparition et la diffusion d'*O. cuniculus* au début du Pléistocène moyen est encore délicate à comprendre. Sa spéciation a pu se produire dans le Sud-Est de l'Espagne entre la fin du Pléistocène inférieur et le début du Pléistocène moyen, hypothèse jusqu'à présent privilégiée par la communauté scientifique (*e.g.*, López-Martínez, 1989 ; Callou, 2003 ; López-Martínez, 2008 ; De Marfà, 2009). Sa plus ancienne trace en Europe occidentale, recensée en Andalousie (*i.e.*, Cúllar Baza), suggère une expansion plus tardive hors de cette région, à partir du stade isotopique 14 (Caune de l'Arago), n'atteignant que bien plus tard le Portugal (Galeria Pesada ; stade isotopique 11), le Sud-Ouest de la France (Camp de Peyre ; stade isotopique 12) et l'Est de la France (Terra Amata ; stade isotopique 10). La morphologie dentaire et la taille des individus de Cúllar Baza (López-Martínez, 1989) se rapprochent beaucoup de ce que nous observons





**Figure 180** : Extinction du genre *Hypolagus* en Europe (modifié d'après Čermák *et al.*, 2012). A : Répartition géographique au Gélasien ; B : Répartition géographique au Calabrien et p3 gauche d'*H. brachygnathus* de Ceysaguet (CEY) ; C : Répartition géographique au début du Pléistocène moyen.

à Benisants (e.g., morphologie plutôt carrée de la surface occlusale, deux antéroconides de taille et de forme identiques, un antéroflexide de profondeur variable et un paraflexide bien marqué), confirmant l'appartenance chronologique relativement ancienne de ce gisement (Sarrion, 1984) et attestant la présence de l'espèce dans l'Est de l'Espagne au tout début du Pléistocène moyen.

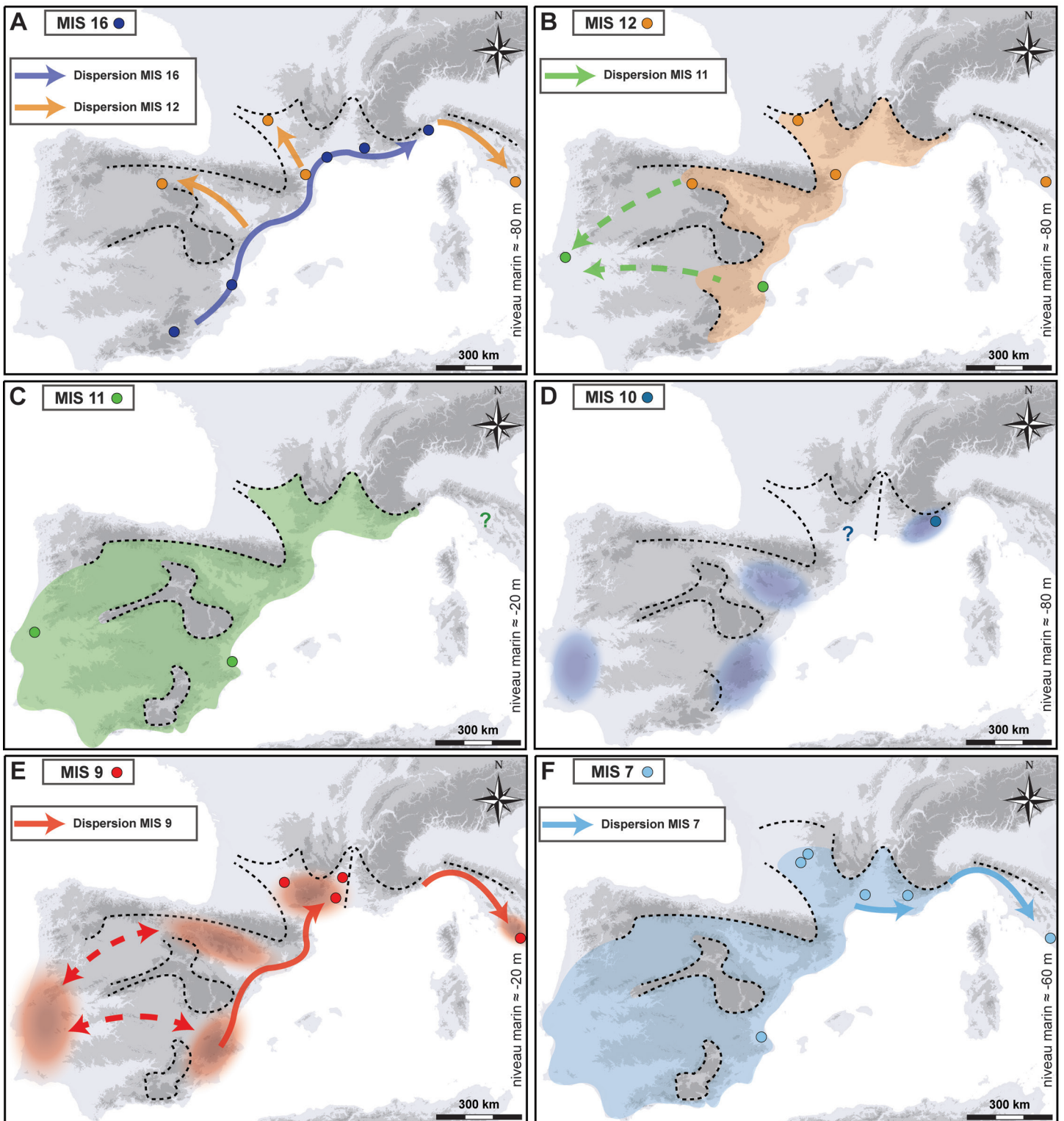
Ce travail a permis d'apporter la preuve d'une présence bien plus précoce d'*O. cuniculus* dans le Sud-Est de la France et en Ligurie, dès le stade isotopique 16 (Balaruc I, grotte de l'Escale, grotte de Valdemino). Dans le scénario initial, la diffusion de l'espèce depuis le Sud-Est de l'Espagne vers

le nord-est *via* la chaîne pyrénéenne et par la côte catalane, se serait réalisée très rapidement (Figure 181A). Toutefois, nous ne pouvons totalement exclure une possible spéciation d'*O. giberti* en *O. cuniculus* dans le Sud-Est de la France à la même période, suivie d'une diffusion des individus vers l'Ibérie.

Nous pensons que l'apparition d'*O. cuniculus* telle qu'elle est présentée aujourd'hui n'est peut-être pas tout à fait correcte – ou suffisamment étayée – et que son histoire pourrait être plus complexe. Dans le cas d'une occupation continue du territoire périméditerranéen par les lapins durant la transition Pléistocène inférieur/moyen, suggérant alors des flux de gènes (*i.e.*, hybridation) entre les populations, l'apparition d'*O. cuniculus* aurait très bien pu se faire graduellement depuis *O. giberti*, sans grands changements biologiques majeurs. La répartition géographique du lapin de Garenne devient par la suite plus importante, sous l'effet de conditions climatiques particulières, atteignant d'autres régions comme le Sud-Ouest de la France et le Portugal à partir des stades isotopiques 12 et 11 respectivement (Figure 181B-C). Dans chacun de ces scénarios, le plus probable serait qu'*O. cuniculus* (*i.e.*, les particularités morphologiques qui le caractérise) s'installe durablement en lieu et place d'*O. giberti*.

Bien qu'il soit présent dans le Sud de la France dans divers gisements datés entre les stades isotopiques 10 et 6, le lapin de Garenne va par la suite occuper l'Europe occidentale de manière plus ou moins continue au cours du Pléistocène moyen. Par exemple, la conformation dentaire des lapins de Terra Amata converge avec celle observée à l'Escale, reflétant une « continuité biologique » au début du Pléistocène moyen, tout au moins à l'est du delta du Rhône (Figure 181D). En revanche, nous observons une césure avec les populations situées à l'ouest. Par la suite, il n'y a plus de documentation paléontologique de l'espèce à l'est du Rhône (excepté à Torre in Pietra dans le centre de l'Italie au stade isotopique 9 ; Caloi *et al.*, 1998), jusqu'à son retour dans cette région au stade isotopique 7 dans la grotte de la Baume Bonne. Cela montre la barrière géoécologique qu'a pu constituer le Rhône au cours du stade isotopique 10 et jusqu'au stade 7. Ainsi les lapins se seraient plutôt repliés plus au sud, vers le centre de la péninsule Italique (Figure 181E).

Nos données reflètent donc des déplacements de populations plutôt qu'une occupation continue



**Figure 181 :** Synthèse biogéographique d'*O. cuniculus* au Pléistocène moyen. A : Première moitié du Pléistocène moyen ; B : Stade isotopique (MIS) 12 ; C : MIS 9 ; D : MIS 7-6. Les pointillés représentent les barrières géoécologiques probables. Estimation du niveau marin d'après Spratt et Lisiecki (2016).

du territoire par *O. cuniculus*. Elles nous permettent en outre d'appuyer ou de contester des propositions ultérieures concernant les datations relatives de certains gisements. Par exemple, nos résultats permettent de replacer le gisement de l'Igüe des Rameaux plutôt dans le stade isotopique 9 (Rouzaud *et al.*, 1990 ; Boudadi-Maligne, 2010 ; Uzunidis, 2017).

De plus, Uzunidis (2017) a récemment proposé que l'accumulation osseuse de la station amont date d'une période relativement plus froide et postérieure à celle de la station aval, correspondant davantage au stade isotopique 8 ou à la fin du stade isotopique 9. Le croisement avec nos données morphométriques indique que les individus de l'Igüe des Rameaux et



de l'Aven d'Orgnac III (autour de 300 ka BP ; Michel *et al.*, 2013) sont relativement proches, confirmant alors cette hypothèse biochronologique. En ce qui concerne le site en grotte de Lunel-Viel I, les avis divergent sur son attribution biochronologique. D'après son étude sur les canidés, Boudadi-Maligne (2010) place le remplissage au stade isotopique 9, alors qu'Uzunidis (2017) dans son étude des rhinocérotidés notamment, considère que l'assemblage remonterait plutôt au stade isotopique 7. Dans les deux cas, ces évaluations biochronologiques sont plus récentes que celle proposée précédemment (Bonifay, 1975). Toutefois, tous ces auteurs s'accordent sur la mise en place du dépôt lors d'une période climatique tempérée. Selon nos données morphométriques (cf. *supra*), les lapins de la grotte de Lunel-Viel I dériveraient de populations provenant d'Espagne et qui seraient arrivées lors d'une phase climatique tempérée, datée autour de 330-340 ka BP, ce qui plaiderait plutôt en faveur d'une attribution chronologique du remplissage de Lunel-Viel I au stade isotopique 9.

Par la suite, les populations auraient connu une répartition géographique plus large dans le Sud de la France, atteignant l'aven d'Orgnac III et l'Igue des Rameaux à la fin du stade isotopique 9, où leur grande taille corporelle résulterait de l'effet de la latitude et du climat. Cette hypothèse est corroborée par la présence à l'Igue des Rameaux du lièvre ibérique, *L. granatensis*. La présence de cette espèce de lièvre dans le Sud de la France est unique pour le Pléistocène et confirme bien que ces deux espèces de léporidés, sont (re)sorties de la péninsule lors de cet épisode climatique clément (Figure 181E).

Lors de la période glaciaire suivante (stade isotopique 8), le lapin est toujours présent dans le Sud-Ouest de la France et en Espagne, comme par exemple dans les sites des abîmes de la Fage et de la Cova del Bolomor. D'un point de vue morphologique, les populations du stade isotopique 7 sont plus proches de celles du stade isotopique 9 (e.g., Igue des Rameaux, Orgnac III) suggérant une filiation directe dans le temps et l'espace entre ces populations. La présence de lapins à la Baume Bonne, à l'est du delta du Rhône, implique une nouvelle diffusion de l'espèce dans cette région à partir du stade isotopique 7 (Figure 181F).

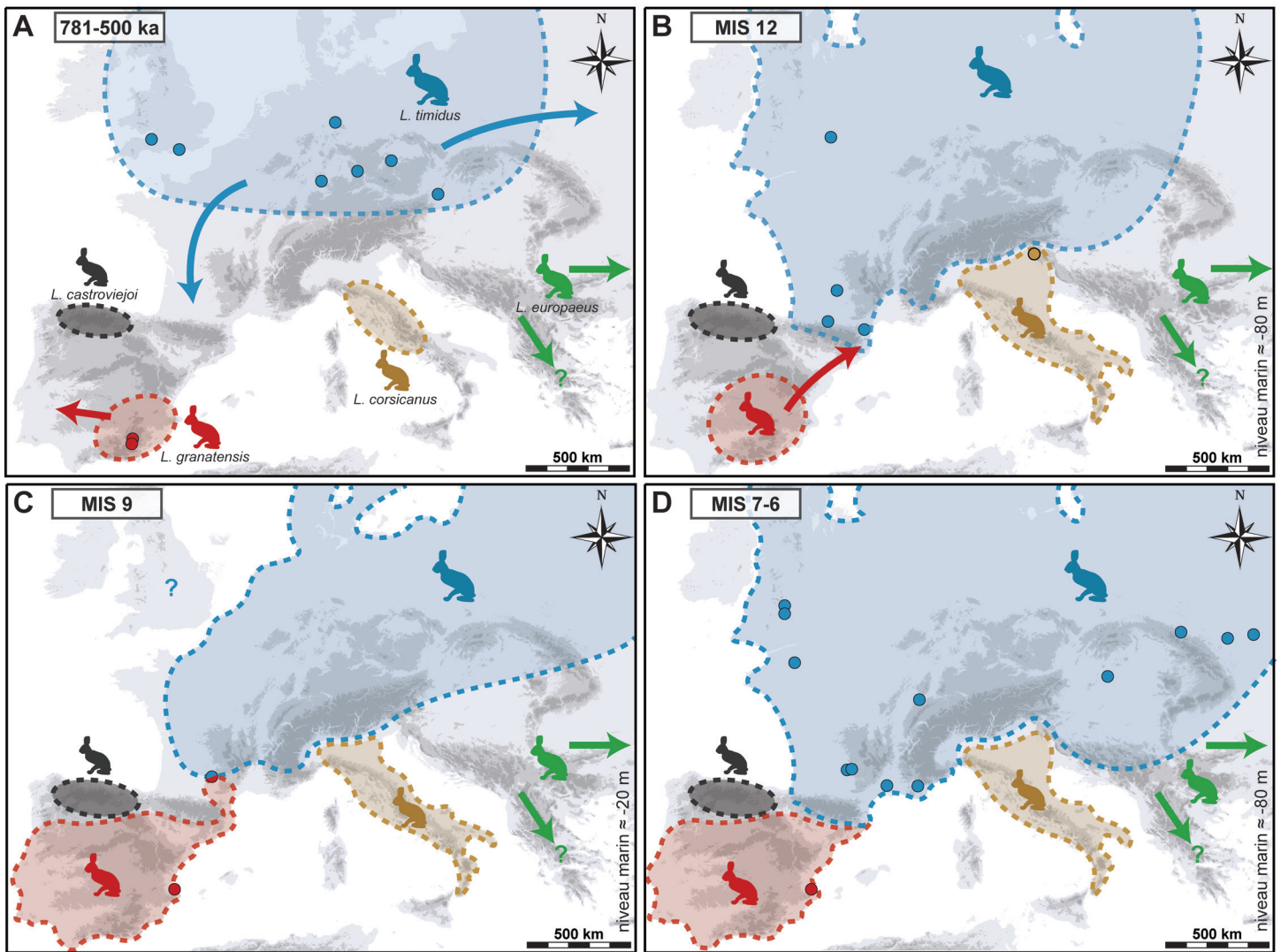
La proximité morphologique entre les populations des stades isotopiques 7 et 6 du Sud de la France suggère une continuité d'occupation de ce

territoire. Lors de l'optimum glaciaire du stade isotopique 6, nous identifions en revanche une ségrégation des populations dans deux zones distinctes (cf. Figure 173), l'une à l'est du Rhône (Grotte des Cèdres et grotte du Lazaret) et l'autre au centre du Bassin aquitain (i.e., Dordogne et Lot).

### **b. Le genre *Lepus***

L'Europe a continuellement été occupée par le genre *Lepus* au cours du Pléistocène moyen. D'après les données génétiques, l'expansion démographique du lièvre variable a bien commencé à cette période (Pierpaoli *et al.*, 1999). Cela est corroboré par sa présence dans les gisements anciens des régions les plus septentrionales (Figure 182A). À partir de 500 ka BP, l'Europe de l'Ouest va alors être essentiellement occupée par cette espèce, s'étendant *a minima* depuis les Pyrénées (Donard, 1982 ; Desclaux, 1992) jusqu'à la Grande-Bretagne (Figure 182B ; Andrews et Stringer, 1999 ; Parfitt *in* Wenban-Smith *et al.*, 2012). Sa répartition géographique va être plus ou moins continue tout au long de cette période dans le nord et l'est de l'Europe (Scott, 1986 ; Schreve, 1998 ; Averianov, 2001 ; Schreve, 2001). En revanche, il ne semble pas aller au-delà de la région Rhône-Alpes dans le Sud-Est de la France et du pourtour méditerranéen avant le stade isotopique 7, comme l'atteste sa présence dans les gisements d'Aubais et de la grotte de la Baume Bonne (Figure 182D). Dans le Sud-Ouest de la France, son aire de répartition est freinée d'une part par la chaîne pyrénéenne, potentielle frontière écologique, mais également par la présence en Ibérie de *L. granatensis*.

Il est admis que depuis sa première occurrence au Pléistocène moyen, le lièvre ibérique a exclusivement évolué au sein de la péninsule Ibérique (cf. *supra*). Or, au cours de notre travail, nous l'avons identifié hors de la péninsule, profitant certainement lors du stade isotopique 9, de conditions favorables à sa propagation (e.g., climat, absence de compétition) au moins jusqu'au Sud du Bassin aquitain (e.g., Igue des Rameaux). Cette sortie du lièvre de la péninsule Ibérique à cette période est synchronique avec la sortie des populations de lapins, probablement par la même voie migratoire (cf. *supra*). Ainsi, ces découvertes indiquent que les Pyrénées ne constituaient pas une barrière géographique infranchissable pour les différentes espèces de léporidés au Pléistocène moyen. *L. granatensis* et *L. timidus* devaient



**Figure 182 :** Synthèse biogéographique des *Lepus* au Pléistocène moyen. A : Stade isotopique (MIS) 16 ; B : MIS 12 ; C : MIS 11 ; D : MIS 10 ; E : MIS 9 ; F : MIS 7. Estimation du niveau marin d'après Spratt et Lisiecki (2016).

principalement vivre en parapatric dans le Nord de la péninsule Ibérique durant le Pléistocène moyen, comme ce fut également le cas durant le Pléistocène supérieur (cf. *infra* ; Melo-Ferreira *et al.*, 2007 ; Acevedo *et al.*, 2015). Cette zone de contact semble avoir été fluctuante au moins durant une partie du stade isotopique 9, pendant laquelle elle est remontée vers le nord (Figure 182C).

Actuellement, le lièvre ibérique vit en parapatric avec *L. europaeus* dans le Nord de l'Espagne, au sud de la chaîne pyrénéenne. Leur répartition est conditionnée par les effets d'une compétition interspécifique, ce qui devait aussi être le cas entre *L. granatensis* et *L. timidus* lors des périodes glaciaires (Acevedo *et al.*, 2012a, 2015). Cette compétition a probablement limité la sortie de *L. granatensis* de la péninsule tout au long du Pléistocène. Toutefois, au stade isotopique 9 le changement des paramètres écologiques a certainement influé différemment sur

l'une ou l'autre espèce et ainsi les a respectivement poussé à remonter vers le Nord.

La question de la compétition interspécifique entre lièvres est de mieux en mieux appréhendée en écologie et, au même titre que les changements climatiques, joue un rôle prépondérant dans les répartitions géographiques actuelles (e.g., Flux, 1981 ; Thulin, 2003 ; Waltari et Cook 2005). Pour le Pléistocène, des études affirment la persistance du lièvre variable en Europe méridionale lors des phases d'amélioration climatique et en l'absence de *L. europaeus*, qui n'arrive qu'à l'Holocène (López-Martínez, 1980 ; Pelletier *et al.*, 2015b ; Veitschegger *et al.*, 2015). Bien qu'il soit suspecté en Basse-Autriche (Fladerer, 1987), ce dernier occupe à cette période plutôt les régions méridionales de l'est, comme les Balkans (Stamatis *et al.*, 2009) ou le Caucase (Baryshnikov, 2002).

### 3. Les Léporidés du Pléistocène supérieur

#### a. Le genre *Oryctolagus*

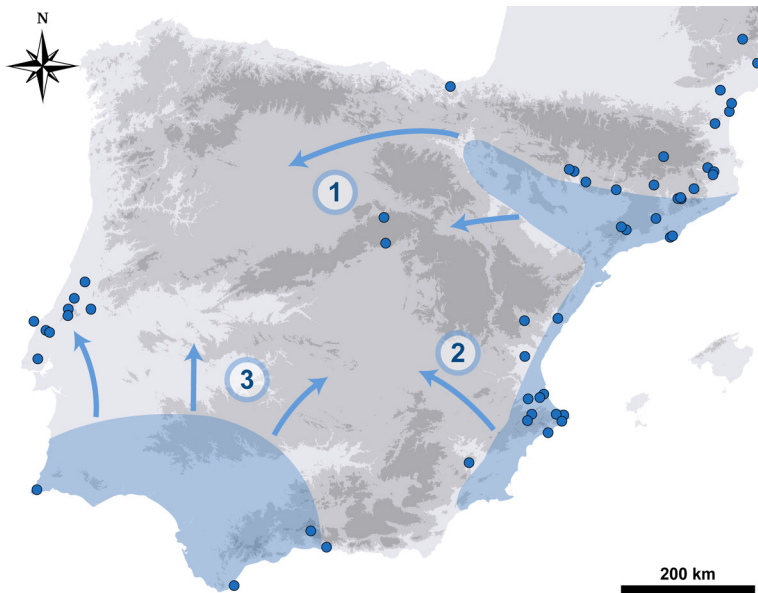
Les lapins occupent la péninsule Ibérique de manière continue durant tout le Pléistocène supérieur. Cela est particulièrement marqué avec de nombreuses occurrences au centre du Portugal (Raposo et Cardoso, 1998 ; Duarte *et al.*, 1999 ; Hockett et Bicho, 2000 ; Hockett et Haws, 2002 ; Brugal, 2006 ; Zilhão *et al.*, 2010 ; Lloveras *et al.*, 2011a ; Brugal *et al.*, 2012) et dans l'est de l'Espagne (Pérez Ripoll, 2004 ; Carrión *et al.*, 2008 ; Lloveras *et al.*, 2010, 2011b ; Sanchis, 2012 ; Rosado-Méndez *et al.*, 2015 ; Lloveras *et al.*, 2016 ; Zilhão *et al.*, 2016). Les données génétiques indiquent que ces deux régions auraient fonctionné comme des refuges lors des périodes glaciaires, scindant les populations et entraînant la différenciation en deux sous-espèces actuelles, à l'est et à l'ouest (cf. *supra* ; Branco *et al.*, 2002). En outre, lors des phases d'amélioration climatique, les populations ont pu recoloniser le Centre de l'Ibérie depuis 1) le nord-est, entre le Système ibérique et la Cordillère Cantabrique, 2) le sud-est, entre les Cordillères Centrale et Bétiques et/ou 3) le sud-ouest de l'Andalousie et du Portugal (Figure 183). Nous avons régulièrement trouvé lors de nos analyses des similitudes entre les populations portugaises et est-espagnoles, ce qui peut étayer ces différentes hypothèses. Au stade isotopique 5, la proximité entre les lapins de la grotte de Furninha

et ceux de la Cova del Rinoceront plaiderait pour une zone de contact située dans la partie nord de la péninsule (1). À la faveur d'un nouveau cycle glaciaire (*i.e.*, stade isotopique 4), les populations se seraient par la suite fragmentées. Toutefois, cette ségrégation entre les populations de l'Est et de l'Ouest n'aurait pas été stricte pour la fin des temps glaciaire. En effet, la proximité morphologique des lapins du dernier maximum glaciaire de la grotte de Picareiro avec ceux des grottes de les Cendres et de Murciélagos, laisse supposer une probable zone de contact dans le Sud de l'Espagne au cours du stade isotopique 3 (2 et 3), avant qu'ils soient à nouveau isolés au stade isotopique 2 dans ces deux zones refuges.

Il n'existe pas suffisamment de données pour l'Italie permettant de formuler de pareils scénarios. Néanmoins, l'espèce semble sporadiquement présente du nord au sud de l'Italie (Petronio *et al.*, 2007 ; Tagliacozzo *et al.*, 2012) durant le Pléistocène supérieur (Figure 184). Le lapin s'est également répandu jusqu'en Sicile à cette période (Callou, 2003), lorsque cette île était rattachée au continent pendant les périodes glaciaires (Bonfiglio et Totsakis, 1987). En revanche, il semble totalement disparaître de cette péninsule à partir du Tardiglaciaire et jusqu'à l'Antiquité (Callou, 2003). À ce jour, cette extinction régionale reste encore inexplicée. De notre point de vue, elle pourrait être imputable à plusieurs facteurs, comme des épisodes climatiques de forte amplitude, couplés à d'autres modifications d'ordre écologique (*e.g.*, taux de prédation, baisse du taux de reproduction, baisse d'effectif, compétition interspécifique avec le lièvre endémique *L. corsicanus*).

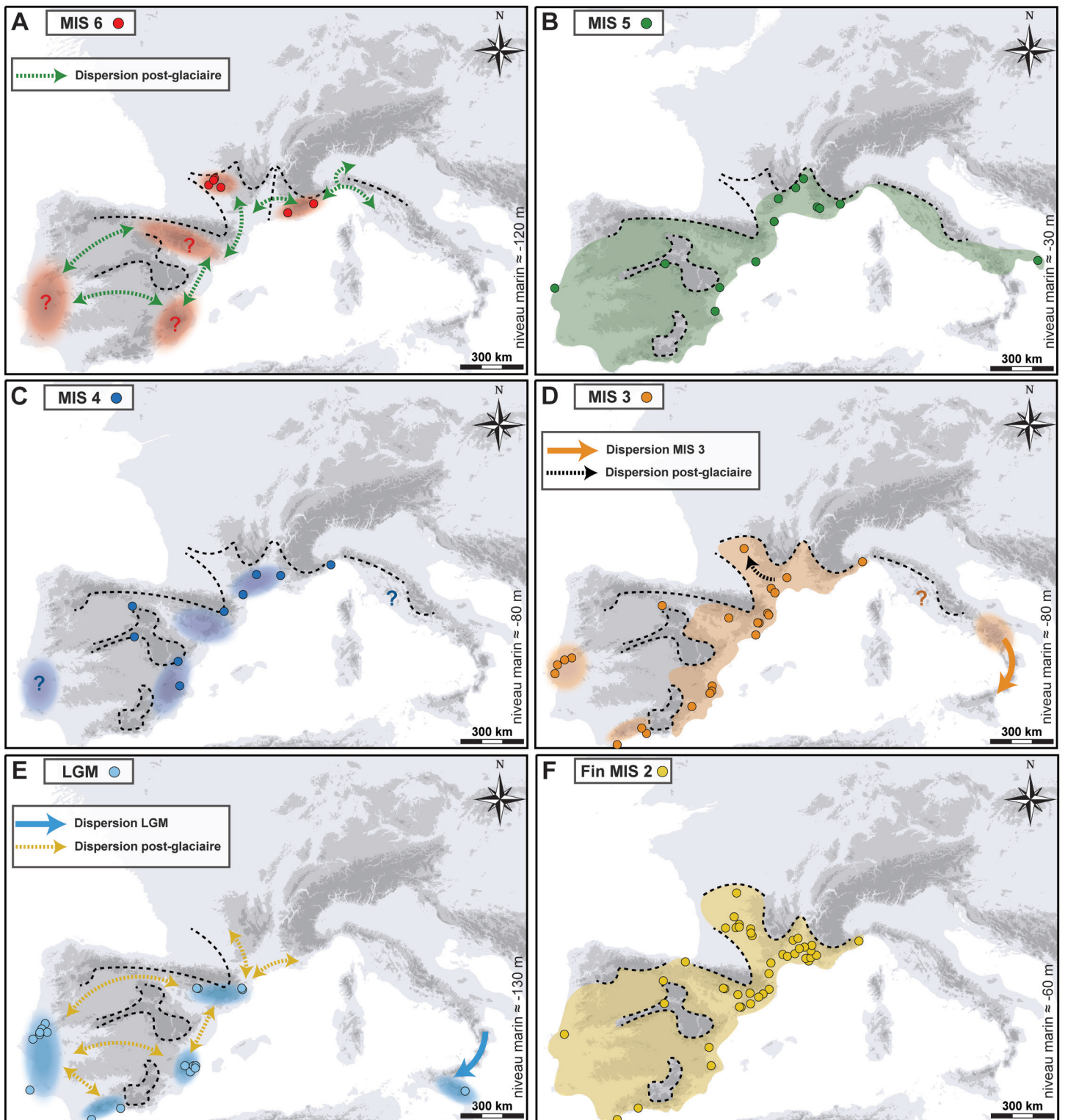
Dans le Sud de la France, les populations du stade isotopique 5 sont directement issues des populations du stade isotopique 6, qui après avoir été isolées (cf. *supra*), ont recolonisé certaines régions à la faveur de conditions climatiques plus favorables (Figure 184A-B). Pendant le stade isotopique 5, nos données plaident pour une occupation continue des territoires, que cela soit dans le Sud de la France ou dans la péninsule Ibérique. Toutefois, les populations de l'abri Pié Lombard et de la grotte Rigabe, situées à l'est du delta du Rhône, semblent s'individualiser à cette période et pourraient marquer une fois de plus un isolement géographique dans cette région.

Selon Donard (1982), ces lapins, appelés *O. c. grenalensis*, disparaissent temporairement du Sud-Ouest de la France vers la fin du stade isotopique



**Figure 183 :** Représentation des zones refuges glaciaires putatives à partir des données génétiques d'*O. cuniculus* (modifié d'après Branco *et al.*, 2002) et localisation des gisements ibériques datés du Pléistocène supérieur. Les flèches indiquent les voies de recolonisation empruntées par les lapins lors des phases d'amélioration climatique.





**Figure 184** : Synthèse biogéographique d'*O. cuniculus* au Pléistocène supérieur. A : Stade isotopique (MIS) 6 (fin du Pléistocène moyen) ; B : MIS 5 ; C : MIS 4 ; D : MIS 3 ; E : MIS 2, Dernier Maximum Glaciaire (LGM) ; F : Transition Pléistocène-Holocène. Les pointillés représentent les barrières géoécologiques probables. Estimation du niveau marin d'après Spratt et Lisiecki (2016).

5 ou au début du stade isotopique 4. Une autre forme de lapin, dénommée *O. c. huxleyi* fera son apparition seulement à la fin des temps glaciaires. La répartition des lapins au Pléistocène supérieur est donc plus complexe puisque nous avons identifié davantage de mouvements de populations dans le Sud de la France.

En effet, le lapin est présent dans le Sud de la France au stade isotopique 5, à l'Ouest (abri des Canalettes), comme à l'Est (grotte de l'Adaouste, grotte de Rigabe, grotte de la Baume de Moulaguercy, abri Pié Lombard). Au stade isotopique suivant (Figure 184C), il ne semble être présent qu'au niveau du Piémont pyrénéen (e.g., grotte des

Ramandils), dans le Sud-Est de la France (e.g., grotte du Salpêtre de Pompignan, abri de la Combette) et en Ligurie (e.g., grotte d'Arma delle Manie). Les dates radiocarbone récemment obtenues sur les lapins du gisement de Regourdou (Pelletier *et al.*, 2017), témoignent de leur retour temporaire en Dordogne au milieu du stade isotopique 3. Comme vu précédemment, ces individus présentent des similitudes morphologiques avec les populations du stade isotopique 4 et des différences nettes avec leurs contemporains ibériques. Notre hypothèse est la suivante : après le stade isotopique 4, période où il était replié plutôt sur les côtes méditerranéennes, le lapin est ponctuellement remonté dans le Sud-Ouest de la France durant le stade isotopique 3 (Figure 184C-D). Ces populations vont par la suite se retrouver isolées des autres régions (cf. Figure 175) avant de disparaître lors du dernier maximum glaciaire (Figure 184E). Par ailleurs, les populations de l'Est de l'Espagne vont, au cours de cette période, acquérir de nouvelles caractéristiques morphologiques, que l'on retrouve jusqu'à la fin du stade isotopique 2. À la fin de cette période (fin du stade isotopique 2), on constate un redéploiement de l'espèce dans le Sud de la France, sans doute principalement effectué depuis la péninsule Ibérique en passant à travers la chaîne pyrénéenne (Figure 184F). Par contre, il disparaît dans la péninsule Italique.

Si nos données soutiennent cette hypothèse, quelques indices suggèrent que la diffusion de l'espèce a également pu se faire à partir des zones refuges. C'est le cas en particulier des lapins de l'aven de l'Igue du Gral qui pourraient provenir du Sud-Est de la France ou du nord-est des Pyrénées plutôt que du nord de l'Espagne, comme l'indiquent les similitudes avec les individus des avens du Coulet des Roches et des Planes, ainsi qu'avec ceux de la grotte Tournal (cf. *supra*). L'action simultanée de ces deux phénomènes avait déjà été envisagée par Callou (2003, p. 245) qui indique en outre que « *ce passage entre la France et l'Espagne a certainement été emprunté à plusieurs reprises et n'a, semble-t-il, jamais entraîné de longues séparations entre les groupes de lapins situés de chaque côté. En effet, contrairement à la barrière constituée par la Sierra Nevada, le temps de séparation n'a pas permis l'isolement de populations puis la divergence de lignées génétiques* ». En revanche, ce dernier point est difficile à confirmer car nous observons des différences morphologiques marquées entre les populations du Sud de la France datées des

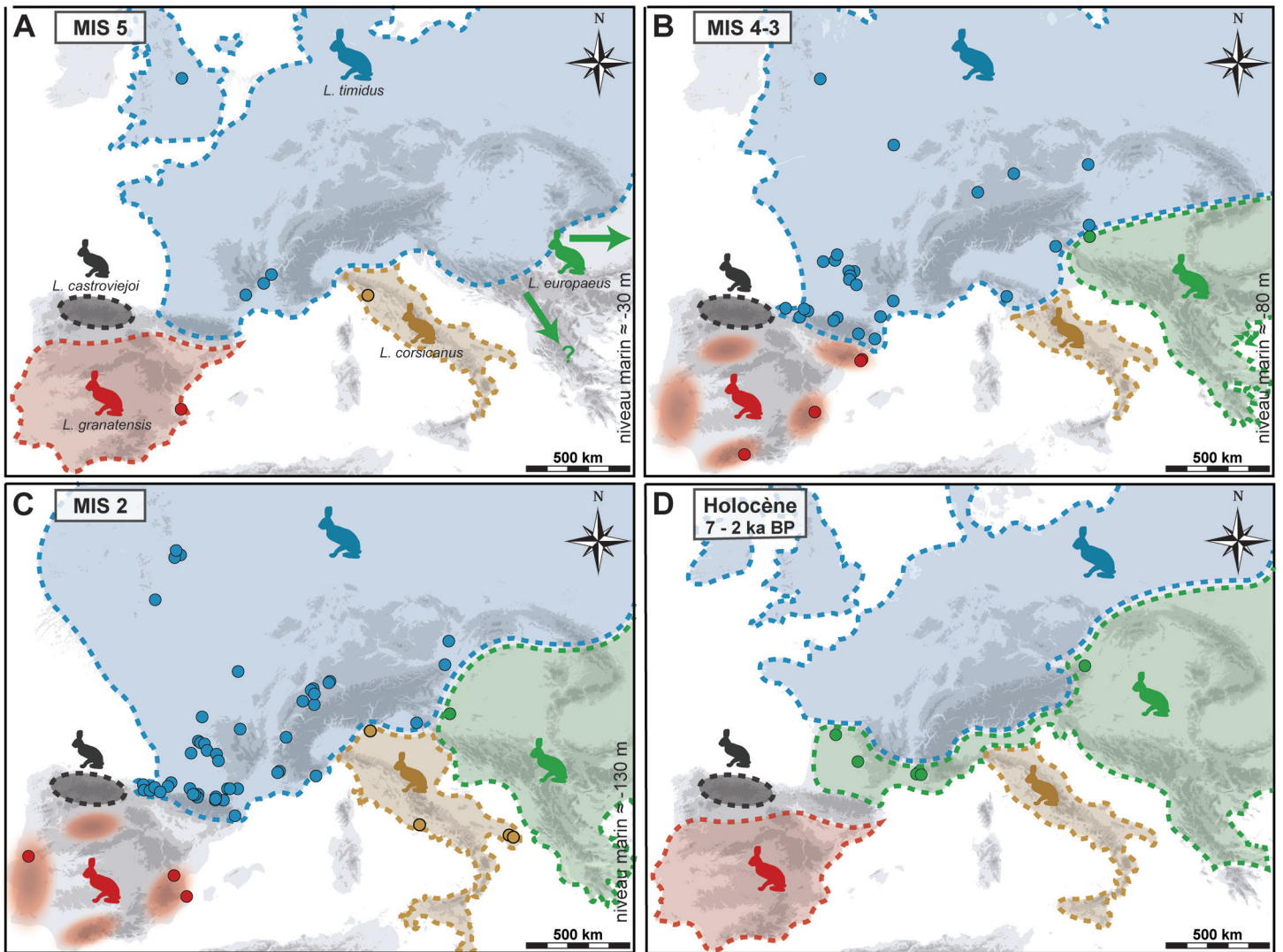
stades isotopiques 4 et 3, et leurs homologues espagnoles des stades isotopiques 3 et 2, révélant une véritable barrière géographique ou écologique au cours du grand refroidissement climatique qui démarre au stade isotopique 3.

### **b. Le genre *Lepus***

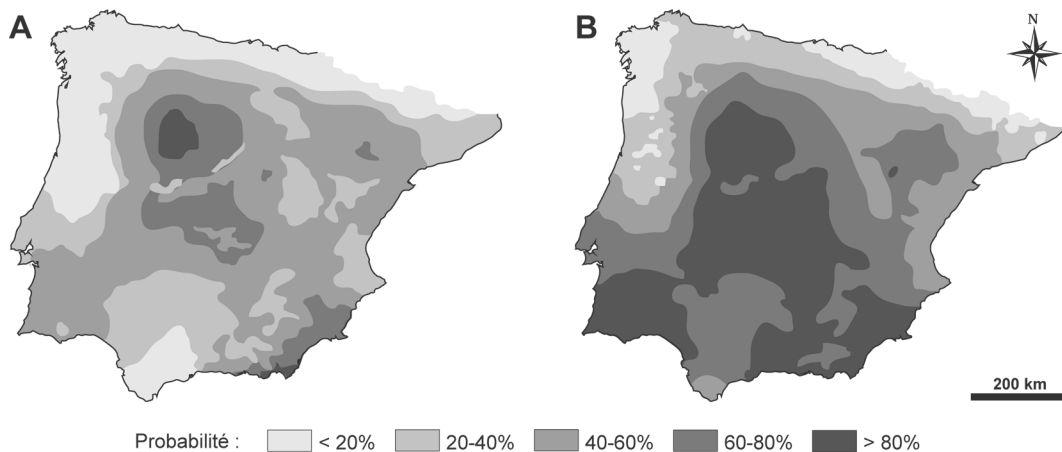
Au cours du Pléistocène supérieur, la péninsule Ibérique abrite trois espèces de lièvre (*L. granatensis*, *L. timidus* et *L. castroviejoï*), bien qu'à notre connaissance aucune occurrence fossile de lièvre de Cantabrie n'a encore été découverte (Figure 185). La majorité de ces régions est occupée par le lièvre ibérique, dont l'aire de répartition a certainement fortement fluctué au rythme des oscillations climatiques. Lors d'événements climatiques défavorables, il aurait probablement peuplé des zones refuges dans le centre de la péninsule. Son expansion postglaciaire aurait été centrifuge, regagnant ainsi la quasi-totalité des territoires qu'il occupe actuellement (Melo-Ferreira *et al.*, 2011 ; Acevedo *et al.*, 2012a). Il a cependant subsisté dans d'autres zones durant les phases rigoureuses, comme en témoigne sa présence en Andalousie (e.g., Zafarraya ; Barroso *et al.*, 2006), dans le Sud-Est (e.g., Cova del Bolomor, Cova Negra, Cova de les Cendres ; Sanchis et Fernández Peris, 2011 ; *ce travail*) ainsi que dans le Nord-Est de l'Espagne (e.g., Terrasses de la Riera dels Canyars ; *ce travail*), considérés comme autant de « zones de repli ». Cette persistance de l'espèce dans l'est de la péninsule Ibérique est en accord avec les prédictions de sa niche écologique (Figure 186 ; Acevedo *et al.*, 2012a) et n'est pas sans rappeler les zones refuges occupées par les lapins au même stade (Figure 183).

Le lièvre variable quant à lui occupe les régions les plus septentrionales de la péninsule, des Asturies à l'est des Pyrénées (Koby, 1960 ; Altuna, 1970, 1972 ; Delpech et Le Gall, 1983 ; Maroto *et al.*, 1987 ; Altuna, 1990 ; Smith *et al.*, 2017), ce qui pourrait avoir limité la présence de *L. granatensis* dans ces régions (Figure 185A-C). La présence de ce dernier dans le Centre de l'Ibérie aurait également pu limiter la propagation de *L. timidus* vers le sud. Toutefois, les études génétiques indiquent qu'il y a eu hybridation entre les deux espèces durant le Pléistocène supérieur, impliquant donc une évolution en parapatricie ou en sympatricie dans le Nord de la péninsule Ibérique (Melo-Ferreira *et al.*, 2007 ; Acevedo *et al.*, 2015). Il est en revanche





**Figure 185 :** Synthèse biogéographique des *Lepus* au Pléistocène supérieur. A : Stade isotopique (MIS) 5 ; B : MIS 4-3 ; C : MIS 2 ; D : Holocène. Estimation du niveau marin d'après Spratt et Lisiecki (2016).



**Figure 186 :** Probabilité d'occurrence de *L. granatensis* dans la péninsule ibérique d'après la modélisation de la niche écologique (modifié d'après Acevedo *et al.*, 2012a). A : Dernier Maximum Glaciaire ; B : Actuel.

continuellement présent en France et en Europe du Nord durant tout le Pléistocène supérieur (Donard, 1982 ; Morel et Muller, 1997 ; Fontana, 2004 ; Napierala, 2008 ; Aston *et al.*, 2010 ; Wojtal *et al.*, 2012 ; Conard *et al.*, 2013 ; Mallye *et al.*, 2013 ;

Maul, 2014 ; Smith *et al.*, 2017). Le retrait progressif des glaces vers le nord à la fin du Pléistocène supérieur lui a également permis de coloniser de nouveaux territoires désormais accessibles, comme les îles Britanniques ou la Scandinavie (Thulin, 2003).

Dans la péninsule Italique, le lièvre variable est présent durant tout le Pléistocène supérieur, principalement dans le nord du pays (Petronio *et al.*, 2007 ; Tagliacozzo *et al.*, 2012, 2013 ; Berto et Rubinato, 2013). En revanche, c'est *L. corsicanus* qui est présent dans les régions du Centre et du Sud (Trocchi et Riga, 2005 ; Zhuowei et Kotsakis, 2008 ; Pandolfi *et al.*, 2017). Cela impliquerait l'existence d'une zone de contact entre les deux espèces, *a minima* dans la première moitié nord de l'Italie. Celle-ci a très certainement fluctué au cours des différents stades climatiques pléistocènes, comme en témoigne la documentation de la grotte de Parignana avec *L. corsicanus* présent au stade isotopique 5, alors que c'est *L. timidus* qui est retrouvé au stade isotopique 3 (Farina, 2012). Le lièvre endémique d'Italie va par la suite bien s'installer dans les régions Nord, ce dès la fin du stade isotopique 2, comme à Riparo Tagliente (*observation personnelle*), jusqu'au début de l'Holocène au moins (Crezzini *et al.*, 2014). À l'instar de la péninsule Ibérique avec *L. granatensis*, la présence de *L. corsicanus* dans la péninsule Italique aurait limité la diffusion de *L. timidus* vers le sud.

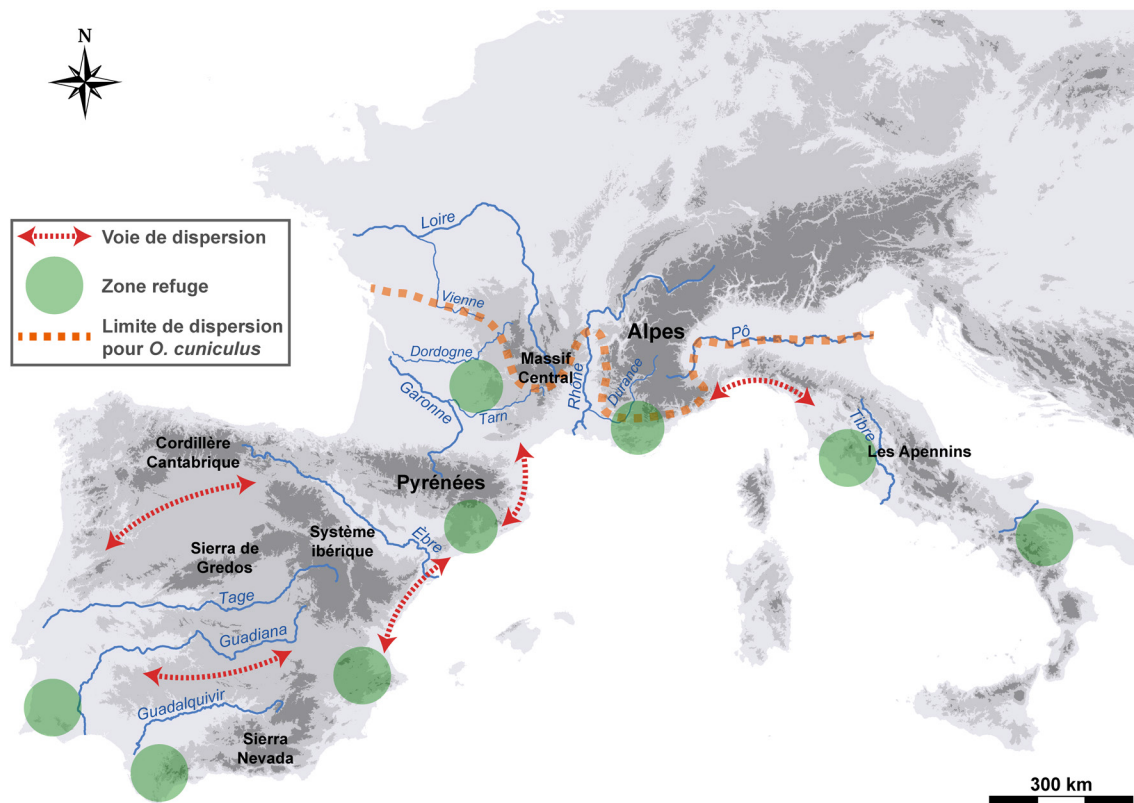
*L. europaeus* est encore loin d'atteindre l'Europe occidentale au Pléistocène supérieur. On le trouve bien implanté notamment dans le Sud de la Russie et au Kazakhstan, jusqu'à l'Est de la Chine (Kurten, 1968 ; Tong *et al.*, 2006 ; Smith *et al.*, 2018). Au stade isotopique 3, il est également présent en Croatie, avant de progressivement se répandre hors de la péninsule Balkanique pour remplacer *L. timidus* dans l'environnement durant les phases plus récentes du Pléistocène supérieur (Miracle et Brajkovic, 2010 ; Miracle *et al.*, 2010). Jusqu'à la fin du stade isotopique 2, *L. timidus* est présent en Ukraine, avant d'être remplacé par *L. europaeus* (Vremir et Ridush, 2005). Ainsi, ces données semblent confirmer le retrait de l'espèce dans différentes zones refuges lors de phases glaciaires du Pléistocène supérieur, *a minima* dans les Balkans, le Caucase et l'Asie Centrale (Corbet, 1986 ; Suchentrunk *et al.*, 2003 ; Amoutzias *et al.*, 2016), avant de se répandre de nouveau progressivement depuis ces refuges et occuper la majeure partie de l'Europe Centrale. Toutefois, son arrivée en Europe de l'Ouest est plus tardive. Par exemple, *L. timidus* est encore présent en Autriche à la fin du stade isotopique 2 et ne laisse sa place à *L. europaeus* qu'à l'Holocène (entre 7000 et 6000 cal BP ; Veitschegger *et al.* 2015). Les traces de *L. europaeus* dans le Sud-Est de la France sont

enregistrées dans les avens de Souche 1, des Planes et du Coulet des Roches dans des niveaux datés de l'Holocène entre 7000 et 2000 cal BP (Crégut-Bonnoure *et al.*, 2014 ; *observation personnelle*). Ces dates tendent à indiquer au moins une première voie de migration de *L. europaeus* depuis l'est en passant par le nord de l'Italie (Figure 185D). Il est couramment admis que cette expansion de l'espèce vers l'ouest est en relation étroite avec les changements anthropogéniques du paysage au cours de l'Holocène (e.g., Corbet, 1986 ; Stamatis *et al.*, 2009 ; Veitschegger *et al.*, 2015 ; Smith *et al.*, 2017). Cette impulsion du lièvre d'Europe au nord de l'Italie a certainement contraint *L. corsicanus* à se retirer dans le sud de la péninsule pour occuper les territoires que nous lui connaissons actuellement, ainsi que *L. timidus* dans les Alpes. Son arrivée dans le Sud-Ouest de la France date également de cette période (i.e., autour de 6000 cal BP) avec les gisements de l'Igue du Gral (Mallye, *inédit*) et de la grotte du Queroy (Donard, 1982).

#### 4. Biogéographie pléistocène

Grâce à l'ensemble de nos résultats, il est possible de distinguer plusieurs événements d'expansion ou d'isolement de populations de léporidés. Ces événements sont conditionnés par différents facteurs d'ordre géologique (e.g., topographie, géodynamique fluviale) et climatique. Ainsi nous avons identifié au moins 8 zones d'isolats principales en Europe occidentale (i.e., refuges glaciaires) qui se mettent en place préférentiellement lors des phases de refroidissement climatique global (Figure 187). Dans le Sud-Ouest de la péninsule Ibérique, les trois principaux fleuves (i.e., le Tage, le Guadiana et le Guadalquivir) ont régulièrement conditionné les populations animales, et notamment de lapins, limitant les migrations selon l'axe nord-sud. Les données paléontologiques disponibles sont donc en accord avec les données génétiques qui identifient un refuge dans le Sud du Portugal et/ou en Andalousie (e.g., Branco *et al.*, 2002).

En outre, les montagnes du Système ibérique dans le centre et de la Sierra Nevada au sud, ont aussi été un frein à une circulation est-ouest. Nous distinguons également durant certaines périodes une scission nord-sud matérialisée par l'Èbre. Cette barrière écologique est également bien connue pour avoir limité les dispersions des faunes et des groupes humains durant le Pléistocène (Kahlke,



**Figure 187 :** Synthèse des dynamiques des populations de léporidés au Pléistocène en Europe occidentale. Les cercles verts représentent les zones refuges identifiées ; les flèches rouges représentent les voies de migration préférentielles lors des phases d'amélioration climatique.

1999 ; Zilhaõ, 2000 ; García et Arsuaga, 2003 ; O'Regan, 2008), tout comme la chaîne pyrénéenne au nord. Si les lièvres peuvent facilement franchir les barrières montagneuses (cf. Chapitre 3), elles sont plus généralement un frein à la diffusion du lapin. L'absence (ou presque) de données fossiles pour cette espèce à l'ouest de la Garonne, contrairement au lièvre, nous incite à considérer une voie unique de circulation du lapin entre la France et l'Ibérie (*i.e.*, Catalogne).

Le Nord du Bassin aquitain a également joué un rôle de refuge glaciaire pendant certaines phases (*e.g.*, stade isotopique 6 et 3). Cette région est étroitement cloisonnée avec la Garonne à l'Ouest et le Massif Central à l'Est. Au Nord, plutôt que la Loire, c'est la limite nord du permafrost (Andrieux *et al.*, 2016) qui a dû limiter sa propagation, l'empêchant d'y installer ses terriers. Dans le Sud-Est de la France, le lapin semble avoir prospéré sur une étroite bande entre le delta du Rhône, la vallée du Rhône et le Sud des Alpes. Cela ne l'a pas empêché d'étendre sa répartition vers l'Italie bien qu'il ait été conditionné dans la péninsule par la plaine du Pô au nord et la chaîne des Apennins au centre, favorisant un couloir de diffusion plutôt à l'ouest de la péninsule avant d'atteindre le Sud et la Sicile.

Les occurrences fossiles de lièvre variable à l'ouest de la Garonne montrent que les différents cours d'eau et/ou la chaîne pyrénéenne n'ont pas été des barrières infranchissables pour l'espèce qui a pu atteindre le Nord de la péninsule, en particulier en l'absence de concurrents territoriaux directs. Si le climat n'a pas trop influé la répartition pléistocène de *L. timidus* en Europe occidentale, il a néanmoins conditionné celle des autres espèces de lièvre. Ainsi, pendant les périodes glaciaires, *L. granatensis* s'est replié dans le Centre et le Sud de la péninsule Ibérique, *L. corsicanus* dans le Sud de l'Italie et enfin *L. europaeus* dans plusieurs zones de l'Eurasie (Balkans, Caucase, partie sud de l'Asie Centrale). Nous constatons d'ailleurs une concordance entre la distribution en période glaciaire de *L. timidus*, globalement cohérente avec l'écosystème de la steppe à mammoth, et les zones refuges du lièvre d'Europe se situant au sud de ce biome (Kahlke, 1999, 2014 ; Bocherens, 2015).

Les changements climatiques et les modifications de l'environnement qui y sont associées peuvent également être responsables de ces changements de la répartition géographique des différentes espèces de léporidés pléistocènes.



## IV. Données paléoenvironnementales

Les variations de la taille des léporidés au cours du Pléistocène apportent de nouveaux indices d'ordre paléoclimatique à l'échelle locale, qui nous aideront, avec l'appui d'autres proxies (e.g., associations fauniques, palynologie, datations), à comprendre les changements environnementaux qui ont rythmé les migrations, les adaptations et l'évolution biologique des individus. C'est notamment lors d'événements climatiques critiques (e.g., pics de froid), que se situe une augmentation significative du taux de spéciation, mettant en avant un lien étroit entre les changements écologiques et évolutifs (Gómez Cano *et al.*, 2013).

### 1. Les Léporidés du Pléistocène inférieur

L'un des premiers changements dans les communautés de petits mammifères en Europe occidentale s'est déroulé vers 3,2 Ma et correspond à une augmentation de l'aridité (Agustí *et al.*, 2001). C'est potentiellement à cet instant que les deux lignées d'*Oryctolagus* (*O. laynensis* versus *O. lacosti*) vont apparaître de part et d'autre de la chaîne pyrénéenne. Le début du Pléistocène inférieur (i.e., 2,58 Ma) est ensuite caractérisé par une grande phase de stabilité climatique, favorisant la dispersion de nombreux mammifères dans le Sud de l'Europe (Agustí et Oms, 2001). Cette phase sera propice à la dispersion d'*O. lacosti*, lequel atteint même l'Italie Centrale. Un nouveau changement, marqué par la baisse générale des températures et l'augmentation de l'aridité autour de 1,9-1,7 Ma (Agustí *et al.*, 2009), va encore bouleverser les dynamiques évolutives avec les apparitions respectives d'*O. giberti* et d'*O. valdarnensis* dans les péninsules Ibérique et Italique. Ainsi, les grandes variations climatiques du début du Quaternaire vont fortement impacter l'évolution du genre.

Lors de la seconde moitié du Pléistocène inférieur, les *Oryctolagus* du Sud-Est de l'Espagne possèdent une plus petite taille que ceux du Sud-Est de la France, ce qui indique que la taille des populations de cette période est influencée par les mêmes variations climatiques (cf. latitude), au même titre que les populations actuelles. Néanmoins, les individus de la Sima del Elefante (De Marfà, 2009), localisés à une latitude plus basse, sont plus grands que les lapins du Bois-de-Riquet, gisement proche chronologiquement (Bourguignon *et al.*, 2016).

Cette observation peut être mise en parallèle avec ce qui est observé entre les populations de Navarre et de Camargue (cf. Chapitre 3, Callou, 2003) où l'influence des paramètres climatiques locaux a eu un impact primordial sur la taille corporelle.

Dans le cas de la grotte du Vallonnet, datée à 1,2 Ma (Michel *et al.*, 2017), les lapins sont de plus grande taille corporelle qu'au Bois-de-Riquet, ce qui conforte cette hypothèse. Entre ces trois gisements chronologiquement proches (Sima del Elefante, Bois-de-Riquet, grotte du Vallonnet), les associations de micromammifères divergent quelque peu et traduisent un climat globalement tempéré à la Sima del Elefante (Cuenca-Bescós et Rofes, 2004 ; Rodríguez *et al.*, 2011 ; Bennàsar *et al.*, 2016), alors qu'un climat plus frais et sec est enregistré au Vallonnet (Bailon *et al.*, 2003 ; Moullée, 2012). À la même période, le Sud-Est de l'Espagne est marqué par une augmentation de la température et des précipitations (Agustí *et al.*, 2009). Ainsi, bien que ces gisements soient datés autour de 1,2 Ma, ils ne sont certainement pas strictement synchrones entre eux. En effet, la seconde moitié du Pléistocène inférieur (i.e., entre 1,80 et 0,78 Ma) montre plusieurs alternances climatiques (Agustí *et al.*, 2010), pouvant impacter différemment la taille corporelle des populations de lapins. Enfin, des localités aux latitudes relativement proches peuvent également présenter des climats assez différents (Peel *et al.*, 2007). Actuellement, la Sima del Elefante se trouve sous un climat océanique, tandis que le Vallonnet et le gisement du Bois-de-Riquet sont régis par un climat méditerranéen : le premier aux pieds des Alpes, avec influence montagnarde, alors que le second a plus tendance à subir les influences océaniques en bordure du Bassin aquitain. Ces données suggèrent que les microclimats locaux des gisements de Bois-de-Riquet ou de la Cueva Victoria étaient globalement plus favorables qu'à la grotte du Vallonnet ou encore à la Sima del Elefante.

Dans la péninsule Italique, l'impact de ces conditions paraît différent. En effet, nous avons constaté que les lapins de Pirro Nord et de Valdarno, pourtant situés à des latitudes plus basses et caractérisés par des environnements plutôt tempérés et secs (Pavia *et al.*, 2012 ; Combourieu-Nebout *et al.*, 2015), sont de relative grande taille comparés aux individus du Sud-Est de l'Espagne et du Sud-Est de la France. Ainsi, même si la taille corporelle augmente progressivement avec la latitude, un impact différent sur la taille des lapins est constaté entre l'Est de l'Espagne et la France d'un côté et la

péninsule Italique de l'autre. La variation de taille corporelle entre les deux péninsules pourrait en outre s'expliquer par le fait que ces lapins appartiennent à deux groupes phylétiques distincts.

La transition entre le Pléistocène inférieur et moyen est marquée par un important refroidissement global, entraînant de profondes mutations en particulier des biomes de l'hémisphère nord (e.g., Head et Gibbard, 2005 ; Joannin, 2008). Ce refroidissement va conduire à la fragmentation des paysages et à l'isolement de diverses espèces animales « d'origine villafranchienne » dans quelques zones plus favorables (e.g., Bennet *et al.*, 1991 ; Bonifay et Brugal, 1996). Les différentes régions de l'Europe subissent alors de profonds renouvellements fauniques (e.g., Magri et Palombo, 2013). Chez les léporidés, cela correspond à l'extinction des *Oryctolagus* en Italie (lignée *O. lacosti* - *O. valdarnensis*) et à l'apparition des lapins et des lièvres de type moderne.

### 2. Les Léporidés du Pléistocène moyen

Les différences de taille corporelle observées au Pléistocène moyen entre les individus du Sud-Est de l'Espagne, des Pyrénées-Orientales et du Sud-Est de la France plaident pour une augmentation de la taille corrélée avec l'augmentation latitudinale, comme nous l'avons déjà observé sur les populations du Pléistocène inférieur et actuelles (cf. *supra*). Dans un second temps, nos observations confirment l'existence de conditions plus rudes au stade isotopique 16 qu'au stade isotopique 14, ce qui est conforme aux données paléoclimatiques (Lisiecki et Raymo, 2005 ; Hao *et al.*, 2012) et aux associations fauniques (e.g., Chaline, 1972 ; Montuire et Desclaux, 1997 ; Coumont, 2006). À l'instar de ce qui est observé entre les gisements du Bois-de-Riquet et du Vallonnet, les lapins du stade isotopique 16 situés géographiquement plus à l'est, dans le Piémont alpin (e.g., grotte de Valdemino), sont plus grands que les populations méditerranéennes situées plus à l'ouest (e.g., grotte de l'Escale), traduisant des influences locales différentes (Figure 188).

Contrairement au Sud de la France où les grandes variations de taille corporelle coïncident avec les fluctuations climatiques, la taille des populations du Sud-Est de l'Espagne ne semble pas varier significativement tout au long du Pléistocène moyen. L'impact climatique sur la taille corporelle des léporidés a donc été plus prononcé aux plus hautes latitudes

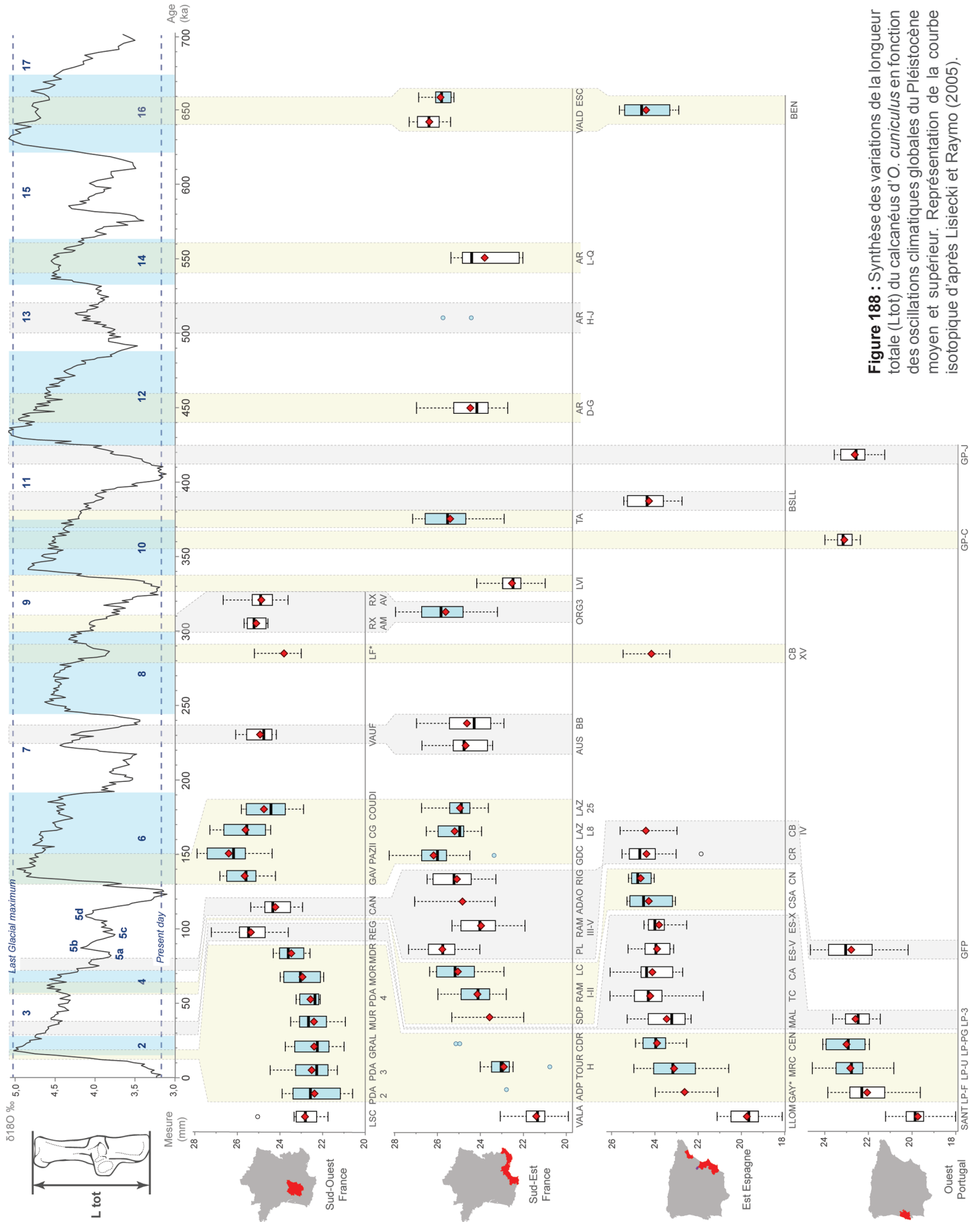
(e.g., Sud de la France). Cet impact différentiel entre le Nord et le Sud de l'Europe occidentale s'explique par le fait que, malgré l'augmentation de l'aridité dans la partie ouest du Paléarctique, la péninsule Ibérique a connu des changements de biotopes bien moins abrupts et spectaculaires que ceux de l'Europe centrale et du Nord (Kahlke *et al.*, 2011). Cela est due à la combinaison entre le climat méditerranéen d'une part (*i.e.*, chauds et secs) et le climat atlantique (*i.e.*, tempéré et humide) aux contrastes saisonniers moins marqués d'autre part (Desprat *et al.*, 2017).

Au stade isotopique 10, la grande taille corporelle des individus de Terra Amata permet d'envisager un climat plutôt froid, à l'image de ce que l'on observe à la toute fin du stade isotopique 9 à Orgnac III et à l'Igue des Rameaux. Ce climat rigoureux indiqué par nos résultats est plutôt en accord avec les données fauniques de ces sites (Chaline, 1972 ; Bailon *et al.*, 2011 ; Jeannet et Mein, 2016). À l'Igue des Rameaux, nos données sur la taille corporelle des lapins coïncident avec les données paléoenvironnementales et paléontologiques, indiquant un climat légèrement plus clément lors du dépôt (Uzunidis, 2017). Ces résultats, ainsi que les associations fauniques, témoignent globalement de conditions climatiques plus rigoureuses aux Rameaux qu'à la grotte de Lunel-Viel I (Jeannet, 1976 ; Boudadi-Maligne, 2010 ; Uzunidis, 2017).

Selon Acevedo *et al.* (2012a), l'expansion territoriale du lièvre ibérique serait davantage en relation avec la végétation et la topographie plutôt qu'avec le climat, notamment grâce au développement de la garrigue méditerranéenne. Or, la sortie de nouvelles populations de léporidés (lapin et lièvre ibérique) hors de la péninsule Ibérique au début du stade isotopique 9 coïncide plutôt bien avec la phase la plus chaude de cet interglaciaire et une diminution de la forêt dans la partie nord-ouest de la péninsule (Tzedakis *et al.*, 2004 ; Desprat *et al.*, 2007). Nous pensons que c'est l'impact de ces deux paramètres (climat et végétation) qui a favorisé la diffusion des léporidés hors d'Espagne à cette période. En outre, cela pourrait également être en lien avec une baisse de la démographie du lièvre variable dans le Sud de la France (Smith *et al.*, 2017).

Le stade isotopique 9 est suivi d'un nouveau grand refroidissement (e.g., Lisiecki et Raymo, 2005), déjà visible à la fin de ce stade par l'augmentation de taille corporelle des populations de lapin. Il n'existe alors plus de traces du lièvre ibérique dans le registre fossile





**Figure 188** : Synthèse des variations de la longueur totale (L tot) du calcanéus d'*O. curvicolus* en fonction des oscillations climatiques globales du Pléistocène moyen et supérieur. Représentation de la courbe isotopique d'après Lisiecki et Raymo (2005).

du Sud de la France. En revanche, le lapin semble rester dans quelques zones (e.g., La Fage) bien qu'on ne connaisse pas le devenir des populations à l'est du delta du Rhône (i.e., refuge ou extinction). Au stade isotopique 7, la taille corporelle des lapins du Sud-Est de la France est plus réduite qu'au stade isotopique 9 (excepté à Lunel-Viel I), révélant sur les gisements analysés un climat légèrement plus favorable. Il n'y a par exemple aucune différence significative dans la taille corporelle des individus de la grotte Vaufrey et de l'Igue des Rameaux, ce qui pourrait indiquer des environnements ou conditions climatiques semblables. Cette hypothèse paraît acceptable au regard des datations radiométriques (Hernandez *et al.*, 2014) et de la courbe isotopique (Figure 188). Durant ce stade, le lapin se signale de nouveau à l'est du delta du Rhône : soit il est resté dans la région depuis le stade isotopique 10 (i.e., refuge) et cela révèle une lacune de données paléontologiques ; soit il avait déjà disparu et parvient à franchir de nouveau la barrière écologique induite par le Rhône pour recoloniser la région. Nos données tendent plutôt à indiquer une proximité morphologique avec les lapins du stade isotopique 9, conduisant à pencher pour la seconde hypothèse.

Le stade isotopique 6 est marqué par le retour d'un climat très rigoureux, comme en témoigne de nombreuses associations fauniques de gisements du Sud-Ouest et du Sud-Est de la France (e.g., Bordes et Prat, 1965 ; Delpech et Prat, 1995 ; Montuire et Desclaux, 1997 ; Jaubert *et al.*, 2005 ; Valensi *et al.*, 2007 ; Foury *et al.*, 2016), ainsi que l'augmentation de la taille corporelle des lapins entre le stade isotopique 7 et le stade isotopique 6. L'instauration de ce climat glaciaire va conduire à la ségrégation des populations de lapin dans deux zones distinctes qualifiées de « refuges glaciaires », déjà identifiées dans le Sud-Ouest (Delpech, 1988) comme dans le Sud-Est (Psathi, 2003 ; Valensi, 2009 ; Hanquet, 2011). La taille corporelle des lapins de Coudoulous I traduit un environnement plus favorable qu'à Pech-de-l'Azé II, Combe-Grenal ou encore Gavaudun, trois gisements chronologiquement plus récents (fin du stade isotopique 6). En outre, les individus de Coudoulous I possèdent encore des affinités morphologiques avec les populations plus anciennes du stade isotopique 6 du Sud-Est de la France (e.g., Les Cèdres et le Lazaret). Ces données plaident pour une ségrégation intervenue lors de la mise en place de la phase la plus rigoureuse du stade isotopique

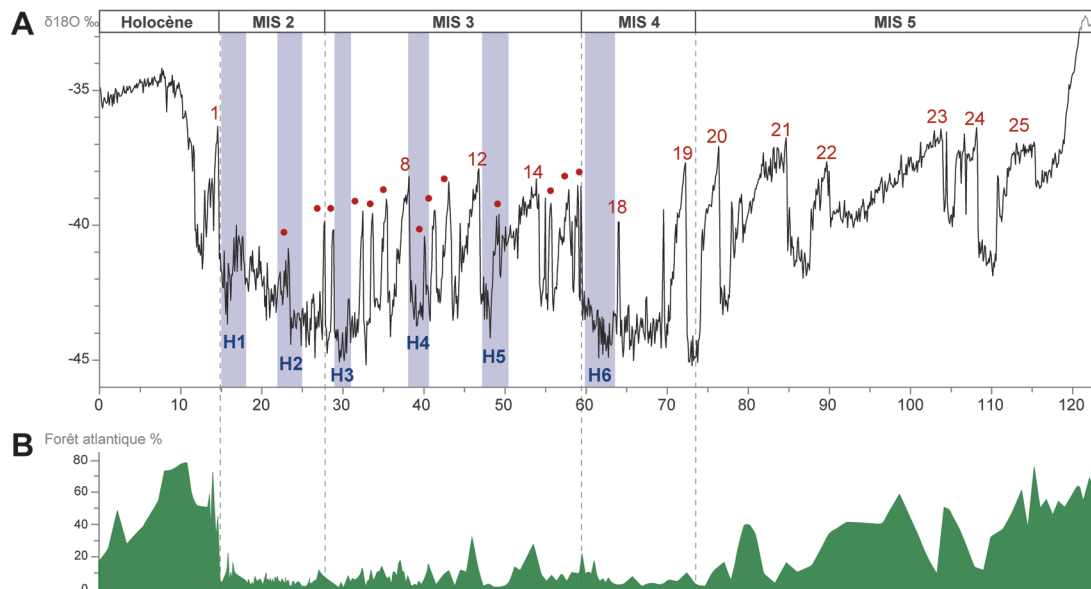
6 (vers 140-150 ka BP). Cela est en concordance avec ce qui est observé chez d'autres communautés animales à cette période (Crégut-Bonnoure, 1997 ; Desclaux *et al.*, 2000 ; Quilès et Crégut-Bonnoure, 2006).

### 3. Les Léporidés du Pléistocène supérieur

Au Pléistocène supérieur, le domaine Paléarctique occidental est rythmé par de nombreuses fluctuations climatiques millénaires (Figure 189A), composées d'une part par des cycles de Dansgaard-Oeschger (DO) et d'autre part par des événements d'Heinrich (H). Les cycles DO se caractérisent par un réchauffement rapide suivi d'un refroidissement progressif, tandis que les événements d'Heinrich sont des épisodes de refroidissement brutaux causés par des débâcles d'icebergs dans l'Atlantique Nord (Dansgaard *et al.*, 1984 ; Heinrich, 1988).

#### **a. Du dernier interglaciaire au début du dernier glaciaire (130-57 ka BP)**

Après l'épisode glaciaire du stade isotopique 6 et l'isolement des populations dans différentes zones, le début du Pléistocène supérieur débute par une longue phase d'amélioration climatique. Cette phase se caractérise principalement par la mise en place d'un important couvert forestier atlantique (Figure 189B ; Sánchez Goñi *et al.*, 2008), qui va permettre aux léporidés de recoloniser l'ensemble des territoires occidentaux depuis ces refuges. Ce phénomène est particulièrement perceptible au travers des affinités biologiques entre les individus du Portugal et ceux du Sud-Est de l'Espagne, indiquant une connexion est-ouest, mais se développant également dans le Sud de la France. Toutefois, il n'existe aucune continuité biologique entre les populations du stade isotopique 6 situées à l'est du delta du Rhône (i.e., Les Cèdres, le Lazaret) et celles du stade isotopique 5 dans la même région (i.e., Rigabe, Pié Lombard). Selon nous, il existerait plutôt une filiation entre les populations à l'est du Rhône au stade isotopique 5 et celles provenant de l'ouest, ce qui indiquerait une recolonisation du Sud de la France par des individus provenant du Sud-Ouest ou du Nord de la Catalogne, puis un passage à travers le Rhône. En revanche, nous ne savons pas si les populations du stade isotopique 6 des Alpes-Maritimes finissent par disparaître à la fin du Pléistocène moyen ou si elles persistent jusqu'au début du Pléistocène supérieur.



**Figure 189 :** Variabilité climatique rapide et évolution de la forêt atlantique (en %) au Pléistocène supérieur. A : Les cycles de Dansgaard-Oeschger (DO ; chiffres ou points rouges notés au-dessus de la courbe) et les événements d'Heinrich (notés de H1 à H6 en-dessous de la courbe) sont représentés (modifié d'après Wolff *et al.*, 2010). B : Représentation de la courbe de pourcentage de pollen de la forêt tempérée atlantique d'après Sánchez Goñi *et al.* (2008).

Les variations de taille corporelle chez les différentes populations du stade isotopique 5 mettent en évidence des variations climatiques corrélables aux différentes données paléoenvironnementales. Par exemple, les individus de la grotte des Ramandils ont évolué dans un environnement plus favorable que dans les autres sites du Sud de la France (*i.e.*, Pié Lombard, Rigabe, Adaouste) ou à la Cova del Rinoceront en Catalogne. Ce dernier site étant daté vers 87 ka BP, les lapins des Ramandils pourraient être associés au cycle DO 22, voire 21 (Bannes et Dorigny, 2005 ; Daura *et al.*, 2015). À l'abri des Canalettes, le petit gabarit des individus suggère des conditions environnementales relativement tempérées, comme semblent l'indiquer les assemblages fauniques et anthracologiques (Vernet, 1993 ; Meignen et Brugal, 2001). Toutefois, à l'abri Pié Lombard, chronologiquement proche des Canalettes, les lapins possèdent significativement une plus grande taille corporelle. L'environnement de l'abri Pié Lombard à cette époque est pourtant dit typiquement méditerranéen, en dépit de quelques évidences de refroidissement (Texier *et al.*, 2011). Comme les auteurs le signalent, malgré sa proximité avec le littoral, le gisement est aussi très proche de chaînons montagneux. Ainsi, les différences de taille corporelle entre les individus de l'Est et de l'Ouest à la fin du stade isotopique 5 reflètent des influences environnementales locales distinctes : comme nous l'avons déjà perçu pour des périodes antérieures comme au Bois-de-Riquet *versus* à la grotte du Vallonet, ou à la grotte de l'Escale *versus* à la grotte de Vademino (cf. *supra*).

À partir du stade isotopique 4, le climat devient particulièrement rigoureux, ce qui va permettre l'expansion vers le sud-ouest des biomes de type steppe et/ou tundra. L'instauration de ces nouveaux écosystèmes en Europe occidentale va entraîner d'importantes modifications dans la distribution des communautés animales et végétales. Les taxons caractéristiques d'environnements tempérés du Sud-Ouest de la France (*e.g.*, cerf, chevreuil, sanglier, campagnol roussâtre, écureuil roux, mulot sylvestre notamment), se retirent progressivement pour laisser leur place aux faunes adaptées au froid (Kahlke, 1999 ; Vila *et al.*, 2010 ; Kahlke, 2014 ; Discamps et Royer, 2017). Dans certain cas, ces espèces boréales (*e.g.*, renne, bœuf musqué, campagnol des neiges) pénètrent en péninsule Ibérique (Álvarez-Lao et García, 2010, 2011 ; Laplana *et al.*, 2016). Concernant les léporidés, cette période est particulièrement propice au bon développement des populations de lièvre variable dans le Sud de l'Europe. En revanche, cette détérioration climatique va impacter la démographie des lapins qui n'occupent plus que les régions péninsulaires, ainsi que le Sud-Est de la France et le Piémont pyrénéen. Cela coïncide entre autre avec la mise en place de la forêt boréale en lieu et place de la forêt atlantique (Sánchez Goñi *et al.*, 2008).

Nos résultats indiquent un climat rigoureux dans le gisement de l'abri de la Combette au début du stade isotopique 4, ce qui est conforme aux données paléoclimatiques (López-Sáez *et al.*, 1998 ; Texier *et al.*, 2003). Peu après, la taille corporelle des lapins

diminue, phénomène manifeste sur les séries des grottes de Salpêtre de Pompignan et d'Arma delle Manie. Cette diminution est en relation avec un court évènement d'amélioration climatique correspondant au cycle DO 18, daté d'environ 64 ka BP (Sánchez Gofí *et al.*, 2008), et coïncide bien avec les études paléoclimatiques de ces deux sites (Farbos-Textier *et al.*, 1984 ; Abbassi, 1999). Dans le Sud-Est de la péninsule Ibérique, les gisements de la Cova Negra et de la Cueva de San Antón livrent des individus relativement de grande taille par rapport à leur position géographique. Cela reflète des conditions plutôt froides et sèches à la fin de cette période, ce qui est en accord avec les associations fauniques de ces gisements (Sarrion, 1983 ; Guillem, 2000), et plus généralement en lien avec l'évènement H6 (Genty *et al.*, 2003) et la mise en place d'une végétation de type steppique (Sánchez Gofí *et al.*, 2008).

### **b. Les grands changements écologiques du stade isotopique 3 (57-29 ka BP)**

À la suite de cet évènement climatique très rigoureux, le stade isotopique 3 est interprété comme une période froide ponctuée par de courtes et régulières périodes plus clémentes, bien que d'une manière générale les conditions soient moins froides et arides que celles perçues au cours du stade isotopique 4 (Burjachs et Julià, 1994). La succession d'évènements d'amélioration et de détérioration climatique du stade isotopique 3 a très certainement affecté les communautés fauniques (Discamps et Royer, 2017). Toutefois, ces évènements sont plus difficilement perceptibles à partir des données des différentes populations de léporidés. Concernant le lièvre variable, il est bien présent pendant cette période et contemporain notamment d'épisodes rigoureux comme à l'aven Coudoulous II ou à la grotte de Regourdou, durant l'évènement H4 (Brugal *et al.*, 1998 ; Pelletier *et al.*, 2015b), ou à Jaurens, pendant l'évènement H3 (Guérin *et al.*, 1979). Les lapins sont principalement présents et abondants dans la péninsule Ibérique. Le fait que nous n'ayons observé aucune différence significative dans la taille corporelle des individus d'El Salt entre la couche X, daté vers 52 ka BP, et la couche V, daté vers 44 ka BP (Galván *et al.*, 2014), révèle des conditions environnementales similaires (Figure 189 A). La première population d'El Salt s'est développée avant le pic froid de l'évènement H5, et la seconde entre cet évènement et le pic chaud du cycle de DO 11. Nous n'observons pas non plus de différences

significatives entre ces deux populations d'El Salt et celle de la Cueva Antón datée vers 39ka BP (Zilhão *et al.*, 2016). Ainsi, cette datation absolue et nos données coïncident parfaitement avec la fin de l'évènement H4 et le début du cycle de DO 8. En revanche, la population des terrasses de la Riera dels Canyars est placée chronologiquement en plein évènement H4 (Daura *et al.*, 2013). Nos données sont alors également compatibles avec cet épisode particulièrement rigoureux affectant l'environnement local (Rivals *et al.*, 2017).

Lors de ce même évènement, nous pensons que la vallée de l'Ebre a joué un rôle de barrière écologique pour les populations de lapins qui se sont réfugiées au sud jusqu'à la fin du stade isotopique 2, empêchant les flux génétiques selon l'axe nord-sud avec les populations du Sud de la France. Plusieurs travaux signalent l'existence d'une telle barrière, lors de l'évènement H4, pour la grande faune herbivore (e.g., Kahlke, 1999 ; O'Regan, 2008) et qui aurait également été efficace pour la dispersion des sociétés humaines. Elle aurait notamment freiné l'expansion des Aurignaciens (*Homo sapiens*) vers le sud de la péninsule Ibérique et pourrait avoir permis aux Néandertaliens de survivre plus longtemps dans ces régions (Zilhão, 2000 ; d'Ericco et Sánchez Gofí, 2003 ; Banks *et al.*, 2008 ; Finlayson *et al.*, 2008 ; Zilhão *et al.*, 2017 ; Villaverde *et al.*, sous presse). Les mouvements et échanges vers le sud (et le nord) des communautés fauniques et des groupes humains se sont alors effectués après l'évènement H4.

Cette hypothèse de barrière écologique est corroborée par les données génétiques obtenues sur des lapins actuels, mais également sur les fossiles de gisements datés de la période azilienne (i.e., 11,8 ka BP ; Hardy *et al.*, 1995). Nos résultats montrent que les lapins postglaciaires sont la preuve d'une diffusion ancienne originaire de la péninsule Ibérique, datant probablement du Pléistocène moyen, suivie d'un isolement entre les populations françaises et espagnoles avant le Tardiglaciaire, probablement au début du dernier épisode glaciaire (stade isotopique 4).

À la fin du stade isotopique 3, les individus de la Cueva de les Malladetes, datée d'environ 29 ka BP (Fortea et Jordá, 1976), indiquent une amélioration climatique compatible avec le cycle de DO 4. Le lapin aurait donc principalement évolué dans les régions les plus méridionales lors du stade isotopique 3, même s'il effectue un bref retour dans le Sud-Ouest de la



France (e.g., Regourdou), très certainement depuis le nord de la Catalogne, à la faveur de la période de réchauffement du cycle de DO 8 (Pelletier *et al.*, 2017). Ce réchauffement, à la suite de l'évènement H4, a entraîné une réponse différente de la végétation comparée aux autres phases de réchauffement brusques du stade isotopique 3 (Sánchez Goñi *et al.*, 2008 ; Van Meerbeeck *et al.*, 2011), ce qui pourrait expliquer la remontée de l'espèce à ce moment et pas avant.

D'après ces datations et nos données morphométriques, les lapins du Sud-Ouest de la France se sont retrouvés complètement isolés des autres populations occidentales retranchées en Ibérie et ont probablement pu s'y maintenir jusqu'à la fin du stade isotopique 3. Durant cet intervalle de temps (*i.e.*, entre DO 8 et H3), le climat s'est progressivement dégradé et de profondes modifications écologiques ont bouleversés les communautés animales du Sud de la France (Delpech, 1988 ; Discamps, 2011 ; Royer *et al.*, 2016). Par exemple, le renne va remplacer et dominer une communauté de grands herbivores composée par les bovidés et le cheval, entraînant de fait, un déséquilibre chez les grands prédateurs : les hyènes disparaissent de la région (Discamps *et al.*, 2011), ce qui profite au contraire aux loups (Boudadi-Maligne, 2012). La disparition du lapin dans la région va également avoir des conséquences écologiques importantes sur l'un de ses principaux prédateurs : le lynx pardelle (*Lynx pardinus*). Ce dernier, dont plus de 90 % de l'alimentation est basée sur le lapin (Delibes *et al.*, 2000), était très présent dans le Sud de la France au Pléistocène (e.g., Kurtén et Granqvist, 1987 ; Sommer et Benecke, 2006) mais va à ce moment là se retrancher dans la péninsule Ibérique où il vit toujours (Ferrer et Negro, 2004 ; Ferreras *et al.*, 2010).

### **c. Le Tardiglaciaire : une période charnière pour les léporidés actuels**

Au Tardiglaciaire, le climat va essentiellement dicter la distribution des léporidés européens. Les conditions environnementales deviennent de plus en plus rigoureuses, comme en témoigne l'augmentation de la taille corporelle des lièvres variables du Sud de la France au cours du stade isotopique 2 (cf. Figure 158). Ce taxon atteint alors son maximum d'extension populationnelle et territoriale, tandis que *L. granatensis*, *L. corsicanus* et *L. europaeus* sont circonscrits respectivement dans les péninsules Ibérique, Italique et Balkanique (cf. Figure 185C). Au maximum glaciaire (LGM), le lapin n'est donc plus

présent que dans la péninsule Ibérique et va même disparaître d'Italie : il a cependant pu se maintenir dans quelques rares zones du Sud de la France (*i.e.*, Pyrénées orientales et/ou côte méditerranéenne). Il est très présent au Centre-Ouest du Portugal et dans le Sud-Est de l'Espagne. La grande taille corporelle des individus des grottes de Picareiro et de les Cendres indique des conditions climatiques rudes du maximum glaciaire dans la péninsule.

À la fin de cette période, le climat global s'améliore progressivement en Europe, ce qui a des répercussions directes sur l'ensemble des populations de léporidés. Dans un premier temps, cela s'observe dans le Sud de la France avec la diminution de taille corporelle des lièvres variables entre 20 et 14 ka BP (cf. Figure 158). Les derniers lièvres variables du Sud-Ouest semblent enregistrés dans les niveaux aziliens de l'abri Murat et du Pont d'Ambon (datés entre 11 et 9 ka BP), tandis que dans le Sud-Est, l'aven des Planes pourrait représenter le dernier témoin le plus méridional de l'espèce autour de 13 ka BP. Dans ces contextes, le climat a certainement joué un rôle important dans ces disparitions locales plutôt que la compétition interspécifique, puisque le lièvre d'Europe va mettre quelques millénaires supplémentaires avant d'atteindre ces régions.

Dans cette période (13-12 ka BP), après le réchauffement de DO 1, nous assistons au retour du lapin dans le Sud de la France, franchissant les Pyrénées, comme en témoigne sa présence dans les gisements de Tournal (Yokoyama *et al.*, 1987), de Moulin du Roc, de l'abri du Morin, de la Gare de Couze, de Pont d'Ambon, de l'abri Murat ou encore de l'Igue du Gral (voir synthèse des datations dans Costamagno *et al.*, 2016). Cet épisode de recolonisation de l'espèce est en adéquation avec les changements observés dans les communautés de grands (Delpech, 1989, 1999) et de petits mammifères (Royer, 2013), mais également avec le retour de la forêt atlantique (Figure 189B ; Sánchez Goñi *et al.*, 2008 ; González-Sampériz *et al.*, 2010). Cette « rupture écologique » signe la probable remontée en altitude et en latitude des espèces boréales et s'observe également dans les Alpes italiennes. Les associations fauniques, composées principalement de renne, renard polaire et lièvre variable, vont être remplacées par une biocénose tempérée au sein de laquelle on retrouve majoritairement des espèces comme le cerf, le sanglier ou encore le lièvre des Apennins (e.g., Bridault *et al.* 2000 ; Cattani *et al.* 2002).



Précédemment, nous avons démontré un impact différentiel des oscillations climatiques sur la taille corporelle des léporidés entre la péninsule Ibérique et les populations du Sud de la France situées à des latitudes plus élevées. Cet impact semble également avoir été d'une amplitude différente entre l'Ouest et l'Est de la péninsule Ibérique, entre les populations portugaises et celles du Sud-Est de l'Espagne, pourtant situées à des latitudes similaires (Figure 188). En effet, les individus des gisements portugais sont généralement de plus petite taille corporelle que leurs contemporains espagnols. En outre, selon Haws (*communication personnelle*), les variations de taille corporelle des lapins observées tout au long de la séquence de la grotte de Picareiro (entre 50 et 10 ka BP) ne coïncident pas avec les différentes amplitudes climatiques, indiquant une certaine fragilité du modèle établi par Davis et Moreno-García (2007) qui veut que la taille corporelle augmente proportionnellement avec la baisse de la température. Nous pensons que cela pourrait s'expliquer en partie par la proximité de ce site avec l'océan Atlantique, engendrant de fortes précipitations et une saisonnalité moins marquée durant les différentes phases climatiques (Kahlke *et al.*, 2011). Par ailleurs, la réponse des environnements terrestres aux changements climatiques globaux n'est pas si simple, ni directe, et varie selon les latitudes (Voelker, 2002 ; Sánchez Goñi *et al.*, 2008 ; Harrison et Sánchez Goñi, 2010). Ainsi, bien que l'ensemble des populations de léporidés soient régi par les mêmes facteurs (*i.e.*, latitude, refroidissement et réchauffement climatique global), force est de constater de nouveau l'importance des conditions locales qui priment sur les conditions globales. Enfin et de manière plus générale, nos résultats montrent l'existence d'une dichotomie régionale est-ouest *a minima* depuis le Pléistocène moyen en Ibérie (*e.g.*, Galeria Pesada *versus* Bassa de Sant Llorenç).

## V. Paléoécologie des léporidés : implications et conséquences

Dans ce travail, nous avons identifié différents phénomènes d'expansions territoriales, d'extinctions locales ou d'isolements géographiques dans des zones refuges, en lien direct avec les variations climatiques. L'identification de ces phénomènes est importante, à la fois au niveau de la dynamique évolutive, mais aussi en raison des fortes répercussions sur les écosystèmes, dont l'Homme fait partie intégrante.

## 1. Climat ou compétition interspécifique : implications évolutives chez les léporidés

Contrairement au Pléistocène inférieur et moyen, les séquences du Pléistocène supérieur, notamment du Tardiglaciaire, sont plus courtes temporellement et offrent un meilleur contrôle chronologique grâce aux datations absolues plus précises. Par conséquent, les sites peuvent être plus facilement corrélés sur de grandes distances, ce qui permet une étude synchronique des variations de l'écologie et de l'éthologie des léporidés sur une large échelle géographique. Il faut alors rappeler que les oscillations climatiques conditionnent très largement les mouvements et déplacements des populations tout au long du Pléistocène. Les conditions de froid extrême conduisent souvent à des extinctions locales des taxons et, régulièrement, on constate de nouveaux épisodes de dispersion provenant du Nord-Est de l'Espagne. Le dernier remonte à la fin du dernier maximum glaciaire, lors du réchauffement global du début de l'Holocène.

La fonte et le retrait des glaces ainsi que l'expansion des populations *via* divers corridors, ont permis la colonisation postglaciaire de grandes régions de l'Europe, modifiant profondément les aires de répartition des différentes espèces de léporidés. Les études génétiques chez le lièvre montrent l'existence de différentes zones de contacts et d'hybridation durant le Pléistocène entre *L. europaeus* et *L. timidus* : au nord des Balkans, en Suisse, en Scandinavie et en Russie (Thulin *et al.*, 2006a, 2006b ; Koutsogiannouli *et al.*, 2012 ; Amoutzias *et al.*, 2016). Cela confirme d'une part, l'existence de ces différents refuges, mais également le mouvement dans le temps et l'espace de ces zones de contact interspécifiques. Toutefois, la question de savoir quel(s) phénomène(s) est/sont responsable(s) de ces répartitions passées et actuelles reste encore vivement débattue. Deux principales thèses s'opposent : le climat serait le facteur prépondérant de ces fluctuations territoriales (*e.g.*, Donard, 1982 ; Waltari et Cook, 2005 ; Hamill *et al.*, 2006 ; Acevedo *et al.*, 2015), ou bien l'influence majeure serait plutôt d'ordre écologique, avec notamment l'importance de la compétition interspécifique (*e.g.*, López-Martínez, 1980 ; Thulin, 2003 ; Pelletier *et al.*, 2015b ; Veitschegger *et al.*, 2015 ; Smith *et al.*, 2017).

L'ensemble de nos données, ainsi que la synthèse des données issues de la bibliographie, nous incitent à soutenir prioritairement la seconde

hypothèse. En effet, nous constatons que le lièvre variable est toujours présent dans les environnements pléistocènes tempérés du Sud de la France (e.g., Baume Bonne, Aubais, Moula-Guercy, Les Canalettes, Igue des Rameaux), bien qu'il y ait des variations dans sa répartition (cf. *supra*). Les données paléontologiques sont soutenues par les données moléculaires qui indiquent une densité de populations élevée et largement connectées au cours du Pléistocène, y compris durant les interglaciaires (Smith *et al.*, 2017). En outre, ces résultats indiquent que *L. timidus* a montré une forte résilience tout au long des changements climatiques pléistocènes, probablement en raison de sa capacité à occuper des habitats allant de la steppe tempérée aux paysages alpins. Leur démographie est étroitement liée aux fluctuations paléoclimatiques avec une croissance lors des phases de refroidissement et des déclinés lors des réchauffements. Au contraire, la démographie des lièvres péninsulaires augmente et, dans certains cas, ils ont même pu progresser vers le nord (cf. stade isotopique 9). Cependant, bien que l'aire de répartition ait considérablement varié, il n'y a pas de diminution apparente de la variabilité génétique après la dernière transition glaciaire-interglaciaire. Cela est probablement dû à la grande capacité de dispersion (*i.e.*, forte adaptabilité) de l'espèce qui lui a permis de suivre les changements des habitats et de conserver un flux génétique constant sur le long terme entre les régions (Smith *et al.*, 2017). Ce constat va à l'encontre d'hypothèses certifiant une très forte dépendance de *L. timidus* à la température et donc au changement des environnements (Acevedo *et al.*, 2012b ; Acevedo *et al.*, 2015)

En fait, l'instauration d'un climat rigoureux à la transition Pléistocène inférieur/moyen a conduit à la fragmentation des premières populations de lièvres dans différentes régions, conduisant à leur différenciation. Par exemple, le lièvre variable, né d'un ancêtre commun avec les lièvres du Pléistocène inférieur, s'est adapté à la propagation de la steppe en Europe de l'Ouest. Chaque espèce de lièvre a ainsi développé une sensibilité particulière à son biotope respectif, sans pour autant être restrictive. En effet, ces espèces, majoritairement péninsulaires, sont restées cloisonnées dans leur habitat mais principalement à cause de la démographie élevée du lièvre variable en Eurasie. Le lièvre d'Europe est quant à lui plus sensible aux variations climatiques et environnementales (e.g., Bouche *et al.*, 2017), ce qui a freiné sa colonisation vers des territoires situés à l'ouest.

Aujourd'hui, les populations de lièvre variable sont de plus en plus contraintes et se déplacent aux plus hautes latitudes (e.g., Suède, Finlande) et altitudes (e.g., Alpes suisses) sous l'impulsion et les introductions successives du lièvre d'Europe dans ces régions (Thulin, 2003 ; Levänen *et al.*, 2018). D'ici 2070, ce dernier pourrait même avoir complètement remplacé *L. timidus* en Irlande (Caravaggi *et al.*, 2017).

Même si la distribution actuelle des espèces de lièvre en Europe s'est principalement mise en place à l'Holocène, nous ne pouvons pas totalement exclure le rôle du climat dans leur répartition pléistocène. De plus, il est hautement probable que d'autres paramètres que la compétition interspécifique et le climat aient pu jouer un rôle dans la paléobiogéographie des *Lepus* (e.g., prédation, dynamique des populations, alimentation, activités anthropiques).

Le lapin, quant à lui, a plutôt réussi à se maintenir et se développer malgré les importantes oscillations climatiques et les modifications des écosystèmes. Sa répartition et le fractionnement des populations semblent avoir été plus dépendants de la végétation que des changements climatiques globaux. La présence continue du permafrost dans les régions les plus septentrionales durant le Pléistocène a également pu limiter sa propagation à des latitudes plus élevées. Ainsi, si la compétition a fortement impacté et conditionné l'évolution du genre *Lepus* depuis le Pléistocène inférieur, elle reste plus limitée pour le genre *Oryctolagus*.

## 2. Disponibilité des léporidés dans les environnements : quelles implications socio-économiques pour les groupes humains paléolithiques ?

Les déplacements et migrations des populations et espèces de léporidés dans le temps et l'espace ont eu un impact significatif dans les répartitions géographiques, passées et présentes, de certains de leurs prédateurs, comme le lynx pardelle ou l'aigle ibérique (Ferrer et Negro, 2004). Mais ces changements paléobiogéographiques ont-ils eu un réel impact sur les communautés humaines du Paléolithique, notamment concernant les ressources alimentaires ou utilitaires? Pour la première fois, nous proposons donc ici de croiser nos résultats et conclusions paléontologiques avec les preuves archéologiques de consommation de léporidés au Paléolithique.

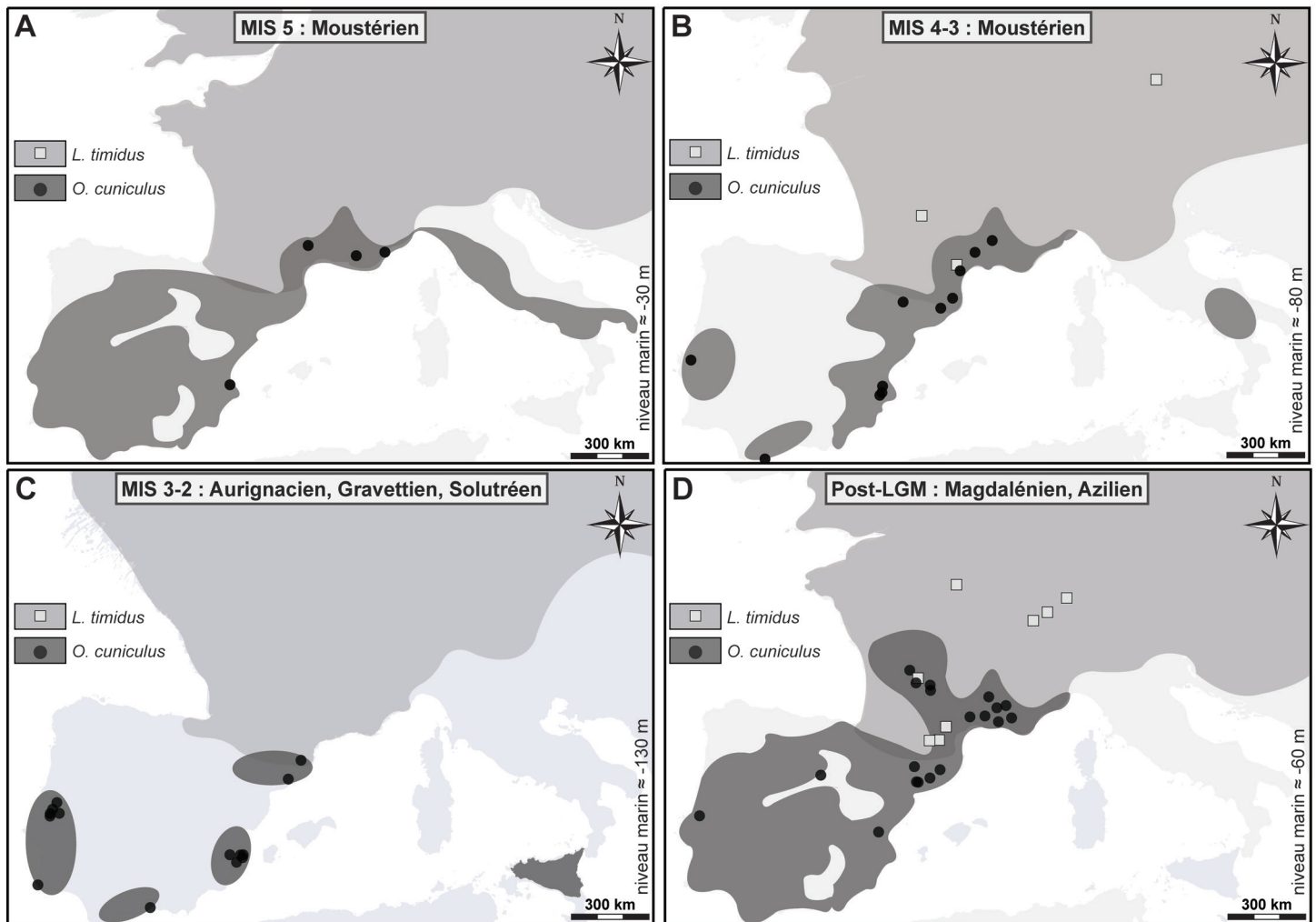
Les premières traces d'activités anthropiques sur des ossements de léporidés en Europe (visée alimentaire ou utilitaire) sont avérées dès le milieu du Pléistocène moyen, autour de 400-350 ka BP, sur les gisements de la Caune de l'Arago (Desclaux, 1992), à Terra Amata, à l'aven d'Ornac III (El Guennouni, 2001) ou encore à la Cova del Bolomor (Sanchis et Fernández Peris, 2008 ; Blasco et Fernández Peris, 2012). Or, la question de savoir si la chasse et/ou le piégeage ainsi que la consommation de léporidés par les chasseurs-cueilleurs paléolithiques étaient réguliers ou occasionnels fait toujours débat. En effet, de nombreux travaux plaident pour une consommation fréquente qu'à partir de la fin du Paléolithique supérieur par les Hommes anatomiquement modernes (Stiner, 1994 ; Villaverde *et al.*, 1996 ; Stiner *et al.*, 1999, 2000 ; Aura *et al.*, 2002 ; Hockett et Haws, 2002 ; Cochard et Brugal, 2004 ; Pérez Ripoll, 2004 ; Lloveras *et al.*, 2011a ; Fa *et al.*, 2013). Selon Stiner *et al.* (1999), l'augmentation significative des léporidés dans l'alimentation à la fin du Paléolithique supérieur est mise en relation avec l'accroissement démographique des groupes humains. L'augmentation progressive de la densité de ces restes dans les différents techno-complexes du Paléolithique supérieur attesterait en outre de profondes modifications culturelles dans l'organisation socio-économique des groupes humains, en lien avec la gestion du territoire et des ressources (Cochard et Brugal, 2004). L'idée d'une consommation régulière plus précoce, notamment par les Néandertaliens, est critiquée par ceux qui affirment que ces derniers avaient une capacité cognitive moindre et/ou une technologie insuffisamment adaptée pour chasser ou capturer régulièrement le petit gibier, contrairement aux Hommes modernes (*e.g.*, Stiner *et al.*, 1999 ; Fa *et al.*, 2013). Toutefois, force est de constater que les groupes néandertaliens consommaient déjà fréquemment ces petits gibiers (Gerber, 1973 ; Defleur *et al.*, 1994 ; Sanchis et Fernández Peris, 2008 ; Blasco et Fernández Peris, 2012, Cochard *et al.*, 2012).

Nous avons vu que le lapin était bien implanté en Europe occidentale au début du Pléistocène supérieur (stade isotopique 5), notamment en lien avec un environnement tempéré et l'instauration d'un large couvert forestier. Pendant cette période, les Néandertaliens qui occupent ces territoires vont exploiter et consommer ce taxon (Figure 190A), comme en témoignent les ossements de léporidés présentant des stries de découpes à l'abri des Canalettes (Cochard *et al.*, 2012), à la grotte de

l'Adaouste (Defleur *et al.*, 1994), à l'abri Pié Lombard (*inédit*) ou encore dans le niveau IV de la Cova del Bolomor (Blasco et Fernández Peris, 2012). Lors de l'important refroidissement marquant le début du stade isotopique 4, le lapin se retranche dans les régions plus méridionales (Figure 190B), mais reste néanmoins recherché par les groupes moustériens, notamment à l'abri du Maras (Hardy *et al.*, 2013 ; Daujeard *et al.*, 2017) et aux grottes des Ramandils et de Salpêtre de Pompignan (Morin, *communication personnelle*). Le lièvre variable est bien présent dans l'environnement et semble également avoir été exploité dans le Sud-Ouest de la France, comme à Combe-Grenal (*observation personnelle*) ou à la grotte de la Cruzade (Gerber, 1973).

Malgré un bref retour dans le Sud-Ouest de la France au stade isotopique 3 (*cf. supra*), le lapin ne semble plus présent que dans la péninsule Ibérique à cette période. Il est consommé de manière sporadique ou régulière par les Néandertaliens (Figure 190B), comme en témoignent les restes retrouvés dans les sites d'El Salt (Pérez *et al.*, 2015), de la Cova Beneito, de la Cova Negra (Sanchis et Fernández Peris, 2008), de la Cova de les Teixoneres (Rufà *et al.*, 2014), de Gabasa 1 (Blasco, 1997), de l'Arbreda (Lloveras *et al.*, 2010), de la Gruta Nova da Columbeira (Carvalho, *communication personnelle*) ou encore des grottes de Gorham et de Vanguard à Gibraltar (Brown *et al.*, 2011).

Au cours du stade isotopique 3, vers 45 ka BP, l'Europe est marquée par une véritable révolution culturelle (*e.g.*, Mellars, 1996 ; Bar-Yosef, 1998, 2002) et les traditions culturelles du Paléolithique moyen cèdent leur place aux innovations techniques et symboliques du Paléolithique supérieur (*e.g.*, McBrearty et Brooks, 2000 ; d'Errico, 2003 ; Henshilwood et Marean, 2003 ; Zilhão, 2011). Cette transition coïncide avec un bouleversement biologique majeur qui voit les Néandertaliens progressivement disparaître au profit des Hommes anatomiquement modernes (*e.g.*, Trinkaus, 1986, 2007 ; Stringer et Andrews, 1988 ; Stringer, 2002). Malgré ce changement culturel et biologique, le lapin continue d'être exploité depuis le début du Paléolithique supérieur par les groupes aurignaciens d'Hommes modernes (entre 40 et 30 ka BP) essentiellement dans la péninsule Ibérique (Figure 190C), comme par exemple aux terrasses de la Riera dels Canyars (Rosado-Méndez *et al.*, 2015), de l'Arbreda (Lloveras *et al.*, 2016), de la Cova de les Malladetes, de la Cova Beneito ou de la Cova



**Figure 190 :** Gisements attestant d'une activité anthropique sur des restes de léporidés et biogéographie des lapins (gris foncé) et des lièvres variables (gris clair). Consommation par l'Homme de Néandertal au stade isotopique 5 (A) et à la fin du Paléolithique moyen (B) ; Consommation par l'Homme moderne au début (C) et à la fin (B) du Paléolithique supérieur. Les cercles noirs représentent les sites avec des restes de lapins (*O. cuniculus*), les carrés gris symbolisent les sites avec des restes de lièvres variables (*L. timidus*). Estimation du niveau marin d'après Spratt et Lisiecki (2016).

Foradada (Sanchis *et al.*, 2016). En revanche dans le Sud de la France, aucune preuve de consommation de lapin n'est relevée. Nos données paléontologiques apportent donc une explication à ce sujet car nous avons remarqué l'absence de l'espèce dans la région à cette période et ce jusqu'à la fin du Tardiglaciaire.

Comme nous l'avons proposé *supra*, lors du passage au stade isotopique 2, les conditions climatiques très rigoureuses conditionnent la présence du lapin uniquement dans deux zones refuges principales, situées respectivement sur la côte Ouest du Portugal et dans le Sud-Est de l'Espagne. De nouveaux techno-complexes se succèdent en Europe : Gravettien, Solutrén, Badegoulien, Magdalénien. Les différents groupes humains ibériques semblent toujours activement s'intéresser à ce petit gibier dans les zones où ce dernier est présent (Figure 190C), comme en témoignent les nombreuses occurrences gravetto-

solutréennes dans le Sud-Est de la Cova de les Cendres, la Cova Beneito, la Cova Foradada, la Cova del Comte, la Cova de la Barriada (Sanchis *et al.*, 2016) ou encore la Cova Nerja (Aura *et al.*, 2012), comme dans le Sud-Ouest du Portugal à la Gruta do Caldeirão (Lloveras *et al.*, 2011a), à Anecrial (Brugal, 2006), à Vale Boi (Manne *et al.*, 2012), à Lagar Velho, à Buraca Escura ou encore à Picareiro (Hockett et Haws, 2009). Il s'agit d'une ressource importante pour les groupes humains et son exploitation est même parfois très intense, avec des milliers d'individus capturés et consommés.

Bien que le lapin ne soit plus présent dans le Sud de la France à cette période, ainsi que dans les régions plus septentrionales, ces territoires sont en revanche occupés par le lièvre variable. Cette espèce est par ailleurs souvent exploitée par les groupes magdaléniens à la grotte Gazel (Fontana, 2003), aux Eglises, à La Vache, à la grotte de Belvis, à la



Madeleine (Fontana, 2004), au Bois-Ragot (Cochard, 2005), en Suisse (e.g., Hauterive-Champréveyres ; Morel et Müller, 1997) ou en Grande-Bretagne (e.g., grotte de Robin Hood, Pine Hole, Church Hole, grotte de Gough ; Charles et Jacobi, 1994).

La fin du Tardiglaciaire est marquée par l'amélioration climatique qui désigne la dernière phase du Pléistocène, précédant l'Holocène. Cette période de transition est également marquée par le passage des dernières cultures magdaléniennes vers le Mésolithique (e.g., Azilien ; Barbaza *in* Clottes, 2010). En revanche, ces groupes humains culturellement différents conservent leurs habitudes alimentaires. On observe toujours un nombre important de gisements en Espagne indiquant une consommation continue du lapin (Figure 190D), comme par exemple dans les gisements de la fin du Magdanélien et/ou du Mésolithique de la Peña de Estebanvela (Yravedra *et al.*, 2018), la Cueva de los Murciélagos (Sarrion *et al.*, 2008), de Santa Maira (Aura *et al.*, 2002), de Molí del Salt, Balma del Gai, Abric Agut, Font Voltada, Cova del Parco (voir Rufà *et al.*, 2017). C'est à ce moment-là que l'espèce signe son retour dans le Sud de la France qui coïncide avec le retour de la consommation du lapin dans le Sud-Ouest de la France (Figure 190D). Ces gisements sont des témoins d'occupation(s) de groupes humains de la fin du Magdalénien et/ou de l'Azilien, comme à la Faurélie II (Cochard, 2004a), l'abri Murat (Mallye et Pelletier, *en préparation*), Pont d'Ambon, Moulin du Roc (Jones, 2006) ou encore Pégourié (Séronie-Vivien, 1994). Une étude spécifique a démontré l'augmentation considérable, lors de ce passage au Mésolithique, de la présence du lapin dans la diète des groupes humains du Sud-Est de la France (Rillardon et Brugal, 2014), ce qui coïncide également avec le retour de l'espèce dans la région.

Les événements climatiques qui ponctuent le Paléolithique moyen et supérieur induisent des variations importantes dans les densités de population de léporidés, impactant de fait leur distribution. Le lapin a toujours fait l'objet d'une acquisition, que cela soit par les Néandertaliens ou les Hommes modernes, dans la mesure de sa présence dans les milieux exploités par les préhistoriques. Ainsi, les Hommes modernes n'ont pas spécialement adapté leurs orientations cynégétiques ou leurs stratégies de chasse en se tournant vers les petits gibiers, en particulier à la fin du Paléolithique supérieur, pour des raisons socio-économiques ou démographiques ;

mais plus simplement parce que l'espèce était absente dans le Sud de la France entre 30 et 13 ka BP. En Ibérie en revanche, il semble avoir été consommé sans discontinuité par tous les groupes humains présents sur ces territoires. Enfin, le lièvre variable a été exploité dans d'autres régions de l'Europe où le lapin ne se trouvait pas. Toutefois, les modalités d'acquisition des lièvres sont certainement très différentes des lapins au vu de leur particularité éco-éthologiques, avec une densité et dispersion plus grande dans les milieux. Cette différence biologique explique en majeure partie la relative « surexploitation » et consommation du lapin *versus* du lièvre au Paléolithique supérieur, le premier étant plus facile à acquérir et en plus grand nombre (e.g., capture dans une garenne).

Selon nous, l'élargissement de la diète à la fin du Paléolithique supérieur, soulignée par de nombreux auteurs et comprenant en autres l'intégration des léporidés, n'est pas le reflet unique de changements cognitifs, culturels ou économiques, mais coïncide davantage avec les changements paléobiogéographiques de ces espèces.

## VI. Conclusion générale et perspectives

À l'issue de ce travail, les résultats obtenus, tant sur la phylogénie que sur les apports biochronologiques et bioclimatiques des léporidés, mettent en exergue le grand potentiel de ces différentes espèces pour les recherches futures. De nombreuses questions subsistent et nous soulignerons ici la nécessité de poursuivre les investigations paléontologiques et paléoécologiques afin d'appuyer et d'affiner nos hypothèses.

Grâce à une meilleure calibration des données chronologiques relatives aux changements climatiques et une documentation plus riche des associations fauniques, l'étude des gisements livrant des léporidés au Pléistocène supérieur nous a permis de montrer que les changements environnementaux locaux et les interactions interspécifiques pouvaient être considérés comme des moteurs majeurs dans la répartition et l'évolution biologique des espèces. Concernant le Pléistocène inférieur et le Pléistocène moyen, nous aurions besoin d'intégrer davantage de collections qui permettrait, à terme, de mieux expliquer l'apparition précise des différents taxons dans le temps et l'espace, en relation avec les paramètres en étant à l'origine.



Nos études morphométriques ont permis la modification de la phylogénie actuelle des léporidés. Pour le genre *Oryctolagus*, la simplification du schéma évolutif que nous avons proposé – impliquant notamment les formes *lacosti*, *valdarnensis* et *burgi* – nous conduit à envisager une réévaluation des collections italiennes où ces formes ont été décrites. Dans un premier temps, cela permettra de valider nos interprétations sur la valeur spécifique d'*O. valdarnensis*, de son lien avec *O. lacosti*, ainsi que de statuer sur la validité d'*O. burgi*. En outre, cela permettra de mieux identifier les paramètres qui ont affecté les mécanismes évolutifs et adaptatifs dans la péninsule Italique, en comparaison avec ce que nous avons identifié dans la péninsule Ibérique. Malgré le nombre important d'individus et d'unités stratigraphiques étudiés, notre travail témoigne de la difficulté à reconnaître des espèces fossiles distinctes, tant leur variabilité morphologique est importante. La poursuite des recherches, notamment sur les formes *giberti* et *cuniculus*, permettra d'affiner nos connaissances sur les liens phylétiques qui les unissent.

L'origine de la présence du lapin en Afrique du Nord devra également faire l'objet d'investigations spécifiques. Bien qu'un lien phylogénétique entre les lapins du Maroc et ceux du Sud-Ouest de la péninsule Ibérique existe, il est à l'heure actuelle encore impossible d'identifier si leur arrivée dans le Nord de l'Afrique s'est déroulée de manière naturelle ou si elle a été opérée par l'Homme. Le peu de restes de lapins marocains et leurs contextes taphonomiques souvent complexes, nous conduisent à considérer avec prudence l'origine pléistocène de ce matériel. Ainsi, nous ne possédons pas les moyens de répondre à ces questions et il sera donc nécessaire d'amorcer des études morphométriques et génétiques sur des individus actuels et fossiles de ces régions afin de connaître leur origine.

Pour ce qui est du genre *Lepus*, sa très large aire de répartition en Eurasie et la faible densité de restes retrouvés sur les gisements, sont un frein à une étude plus précise de ce genre. La caractérisation morphologique des premiers représentants en Europe doit absolument être revue. Cela doit également être étendu à l'étude de représentants actuels afin de confirmer si les paramètres qui régissent les changements biologiques chez les lapins s'exercent de la même manière sur les lièvres.

D'autres travaux complémentaires restent également à réaliser afin d'affiner potentiellement

les modèles évolutifs proposés, comme par exemple coupler les résultats morphométriques avec des études génétiques ainsi qu'avec des analyses biogéochimiques. Aussi, des analyses en biologie évolutive du développement pourraient s'avérer nécessaires afin de comprendre les moteurs dans l'évolution des caractères morphologiques dentaires. Nous avons notamment vu que durant le Pléistocène, la p3 a évolué progressivement avec une diminution et une quasi-disparition du paraflexide sur le bord lingual de la dent. Ainsi, cela nous permettra d'appréhender les relations phylétiques des lignées en lien avec les modifications morphologiques des individus et les variations de leur environnement.

Les facultés d'adaptation des léporidés, combinées à leur taux de reproduction relativement élevé, en font l'une des familles de mammifères qui s'est le plus vite répandue en Europe occidentale au cours du Pléistocène. Contrairement à la grande faune (e.g., Magri et Palombo, 2013), l'ensemble des espèces actuelles de léporidés semble avoir eu une persistance relativement longue depuis leurs apparitions au début du Pléistocène moyen. Toutefois, leurs histoires évolutives et les différenciations taxinomiques (espèces, sous-espèces) respectives n'en restent pas moins complexes au regard des nombreux événements de dispersions sur le continent Eurasiatique, dus aux changements environnementaux (i.e., climat, couvert végétal) et aux exclusions compétitives, auxquels s'ajoutent les particularités géomorphologiques du paysage périméditerranéen (i.e., hydrographie, topographie, péninsules).

Au cours du Paléolithique, les léporidés méditerranéens sont devenus une ressource alimentaire et utilitaire très importante au sein de l'économie des groupes humains. Grâce à la paléontologie, nous dévoilons de nouvelles indications quant à l'intérêt et aux stratégies d'acquisition supposées différentes entre les Néandertaliens et les Hommes modernes. En Europe occidentale, les léporidés ont continuellement fait partie du régime alimentaire des sociétés préhistoriques, depuis le Paléolithique moyen, dans la mesure de leur présence dans l'environnement. Leur augmentation significative dans la diète des groupes humains à la fin du Paléolithique supérieur ne semble alors pas s'expliquer par des changements cognitifs, culturels ou économiques, mais coïncide davantage avec les variations biogéographiques de ces espèces.

Les écosystèmes actuels caractérisant les espèces sauvages ne représentent pas nécessairement l'ensemble des niches écologiques et les comportements des léporidés pléistocènes. À partir de l'Holocène, l'Homme a en effet eu un impact considérable sur les paysages, influant d'une part sur la fragmentation des populations et causant d'autre part d'importants bouleversements écologiques suite à des introductions d'espèces concurrentes initialement absentes du milieu (*e.g.*, introduction du lièvre d'Europe dans les environnements du lièvre variable). Nos résultats paléontologiques, paléobiogéographiques et paléoécologiques permettent d'enrichir nos connaissances sur les capacités d'adaptations des léporidés, face aux changements environnementaux, mais permettent également d'évaluer l'évolution de leurs interactions avec les Hommes.



---

# **Bibliographie**

---





- Abassi, M.**, 1999. *Les Rongeurs du Sud-est de la France et de Ligurie : Implications systématiques, biostratigraphiques et paléoenvironnementales*. Thèse de doctorat, Muséum national d'histoire naturelle, Paris.
- Acevedo, P., Melo-Ferreira, J., Real, R., Alves, P.C.**, 2012a. Past, Present and Future Distributions of an Iberian Endemic, *Lepus granatensis*: Ecological and Evolutionary Clues from Species Distribution Models. *PLoS One* 7, e51529.
- Acevedo, P., Jiménez-Valverde, A., Melo-Ferreira, J., Real, R., Alves, P.C.**, 2012b. Parapatric species and the implications for climate change studies: a case study on hares in Europe. *Global Change Biology* 18, 1509-1519.
- Acevedo, P., Melo-Ferreira, J., Real, R., Alves, P.C.**, 2014. Evidence for niche similarities in the allopatric sister species *Lepus castroviejo* and *Lepus corsicanus*. *Journal of Biogeography* 41, 977-986.
- Acevedo, P., Melo-Ferreira, J., Farello, L., Beltran-Beck, B., Real, R., Campos, R., Alves, P.C.**, 2015. Range dynamics driven by Quaternary climate oscillations explain the distribution of introgressed mtDNA of *Lepus timidus* origin in hares from the Iberian Peninsula. *Journal of Biogeography* 42, 1727-1735.
- Adams, D.C., Otárola-Castillo, E.**, 2013. Geomorph: an R package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data. *Methods in Ecology and Evolution* 4, 393-399.
- Agrawal, A.A.**, 2001. Phenotypic Plasticity in the Interactions and Evolution of Species. *Science* 294, 321-326.
- Aguirre, E., Vangengeim, E.A., Morales, J., Sotnikova, M.V., Zazhigin, V.S.**, 1996. Plio-Pleistocene mammal faunas: an overview. In: Couvring, J.A.V. (Ed.), *The Pleistocene Boundary and the Beginning of the Quaternary*. Cambridge University Press, pp. 114-128.
- Agustí, J., Oms, O.**, 2001. On the age of the last hipparionine faunas in western Europe. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series IIA - Earth and Planetary Science* 332, 291-297.
- Agustí, J., Oms, O., Remacha, E.**, 2001. Long Plio-Pleistocene Terrestrial Record of Climate Change and Mammal Turnover in Southern Spain. *Quaternary Research* 56, 411-418.
- Agustí, J., Blain, H.-A., Cuenca-Bescós, G., Bailon, S.**, 2009. Climate forcing of first hominid dispersal in Western Europe. *Journal of Human Evolution* 57, 815-821.
- Agustí, J., Blain, H.-A., Furió, M., De Marfá, R., Santos-Cubedo, A.**, 2010. The early Pleistocene small vertebrate succession from the Orce region (Guadix-Baza Basin, SE Spain) and its bearing on the first human occupation of Europe. *Quaternary International* 223-224, 162-169.
- Alcalde, G., Escalera, J.E., Vila, A.**, 1981. Algunas precisiones sobre l'estratigrafia de la Cova de l'Arbreda (Serinyà - Girona). *Revista de Girona* 96, 189-193.
- Ali, J.R., Huber, M.**, 2010. Mammalian biodiversity on Madagascar controlled by ocean currents. *Nature* 463, 653-656.
- Altuna, J.**, 1970. Hallazgo de una liebre artica (*Lepus timidus*) en el yacimiento prehistorico de Urtiga (Guipuzcoa). *Munibe* 22, 165-168.
- Altuna, J.**, 1972. *Fauna de mamíferos de los yacimientos prehistóricos de Guipúzcoa, con catálogo de los mamíferos cuaternarios del Cantábrico y del Pirineo occidental*. Thèse de doctorat, Université Saint-Sébastien.
- Altuna, J.**, 1990. La caza de herbívoros durante el Paleolítico y Mesolítico del País Vasco. *Munibe* 42, 229-240.
- Álvarez, M.C., Kaufmann, C.A., Massigoge, A., Gutiérrez, M.A., Rafuse, D.J., Scheifler, N.A., González, M.E.**, 2012. Bone modification and destruction patterns of leporid carcasses by Geoffroy's cat (*Leopardus geoffroyi*): An experimental study. *Quaternary International* 278, 71-80.
- Álvarez-Lao, D.J., García, N.**, 2010. Chronological distribution of Pleistocene cold-adapted large mammal faunas in the Iberian Peninsula. *Quaternary International* 212, 120-128.
- Álvarez-Lao, D.J., García, N.**, 2011. Geographical distribution of Pleistocene cold-adapted large mammal faunas in the Iberian Peninsula. *Quaternary International* 233, 159-170.
- Alves, P.C., Melo-Ferreira, J.**, 2007. Are *Lepus corsicanus* and *L. castroviejo* conspecific? Evidence from the analysis of nuclear markers. In: de Filippo, G., de Riso, L., Riga, F., Trocchi, V., Troisi, S.R. (Eds.), *Conservazione Di Lepus Corsicanus Stato Delle Conoscenze*. IGF Publication, Napoli, pp. 45-52.

- Alves, P.C., Ferrand, N., Suchentrunk, F., Harris, D.J.**, 2003. Ancient introgression of *Lepus timidus* mtDNA into *L. granatensis* and *L. europaeus* in the Iberian Peninsula. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 27, 70-80.
- Alves, P., Melo-Ferreira, J., Branco, M., Suchentrunk, F., Ferrand, N., Harris, D.**, 2008a. Evidence for genetic similarity of two allopatric European hares (*Lepus corsicanus* and *L. castroviejoii*) inferred from nuclear DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 46, 1191-1197.
- Alves, P.C., Melo-Ferreira, J., Freitas, H., Boursot, P.**, 2008b. The ubiquitous mountain hare mitochondria: multiple introgressive hybridization in hares, genus *Lepus*. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363, 2831-2839.
- Amoutzias, G.D., Giannoulis, T., Moutou, K.A., Psarra, A.-M.G., Stamatis, C., Tsiourlianos, A., Mamuris, Z.**, 2016. SNP Identification through Transcriptome Analysis of the European Brown Hare (*Lepus europaeus*): Cellular Energetics and Mother's Curse. *PLoS One* 11, e0159939.
- Andrews, P., Stringer, C.B.**, 1999. The palaeoecology of the faunas from Westbury Cave. In: Andrews, P., Cook, J., Currant, A., Stringer, C.B. (Eds.), *Westbury Cave: The Natural History Museum Excavations, 1976-1984*. Western Academic and Specialist Press Limited, Bristol, pp. 195-210.
- Andrieux, E., Bertran, P., Saito, K.**, 2016. Spatial analysis of the French Pleistocene permafrost by a GIS database. *Permafrost and Periglacial Processes* 27, 17-30.
- Angelici, F.M., Luiselli, L.**, 2001. Distribution and status of the critically endangered Apennine hare *Lepus corsicanus* de Winton 1898, in continental Italy and Sicily. *Oryx* 35, 245-249.
- Angelici, F.M., Randi, E., Riga, F., Trocchi, V.**, 2008. *Lepus corsicanus*. *The IUCN Red List of Threatened Species*, e.T41305A10436746.
- Angelone, C.**, 2013. Fossil Lagomorpha from Pirro Nord (Apulia, southern Italy). *Palaeontographica Abteilung A* 298, 95-105.
- Angelone, C., Rook, L.**, 2012. Late Neogene and Quaternary lagomorphs from Tuscany: a revision based on specimens in Basel Naturhistorisches Museum and Florence University collections. *Swiss Journal of Palaeontology* 131, 127-145.
- Angerbjörn, A., Flux, J.E.C.**, 1995. *Lepus timidus*. *Mammalian Species* 495, 1-11.
- Angermann, R.**, 1966. Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Lepus* (Lagomorpha, Leporidae). I. Abgrenzung der Gattung *Lepus*. *Mitteilungen aus dem Zoologische Museum in Berlin* 42, 127-144.
- Angermann, R.**, 1983. The taxonomy of Old World *Lepus*. *Acta zoologica Fennica* 174, 17-21.
- Argenti, P., Kotsakis, T.**, 2009. The fossil remains of Soricidae and Leporidae (Mammalia) in the Lower Pleistocene of Pietrafitta (Perugia, Central Italy). *Bollettino della Società Paleontologica Italiana* 48, 59-62.
- Armstrong, A.**, 2016. Eagles, owls, and coyotes (oh my!): Taphonomic analysis of rabbits and guinea pigs fed to captive raptors and coyotes. *Journal of Archaeological Science: Reports* 5, 135-155.
- Ashton, K.G., Tracy, M.C., Queiroz, A. de**, 2000. Is Bergmann's Rule Valid for Mammals? *The American Naturalist* 156, 390-415.
- Ashton, N., Lewis, S., Stringer, C.**, 2010. *The Ancient Human Occupation of Britain*. Elsevier Science, Amsterdam.
- Aubert, G.**, 2007. *Typologie et dynamique des stations dans le département du Var*. Office National des Forêts, Agence Départementale du Pradet.
- Aura, J.E., Jordá, J.F., Pérez Ripoll, M., Badal, E., Avezuela, B., Morales, J.V., Tiffagom, M., Wood, R., Marlasca, R.**, 2012. El corredor costero meridional: los cazadores gravetienses de la cueva de Nerja (Málaga, España). In: Heras, C. de las, Lasheras, J.A., Arrizabalaga, Á., Rasilla, M. de la (Eds.), *Pensando el Gravetiense: nuevos datos para la región cantábrica en su contexto peninsular y pirenaico*, Monografías del Museo Nacional y Centro de Investigación de Altamira. pp. 104-113.
- Aura, J.E., Villaverde, V., Pérez Ripoll, M., Martínez Valle, R., Guillem, P.**, 2002. Big Game and Small Prey: Paleolithic and Epipaleolithic Economy from Valencia (Spain). *Journal of Archaeological Method and Theory* 9, 215-268.
- Averianov, A.O.**, 2001. Zaitseobraznye (Mammalia, Lagomorpha) pleistocena Evrazii. *Paleontologicheskii Zhurnal* 2, 84-92.
- Averianov, A.O., Tesakov, A.S.**, 1997. Evolutionary trends in Mio-Pliocene Leporinae, based on *Trischizolagus*. *Paläontologische Zeitschrift* 71, 145-153.
- Bailon, S., Desclaux, E., Echassoux, A., Lacombat,**

- F., Moullé, P.-É.**, 2003. The vertebrates of Vallonnet Cave continental level (Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes, France). A typical fauna of the second half of Lower Pleistocene in a cold period with contrasted seasons. *Meeting of the International Quaternary Association (INQUA)*, Grenade.
- Bailon, S., Desclaux, E., El Guennouni, K., Hanquet, C., Lumley, H. de, Roger, T.**, 2011. Les faunes de petits vertébrés des formations du Pléistocène moyen du site acheuléen de Terra Amata. In: Lumley, H. de (Ed.), *Terra Amata - Nice, Alpes-Maritimes, France. Tome II. Palynologie, Anthracologie, Faunes, Mollusques, Paléoenvironnements, Paléanthropologie*. CNRS Editions, Paris, pp. 295-378.
- Ballesteros, F.**, 2003. Liebre de piornal, *Lepus castroviejo* Palacios, 1976. *Galemys* 15, 3-13.
- Ballesteros, F., Benito, J.L., Gonzalez-Quiros, P.**, 1996. Status, management and conservation of broom hare (*Lepus castroviejo*) in the Cantabrian Mountains (northwest of Spain). In: Golovatch, S., Penev, L. (Eds.), *Proceedings of the International Union of Game Biologists: XXII Congress*. Pensoft, Safia, pp. 123-127.
- Banks, W.E., d'Errico, F., Peterson, A.T., Kageyama, M., Sima, A., Sánchez-Goñi, M.-F.**, 2008. Neanderthal Extinction by Competitive Exclusion. *PLoS One* 3, e3972.
- Bannes, L., Dorigny, A.**, 2005. Le gisement des Ramandils (Port-La Nouvelle, Aude). Approche paléoenvironnementale. In: Tuffreau, A. (Ed.), *Peuplements Humains et Variations Environnementales Au Quaternaire*. BAR International Series, pp. 95-104.
- Barreau, J.-B., Nicolas, T., Bruniaux, G., Petit, E., Petit, Q., Bernard, Y., Gaugne, R., Gouranton, V.**, 2014. Ceramics Fragments Digitization by Photogrammetry, Reconstructions and Applications. International Conference on Culturage Heritage, EuroMed, 2014, Nov 2014, Lemessos, Cyprus.
- Barroso, C., Bailon, S., El Guennouni, K., Desclaux, E.**, 2006. Les lagomorphes (Mammalia, Lagomorpha) du Pléistocène supérieur de la Grotte du Boquete de Zafarraya. In: Barroso, C., Lumley, H. de (Eds.), *La Grotte Du Boquete de Zafarraya (Málaga, Andalousie) - Tome II*. Consejería de Cultura de la Junta de Andalucía, Málaga, pp. 893-926.
- Bar-Yosef, O.**, 1998. On the Nature of Transitions: the Middle to Upper Palaeolithic and the Neolithic Revolution. *Cambridge Archaeological Journal* 8, 141-163.
- Bar-Yosef, O.**, 2002. The Upper Paleolithic Revolution. *Annual Review of Anthropology* 31, 363-393.
- Baryshnikov, G.F.**, 2002. Local biochronology of Middle and Late Pleistocene mammals from the Caucasus. *Russian Journal of Theriology* 1, 61-67.
- Bassarova, M., Janis, C.M., Archer, M.**, 2009. The Calcaneum—On the Heels of Marsupial Locomotion. *Journal of Mammalian Evolution* 16, 1-23.
- Beaucournu, J.-C.**, 1980. Les ectoparasites du lapin de garenne, *Oryctolagus cuniculus* : apports à son histoire. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse* Numéro Spécial, 22-35.
- Beaucournu, J.-C., Marquez, F.**, 1987. *Caenopsylla laptevi iberica* ssp. nova (Siphonaptera, Leptosyllidae) est la *Caenopsylla* inféodée au lapin de garenne dans la Péninsule Ibérique. *Revue Ibérique de Parasitologie* 47, 93-99.
- Bennàsar, M., Cáceres, I., Cuenca-Bescós, G.**, 2016. Paleoeological and microenvironmental aspects of the first European hominids inferred from the taphonomy of small mammals (Sima del Elefante, Sierra de Atapuerca, Spain). *Comptes Rendus Palevol* 15, 635-646.
- Bennett, K.D., Tzedakis, P.C., Willis, K.J.**, 1991. Quaternary Refugia of North European Trees. *Journal of Biogeography* 18, 103-115.
- Bergmann, C.**, 1847. Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse. *Göttinger Studien* 3, 595-708.
- Berto, C., Rubinato, G.**, 2013. The upper Pleistocene mammal record from Caverna degli Orsi (San Dorligo della Valle – Dolina, Trieste, Italy): A faunal complex between eastern and western Europe. *Quaternary International* 284, 7-14.
- Bertonnier-Brouty, L., Viriot, L., Charles, C.**, 2017. Ontogenetic modifications of dental shape recapitulate ancestral tooth character states in Lagomorpha. *17th International Symposium on Dental Morphology & 2nd congress of International Association for Paleodontology*, Talence.
- Biadi, F., Le Gall, A.**, 1993. *Le lapin de garenne. Vie Gestion et chasse d'un gibier authentique*. Office national de la chasse Hatier, Paris.



- Biju-Duval, C., Ennafaa, H., Dennebouy, N., Monnerot, M., Mignotte, F., Soriguer, R.C., Gaaïed, A.E., Hili, A.E., Mounolou, J.-C.**, 1991. Mitochondrial DNA evolution in lagomorphs: Origin of systematic heteroplasmy and organization of diversity in European rabbits. *Journal of Molecular Evolution* 33, 92-102.
- Blasco, M.F.**, 1997. In the Pursuit of Game: The Mousterian Cave Site of Gabasa 1 in the Spanish Pyrenees. *Journal of Anthropological Research* 53, 177-217.
- Blasco, R., Fernández Peris, J.**, 2012. A uniquely broad spectrum diet during the Middle Pleistocene at Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Quaternary International* 252, 16-31.
- Blasco, R., Rosell, J., Fernández Peris, J., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E.**, 2013. Environmental availability, behavioural diversity and diet: a zooarchaeological approach from the TD10-1 sublevel of Gran Dolina (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain) and Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Quaternary Science Reviews* 70, 124-144.
- Blondel, J.**, 1986. *Biogéographie évolutive*. Masson, Paris.
- Boag, B.**, 1992. Observations on the variation in the sex ratio of wild rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) in eastern Scotland. *Journal of Zoology* 227, 338-342.
- Bocherens, H.**, 2015. Isotopic tracking of large carnivore palaeoecology in the mammoth steppe. *Quaternary Science Reviews* 117, 42-71.
- Boev, Z.**, 2006. Early Pleistocene avifauna of Kunino (NW Bulgaria). *Historia naturalis bulgarica* 17, 125-132.
- Bonfiglio, L., Kotsakis, T.**, 1987. Les associations de vertébrés du Pléistocène de Scile : les peuplements successifs. In: Barrier, P., Di Geronimo, I., Montenat, C. (Eds.), *Le Déroit de Messine (Italie) : Évolution Tectono-Sédimentaire Récente (Plioène et Quaternaire) et Environnement Actuel*. Documents et Travaux de l'Institut Géologique Albert-de-Lapparent, Paris, pp. 263-266.
- Bonifay, E.**, 1975. L'«Ere» quaternaire : définition, limites et subdivisions sur la base de la chronologie méditerranéenne. *Bulletin de la Société Géologique de France* 17, 380-393.
- Bonifay, M.-F., Brugal, J.-P.**, 1996. Biogéographie et biostratigraphie des grandes faunes du Pléistocène inférieur et moyen en Europe du sud : apport des gisements français. *Paléo* 8, 19-29.
- Bordes, F., Prat, F.**, 1965. Observations sur les faunes du Riss et du Würm I. *L'Anthropologie* 69, 31-46.
- Bouche, M., Besnard, A., Queney, G.**, 2017. Suivi d'une population de lièvre variable (*Lepus timidus*) en hiver dans le massif des Ecrins par une méthode non invasive basée sur la génétique. *Les documents scientifiques du Parc national des Ecrins*, 1-12.
- Boudadi-Maligne, M.**, 2010. *Les canis pléistocènes du sud de la France : approche biosystématique, évolutive et biochronologique*. Thèse de doctorat, Université Bordeaux 1, Talence.
- Boudadi-Maligne, M.**, 2012. Une nouvelle sous-espèce de loup (*Canis lupus maximus* nov. subsp.) dans le Pléistocène supérieur d'Europe occidentale. *Comptes Rendus Palevol* 11, 475-484.
- Bougariane, B., Ouchaou, B., Michel, P., Aouraghe, H., Stoetzel, E., Campmas, E.**, 2013. Les lagomorphes du Pléistocène supérieur-Holocène du Maroc. *7ème Rencontre des Quaternaristes Marocains*, Agadir.
- Bourguignon, L., Crochet, J.-Y., Capdevila, R., Ivorra, J., Antoine, P.-O., Agustí, J., Barsky, D., Blain, H.-A., Boulbes, N., Bruxelles, L., Claude, J., Cochard, D., Filoux, A., Firmat, C., Lozano-Fernández, I., Magniez, P., Pelletier, M., Rios-Garaizar, J., Testu, A., Valensi, P., De Weyer, L.**, 2016. Bois-de-Riquet (Lézignan-la-Cèbe, Hérault): A late Early Pleistocene archeological occurrence in southern France. *Quaternary International* 393, 24-40.
- Boussès, P.**, 1991. *Biologie de population d'un vertébré phytophage introduit, le lapin (Oryctolagus cuniculus) dans les îles subantarctiques de Kerguelen*. Thèse de doctorat, Université de Rennes 1, Rennes.
- Boyd, I.L., Myhill, D.G.**, 1987. Seasonal changes in condition, reproduction and fecundity in the wild European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *Journal of Zoology* 212, 223-233.
- Brambell, F.W.R.**, 1944. The Reproduction of the Wild Rabbit *Oryctolagus cuniculus* (L.). *Proceedings of the Zoological Society of London* 114, 1-45.
- Branch, L.C., Villarreal, D., Fowler, G.S.**, 1993. Recruitment, Dispersal, and Group Fusion in

## Bibliographie

- a Declining Population of the Plains Vizcacha (*Lagostomus maximus*; Chinchillidae). *Journal of Mammalogy* 74, 9-20.
- Branco, M., Ferrand, N., Monnerot, M.,** 2000. Phylogeography of the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in the Iberian Peninsula inferred from RFLP analysis of the cytochrome b gene. *Heredity* 85, 307-317.
- Branco, M., Monnerot, M., Ferrand, N., Templeton, A.R.,** 2002. Postglacial dispersal of the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) on the Iberian peninsula reconstructed from nested clade and mismatch analyses of mitochondrial DNA genetic variation. *Evolution* 56, 792-803.
- Bridault, A., Chaix, L., Pion, G., Oberlin, C., Thiébault, S., Argant, J.,** 2000. Position chronologique du renne (*Rangifer tarandus* L.) à la fin du Tardiglaciaire dans les Alpes française du nord et le Jura méridional. In: Pion, Gilbert (Ed.), *Le Paléolithique récent : nouvelles données sur le peuplement et l'environnement*, Actes de la Table ronde de Chambéry. Société Préhistorique Française, pp. 47-57.
- Brown, K., Fa, D.A., Finlayson, G., Finlayson, C.,** 2011. Small Game and Marine Resource Exploitation by Neanderthals: The Evidence from Gibraltar. In: Bicho, N.F., Haws, J.A., Davis, L. (Eds.), *Trekking the Shore: Changing Coastlines and the Antiquity of Coastal Settlement*, Interdisciplinary Contributions to Archaeology. Springer, New York, pp. 247-272.
- Brugal, J.-P.,** 2006. Petit gibier et fonction de sites au Paléolithique supérieur. *Paléo* 45-68.
- Brugal, J.-P., Costamagno, S., Jaubert, J., Mourre, V.,** 1998. Les gisements paléolithiques de Coudoulous (Tour-de-France, Lot, France). In: Beltrán, A. (Ed.), *Art in the palaeolithic and Mesolithic*, XIII International Congress of Prehistoric and Protohistoric Sciences, Forlì, Italia. A.B.A.C.O., Forlì, pp. 141-145.
- Brugal, J.-P., Argant, J., Crispim, J.A., Figueiredo, S., Martín Serra, A., Palmqvist, P.,** 2012. The Complex Carnivore-rich Assemblages from Furninha (Peniche, Portugal): a Multidisciplinary Approach. *Journal of Taphonomy* 10, 417-438.
- Burjachs, F., Julià, R.,** 1994. Abrupt Climatic Changes during the Last Glaciation Based on Pollen Analysis of the Abric Romani, Catalonia, Spain. *Quaternary Research* 42, 308-315.
- Bush, A.M., Powell, M.G., Arnold, W.S., Bert, T.M., Daley, G.M.,** 2002. Time-averaging, evolution, and morphologic variation. *Paleobiology* 28, 9-25.
- Callou, C.,** 1995. Modifications de l'aire de répartition du lapin (*Oryctolagus cuniculus*) en France et en Espagne, du Pléistocène à l'époque actuelle: état de la question. *Anthropozoologica* 21, 95-114.
- Callou, C.,** 1997. *Diagnose différentielle des principaux éléments squelettiques du lapin (genre Oryctolagus) et du lièvre (genre Lepus) en Europe occidentale, Fiches d'ostéologie animale pour l'archéologie*. Centre de recherches archéologiques du Cnrs A.P.D.C.A, Valbonne Juan-les-Pins.
- Callou, C.,** 2003. *De la garenne au clapier: étude archéozoologique du lapin en Europe occidentale, Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*. Publications scientifiques du Muséum, Paris.
- Caloi, L., Palombo, M.R., Zarlenga, F.,** 1998. Late-Middle Pleistocene mammal faunas of Latium (Central Italy): Stratigraphy and environment. *Quaternary International* 47-48, 77-86.
- Campos, C.M., Tognelli, M.F., Ojeda, R.A.,** 2001. *Dolichotis patagonum*. *Mammalian Species* 652, 1-5.
- Caravaggi, A., Leach, K., Santilli, F., Rintala, J., Helle, P., Tiainen, J., Bisi, F., Martinoli, A., Montgomery, W.I., Reid, N.,** 2017. Niche overlap of mountain hare subspecies and the vulnerability of their ranges to invasion by the European hare; the (bad) luck of the Irish. *Biological Invasions* 19, 655-674.
- Carbonell, E., Bermúdez de Castro, J.M., Parés, J.M., Pérez-González, A., Cuenca-Bescós, G., Ollé, A., Mosquera, M., Huguet, R., van der Made, J., Rosas, A., Sala, R., Vallverdú, J., García, N., Granger, D.E., Martínón-Torres, M., Rodríguez, X.P., Stock, G.M., Vergès, J.M., Allué, E., Burjachs, F., Cáceres, I., Canals, A., Benito, A., Díez, C., Lozano, M., Mateos, A., Navazo, M., Rodríguez, J., Rosell, J., Arsuaga, J.L.,** 2008. The first hominin of Europe. *Nature* 452, 465-469.
- Carneiro, M., Ferrand, N., Nachman, M.W.,** 2009. Recombination and speciation: loci near centromeres are more differentiated than loci near telomeres between subspecies of the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *Genetics* 181, 593-606.
- Carotenuto, F., Tsikaridze, N., Rook, L., Lordkipanidze, D., Longo, L., Condemi, S., Raia,**



- P., 2016. Venturing out safely: The biogeography of *Homo erectus* dispersal out of Africa. *Journal of Human Evolution* 95, 1-12.
- Carrión, J.S., Finlayson, C., Fernández, S., Finlayson, G., Allué, E., López-Sáez, J.A., López-García, P., Gil-Romera, G., Bailey, G., González-Sampériz, P.**, 2008. A coastal reservoir of biodiversity for Upper Pleistocene human populations: palaeoecological investigations in Gorham's Cave (Gibraltar) in the context of the Iberian Peninsula. *Quaternary Science Reviews* 27, 2118-2135.
- Cattani, L., Guerreschi, A., Romagnoli, S.**, 2002. Les Alpes italiennes et les chasseurs paléolithiques et mésolithiques du Tardiglaciaire au début de la période Atlantique. In: Richard, H., Vignot, A. (Eds.), *Equilibres et ruptures dans les écosystèmes depuis les 20 derniers millénaires en Europe de l'Ouest*. Actes du colloque international de Besançon. Presses Univ. Franche-Comté, Besançon, pp. 137-142.
- Censky, E.J., Hodge, K., Dudley, J.**, 1998. Over-water dispersal of lizards due to hurricanes. *Nature* 395, 556.
- Čermák, S.**, 2009. The Plio-Pleistocene record of *Hypolagus* (Lagomorpha, Leporidae) from the Czech and Slovak Republics with comments on systematics and classification of the genus. *Bulletin of Geosciences* 84, 497-524.
- Čermák, S., Fladerer, F.A., Maul, L.C., Angelone, C.**, 2012. The Evolutionary History of European *Hypolagus* (Archaeolaginae, Leporidae): State of the Art. In: Hackländer, K., Thurner, C. (Eds.), *Proceedings of the 4th World Lagomorph Conference, Vienna, Austria*. Institute of Wildlife Biology and Game Management, BOKU University of Natural Resources and Life Sciences, p. 35.
- Chaline, J.**, 1972. *Les rongeurs du pléistocène moyen et supérieur de France : Systématique, Biostratigraphie, Paléoclimatologie*. Éditions du Centre national de la recherche scientifique, Paris.
- Chaline, J., Montuire, S., Erbajeva, M.A.**, 2000. Upper Pliocene Leporids (Mammalia, Lagomorpha) from Montoussé-5 (Hautes-Pyrénées, France). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 2, 93-106.
- Chapuis, J.-L., Barnaud, G.**, 1995. Restauration d'îles de l'archipel de Kerguelen par éradication du Lapin (*Oryctolagus cuniculus*): méthode d'intervention appliquée sur l'île Verte. *Revue d'écologie (Terre Vie)* 50, 377-390.
- Chapuis, J.-L., Barnaud, G., Bioret, F., Lebouvier, M., Pascal, M.**, 1995. L'éradication des espèces introduites, un préalable à la restauration des milieux insulaires. Cas des îles françaises. *Natures Sciences Sociétés* 3.
- Charles, R., Jacobi, R.M.**, 1994. The Lateglacial Fauna from the Robin Hood Cave, Creswell Crags: A Re-Assessment. *Oxford Journal of Archaeology* 13, 1-32.
- Clausen, S.**, 2013. Notion d'espèces. In: Tortosa, T. (Ed.), *Principe de Paléontologie*. Dunod, Paris, pp. 73-81.
- Clot, A.**, 1975. Les dépôts ossifères de Montoussé (Hautes-Pyrénées). *Bulletin de l'Association française pour l'étude du quaternaire* 12, 205-206.
- Clottes, J.**, 2010. *La France préhistorique, un essai d'histoire*. Gallimard, Paris.
- Clutton-Brock, T.H., Guinness, F.E., Albon, S.D.**, 1982. *Red Deer: Behavior and Ecology of Two Sexes*. University of Chicago Press, Chicago.
- Cochard, D.**, 2004a. *Les léporidés dans la subsistance paléolithique du sud de la France*. Thèse de doctorat, Université Bordeaux I, Talence.
- Cochard, D.**, 2004b. Etude taphonomique des léporidés d'une tanière de renard actuelle: apport d'un référentiel à la reconnaissance des accumulations anthropiques. *Revue de Paléobiologie* 23, 659-673.
- Cochard, D.**, 2004c. Influence de l'âge des proies sur les caractéristiques des accumulations de léporidés produites par le hibou grand-duc. In: Brugal, J.-P., Desse, J. (Eds.), *Petits animaux et Sociétés humaines. Du complément alimentaire aux ressources utilitaires*, XXIVe rencontres internationales d'archéologie et d'histoire d'Antibes. APDCA, Antibes, pp. 313-316.
- Cochard, D.**, 2005. Les lièvres variables du niveau 5 du Bois-Ragot : analyse taphonomique et apports paléo-ethnologiques. *Mémoires de la Société préhistorique française* 38, 319-337.
- Cochard, D., Brugal, J.-P.**, 2004. Importance des fonctions de sites dans les accumulations paléolithiques de léporidés. In: Brugal, J.-P., Desse, J. (Eds.), *Petits animaux et Sociétés humaines. Du complément alimentaire aux ressources utilitaires*, XXIVe rencontres internationales d'archéologie et d'histoire d'Antibes. APDCA, Antibes, pp. 217-230.
- Cochard, D., Brugal, J.-P., Morin, E., Meignen, L.**, 2012. Evidence of small fast game exploitation in

## Bibliographie

- the Middle Paleolithic of Les Canelettes, Aveyron, France. *Quaternary International* 264, 32-51.
- Collina-Girard, J.**, 2001. L'Atlantide devant le détroit de Gibraltar ? Mythe et géologie. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series IIA - Earth and Planetary Science* 333, 233-240.
- Combourieu-Nebout, N., Bertini, A., Russo-Ermolli, E., Peyron, O., Klotz, S., Montade, V., Fauquette, S., Allen, J., Fusco, F., Goring, S., Huntley, B., Joannin, S., Lebreton, V., Magri, D., Martinetto, E., Orain, R., Sadori, L.**, 2015. Climate changes in the central Mediterranean and Italian vegetation dynamics since the Pliocene. *Review of Palaeobotany and Palynology* 218, 127-147.
- Conard, N.J., Kitagawa, K., Krönneck, P., Böhme, M., Münzel, S.C.**, 2013. The Importance of Fish, Fowl and Small Mammals in the Paleolithic Diet of the Swabian Jura, Southwestern Germany. In: Clark, J.L., Speth, J.D. (Eds.), *Zooarchaeology and Modern Human Origins, Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology*. Springer, Dordrecht, pp. 173-190.
- Corbet, G.B.**, 1986. Relationships and origins of the European lagomorphs. *Mammal Review* 16, 105-110.
- Cornette, R., Herrel, A., Cosson, J.-F., Poitevin, F., Baylac, M.**, 2012. Rapid morpho-functional changes among insular populations of the greater white-toothed shrew. *Biological Journal of the Linnean Society* 107, 322-331.
- Cornette, R., Herrel, A., Stoetzel, E., Moulin, S., Hutterer, R., Denys, C., Baylac, M.**, 2015. Specific information levels in relation to fragmentation patterns of shrew mandibles: do fragments tell the same story? *Journal of Archaeological Science* 53, 323-330.
- Cosson, J.-F., Hutterer, R., Libois, R., Sarà, M., Taberlet, P., Vogel, P.**, 2005. Phylogeographical footprints of the Strait of Gibraltar and Quaternary climatic fluctuations in the western Mediterranean: a case study with the greater white-toothed shrew, *Crocivura russula* (Mammalia: Soricidae). *Molecular Ecology* 14, 1151-1162.
- Costamagno, S., Barshay-Szmidt, C., Kuntz, D., Laroulandie, V., Pétilion, J.-M., Boudadi-Maligne, M., Langlais, M., Mallye, J.-B., Chevallier, A.**, 2016. Reexamining the timing of reindeer disappearance in southwestern France in the larger context of late glacial faunal turnover. *Quaternary International* 414, 34-61.
- Coumont, M.-P.**, 2006. *Taphonomie préhistorique : mammifères fossiles en contexte naturel, les avens-pièges, apport pour l'étude des archéofaunes*. Thèse de doctorat, Université Aix Marseille 1, Université de Provence.
- Coumont, M.-P., Brugal, J.-P., Castel, J.-C., Costamagno, S., Jaubert, J., Mourre, V.**, 2013. Les avens-pièges à faible indice de fréquentations humaines : caractérisation paléoécologique, taphonomique et anthropologique. In: Jarry, M., Brugal, J.-P., Ferrier, C. (Eds.), *Modalité d'occupation et exploitation des milieux au Paléolithique dans le Sud-Ouest de la France : l'exemple du Quercy*, Actes de la session C67, XVème Congrès mondial de l'UISPP, Lisbonne. Paléo, pp. 181-196.
- Cowan, D.P.**, 1984. The use of ferrets (*Mustela furo*) in the study and management of the European wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *Journal of Zoology* 204, 570-574.
- Cowan, D.P.**, 1987a. Aspects of the Social Organisation of the European Wild Rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *Ethology* 75, 197-210.
- Cowan, D.P.**, 1987b. Group Living in the European Rabbit (*Oryctolagus cuniculus*): Mutual Benefit or Resource Localization? *Journal of Animal Ecology* 56, 779-795.
- Cowan, D.P., Garson, P.J.**, 1985. Variations in the social structure of rabbit populations: causes and demographic consequences. In: Sibly, R.M., Smith, R.H. (Eds.), *Behavioural Ecology: Ecological Consequences of Adaptive Behaviour*. The 25th Symposium of the British Ecological Society, Reading. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 537-555.
- Cowan, D.P., Bell, D.J.**, 1986. Leporid social behaviour and social organization. *Mammal Review* 16, 169-179.
- Crégut-Bonnoure, É.**, 1995. Les Lagomorphes. In: Defleur, A., Crégut-Bonnoure, É. (Eds.), *Le Gisement Paléolithique Moyen de La Grotte Des Cèdres (Le Plan-d'Aups, Var)*, Documents d'Archéologie Française. Éditions de la Maison des sciences de l'homme, Paris, pp. 143-147.
- Crégut-Bonnoure, E.**, 1997. The Saalian *Ursus thibetanus* from France and Italy. *Geobios* 30, 285-294.
- Crégut-Bonnoure, E., Argant, J., Bailon, S., Boulbes, N., Bouville, C., Buisson-Catil, J., Debard, E., Desclaux, E., Fietzke, J., Fourvel, J.-**

- B., Frèrebeau, N., Kuntz, D., Krzepkowska, J., Laudet, F., Lachenal, T., Lateur, N., Manzano, A., Marciszak, A., Margarit, X., Mourer-Chauviré, C., Oppliger, J., Roger, T., Teacher, A.G.F., Thimon, M., 2014. The karst of the Vaucluse, an exceptional record for the Last Glacial Maximum (LGM) and the Late-glacial period palaeoenvironment of southeastern France. *Quaternary International* 339-340, 41-61.
- Crégut-Bonnoure, É., Argant, J., Boulbes, N., Desclaux, E., Pelletier, M., Rivals, F., Roger, T., 2016. *Coulet des Roches (Monieux, Vaucluse)*. Rapport final, Fouille programmée 2014-2016.
- Crezzini, J., Boschini, F., Boscato, P., Wierer, U., 2014. Wild cats and cut marks: Exploitation of *Felis silvestris* in the Mesolithic of Galgenbühel/Dos de la Forca (South Tyrol, Italy). *Quaternary International* 330, 52-60.
- Cucchi, T., Vigne, J.-D., Auffray, J.-C., Croft, P., Peltenburg, E., 2002. Introduction involontaire de la souris domestique (*Mus musculus domesticus*) à Chypre dès le Néolithique précéramique ancien (fin IXe et VIIIe millénaires av. J.-C.). *Comptes Rendus Palevol* 1, 235-241.
- Cucchi, T., Hulme-Beaman, A., Yuan, J., Dobney, K., 2011. Early Neolithic pig domestication at Jiahu, Henan Province, China: clues from molar shape analyses using geometric morphometric approaches. *Journal of Archaeological Science* 38, 11-22.
- Cucchi, T., Kovács, Z.E., Berthon, R., Orth, A., Bonhomme, F., Evin, A., Siahparviev, R., Darvish, J., Bakhshaliyev, V., Marro, C., 2013. On the trail of Neolithic mice and men towards Transcaucasia: zooarchaeological clues from Nakhchivan (Azerbaijan). *Biological Journal of the Linnean Society* 108, 917-928.
- Cucchi, T., Barnett, R., Martinková, N., Renaud, S., Renvoisé, E., Evin, A., Sheridan, A., Mainland, I., Wickham-Jones, C., Tougaard, C., Quéré, J.P., Pascal, Michel, Pascal, Marine, Heckel, G., O'Higgins, P., Searle, J.B., Dobney, K.M., 2014. The changing pace of insular life: 5000 years of microevolution in the Orkney vole (*Microtus arvalis orcadensis*). *Evolution* 68, 2804-2820.
- Cucchi, T., Baylac, M., Evin, A., Bignon-Lau, O., Vigne, J.-D., 2015. Morphométrie géométrique et archéozoologie : Concepts, méthodes et applications. In: Balasse, M., Brugal, J.-P., Dauphin, Y., Geigl, E.-M., Oberlin, C., Reiche, I. (Eds.), *Messages d'os. Archéométrie Du Squelette Animal et Humain*. Archives contemporaines, Paris, pp. 197-216.
- Cucchi, T., Mohaseb, A., Peigné, S., Debue, K., Orlando, L., Mashkour, M., 2017. Detecting taxonomic and phylogenetic signals in equid cheek teeth: towards new palaeontological and archaeological proxies. *Royal Society Open Science* 4, 160997.
- Cuenca-Bescós, G., Rofes, J., 2004. Insectivoros (Mammalia), clima y paisaje de los niveles inferiores de trinchera elefante (Pleistoceno Inferior, Atapuerca). In: Baquedano, E., Rubio Jara, S. (Eds.), *Miscelánea en homenaje a Emiliano Aguirre*. Zona arqueológica 4, Museo Arqueológico Regional, Alcalá de Henares, pp. 150-156.
- d'Errico, F., 2003. The invisible frontier. A multiple species model for the origin of behavioral modernity. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* 12, 188-202.
- d'Errico, F., Sánchez Goñi, M.F., 2003. Neandertal extinction and the millennial scale climatic variability of OIS 3. *Quaternary Science Reviews* 22, 769-788.
- Daly, J.C., 1981. Effects of Social Organization and Environmental Diversity on Determining the Genetic Structure of a Population of the Wild Rabbit, *Oryctolagus cuniculus*. *Evolution* 35, 689-706.
- Dansgaard, W., Johnsen, S.J., Clausen, H.B., Dahl-Jensen, D., Gundestrup, N., Hammer, C.U., Oeschger, H., 1984. North Atlantic Climatic Oscillations Revealed by Deep Greenland Ice Cores. In: Hansen, J.E., Takahashi, T. (Eds.), *Climate Processes and Climate Sensitivity*. American Geophysical Union, pp. 288-298.
- Daujeard, C., Vettese, D., Britton, K., Béarez, P., Boulbes, N., Crégut-Bonnoure, E., Desclaux, E., Lateur, N., Pike-Tay, A., Rivals, F., Allué, E., Chacón, M.G., Puaud, S., Richard, M., Courty, M.-A., Gallotti, R., Hardy, B., Bahain, J.J., Falguères, C., Pons-Branchu, E., Valladas, H., Moncel, M.-H., 2017. Neanderthal selective hunting of reindeer? The case study of Abri du Maras (south-eastern France). *Archaeological and Anthropological Sciences*, 1-27.
- Daura, J., Sanz, M., Subirá, M.E., Quam, R., Fullola, J.M., Arsuaga, J.L., 2005. A Neandertal mandible from the Cova del Gegant (Sitges, Barcelona, Spain). *Journal of Human Evolution* 49, 56-70.



- Daura, J., Sanz, M., García, N., Allué, E., Vaquero, M., Fierro, E., Carrión, J.S., López-García, J.M., Blain, H.A., Sánchez-Marco, A., Valls, C., Albert, R.M., Fornós, J.J., Julià, R., Fullola, J.M., Zilhão, J.**, 2013. Terrasses de la Riera dels Canyars (Gavà, Barcelona): the landscape of Heinrich Stadial 4 north of the "Ebro frontier" and implications for modern human dispersal into Iberia. *Quaternary Science Reviews* 60, 26-48.
- Daura, J., Sanz, M., Julià, R., García-Fernández, D., Fornós, J.J., Vaquero, M., Allué, E., López-García, J.M., Blain, H.A., Ortiz, J.E., Torres, T., Albert, R.M., Rodríguez-Cintas, À., Sánchez-Marco, A., Cerdeño, E., Skinner, A.R., Asmeron, Y., Polyak, V.J., Garcés, M., Arnold, L.J., Demuro, M., Pike, A.W.G., Euba, I., Rodríguez, R.F., Yagüe, A.S., Villaescusa, L., Gómez, S., Rubio, A., Pedro, M., Fullola, J.M., Zilhão, J.**, 2015. Cova del Rinoceront (Castelldefels, Barcelona): a terrestrial record for the Last Interglacial period (MIS 5) in the Mediterranean coast of the Iberian Peninsula. *Quaternary Science Reviews* 114, 203-227.
- Davis, S.J.M., Moreno García, M.**, 2007. Of metapodials, measurements and music – eight years of miscellaneous zooarchaeological discoveries at the IPA, Lisbon. *O Arqueólogo Português, Série IV* 25, 9-165.
- De Marfà, R.**, 2008. *Oryctolagus giberti* n. sp. (Lagomorpha, Mammalia) du Pléistocène inférieur de Cueva Victoria (Murcie, Espagne). *Comptes Rendus Palévol* 7, 305-313.
- De Marfà, R.**, 2009. *Els lagomorfs (O. Lagomorpha ; Cl. Mammalia) del Pliocè i Pleistocè europeus*. Thèse de doctorat, Université de Barcelone, Barcelone.
- De Marfa, R., Mein, P.**, 2007. Révision d'*Oryctolagus lacosti* (Lagomorpha, Mammalia) du pliocène supérieur de Perrier (Auvergne, France). *Comptes Rendus Palévol* 6, 327-334.
- Defleur, A., Bez, J.-F., Cregut-Bonnoure, E., Desclaux, E., Onoratini, G., Radulescu, C., Thinon, M., Vilette, P.**, 1994. Le niveau moustérien de la grotte de l'Adaouste (Jouques, Bouches-du-Rhône): approche culturelle et paléoenvironnements. *Bulletin du Musée d'anthropologie préhistorique de Monaco* 37, 11-48.
- Delibes, M., Hiraldo, F.**, 1981. The rabbit as a prey in the Iberian Mediterranean ecosystem. In: Myers, K., MacInnes, C.D. (Eds.), *Proceedings of the World Lagomorph Conference*. University of Guelph, Guelph, pp. 614-622.
- Delibes, M., Rodríguez, A., Ferreras, P.**, 2000. *Action Plan for the Conservation of the Iberian Lynx in Europe (Lynx Pardinus)*. Nature and environment. Council of Europe.
- Delibes-Mateos, M., Delibes, M., Ferreras, P., Villafuerte, R.**, 2008. Key role of European rabbits in the conservation of the Western Mediterranean basin hotspot. *Conservation Biology* 22, 1106-1117.
- Delpech, F.**, 1988. Les réponses des ongulés du Pléistocène supérieur aux changements climatiques en Aquitaine (Sud-Ouest de la France) : Quelques exemples. *Géobios* 21, 495-503.
- Delpech, F.**, 1989. L'environnement animal des Magdaléniens. In: Rigaud, J.-P., Otte, M. (Eds.), *Le Magdalénien en Europe: "la structuration du Magdalénien"*, Actes du Colloque de Mayence 1987. ERAUL, Liège, pp. 5-30.
- Delpech, F.**, 1999. Biomasse d'Ongulés au Paléolithique et inférences sur la démographie. *Paléo* 11, 19-42.
- Delpech, F., Le Gall, O.**, 1983. La faune magdalénienne de la grotte des Eglises (Ussat, Ariège). *Bulletin de la Société Préhistorique de l'Ariège* 38, 91-118.
- Delpech, F., Prat, F.**, 1995. Nouvelles observations sur les faunes acheuléennes de Combe-Grenal (Domme, Dordogne). *Paléo* 7, 123-137.
- Desclaux, E.**, 1992. *Les petits vertébrés de la Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées-orientales): paléontologie, paléoécologie, taphonomie*. Thèse de doctorat, Muséum national d'histoire naturelle, Paris.
- Desclaux, E., Abassi, M., Marquet, J.-C., Chaline, J., Kolfschoten, T. van**, 2000. Distribution and evolution of *Arvicola* Lacépède, 1799 (Mammalia, Rodentia) in France and Liguria (Italy) during the middle and the Late Pleistocene. *Acta Zoologica Cracoviensia* 43, 107-125.
- Desprat, S., Sánchez Goñi, M.F., Naughton, F., Turon, J.-L., Duprat, J., Malaizé, B., Cortijo, E., Peypouquet, J.-P.**, 2007. 25. Climate variability of the last five isotopic interglacials: Direct land-sea-ice correlation from the multiproxy analysis of North-Western Iberian margin deep-sea cores. In: Sirocko, F., Claussen, M., Sánchez Goñi,

- María Fernanda, Litt, T. (Eds.), *Developments in Quaternary Sciences, The Climate of Past Interglacials*. Elsevier, pp. 375-386.
- Desprat, S., Oliveira, D., Naughton, F., Sánchez Goñi, M.F.**, 2017. L'étude du pollen des séquences sédimentaires marines pour la compréhension du climat : l'exemple des périodes chaudes passées. *Quaternaire* 28, 259-269.
- Discamps, E.**, 2011. *Hommes et hyènes face aux recompositions des communautés d'Ongulés (MIS 5-3) : éléments pour un cadre paléoécologique des sociétés du Paléolithique moyen et supérieur ancien d'Europe de l'Ouest*. Thèse de doctorat, Université Bordeaux 1, Talence.
- Discamps, E., Royer, A.**, 2017. Reconstructing palaeoenvironmental conditions faced by Mousterian hunters during MIS 5 to 3 in southwestern France: A multi-scale approach using data from large and small mammal communities. *Quaternary International* 433, 64-87.
- Discamps, E., Jaubert, J., Bachellerie, F.**, 2011. Human choices and environmental constraints: deciphering the variability of large game procurement from Mousterian to Aurignacian times (MIS 5-3) in southwestern France. *Quaternary Science Reviews* 30, 2755-2775.
- Discamps, E., Muth, X., Gravina, B., Lacrampe-Cuyaubère, F., Chadelle, J.-P., Faivre, J.-P., Maureille, B.**, 2016. Photogrammetry as a tool for integrating archival data in archaeological fieldwork: Examples from the Middle Palaeolithic sites of Combe-Grenal, Le Moustier, and Regourdou. *Journal of Archaeological Science: Reports* 8, 268-276.
- Donard, E.**, 1982. *Recherches sur les Léporinés quaternaires (Pléistocène moyen et supérieur, Holocène)*. Thèse de doctorat, Université Bordeaux I, Talence.
- Donazar, J., Ceballos, O.**, 1989. Selective Predation by Eagle Owls *Bubo bubo* on Rabbits *Oryctolagus cuniculus*: Age and Sex Preferences. *Ornis Scandinavica* 20, 117-122.
- Döppes, D., Rabeder, G.**, 1997. *Pliozäne und pleistozäne Faunen Österreichs*, Mitteilungen der Kommission für Quartärforschung. Verlag der österreichischen Akademie der Wissenschaften.
- Dray, S., Dufour, A.-B.**, 2007. The ade4 Package: Implementing the Duality Diagram for Ecologists. *Journal of Statistical Software* 22, 1-20.
- Drew, C., O'Donovan, D., Simkins, G., Al Dosary, M., Al Khaldi, A.M., Mohammed, O.B., Al Nuaimi, A.S.M., Al Mutairi, M.S., Al Habhani, H.M., Sami Amr, Z., Qarqas, M., Abu Baker, M.A.**, 2008. *Lepus capensis*. *The IUCN Red List of Threatened Species*, e.T41277A10429185.
- Duarte, C., Maurício, J., Pettitt, P.B., Souto, P., Trinkaus, E., Plicht, H. van der, Zilhão, J.**, 1999. The early Upper Paleolithic human skeleton from the Abrigo do Lagar Velho (Portugal) and modern human emergence in Iberia. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96, 7604-7609.
- Duarte, J.**, 2000. Liebre Ibérica *Lepus granatensis* Rosenhauer, 1856. *Galemys* 12, 3-14.
- Eisenberg, J.F.**, 1975. The Behavior Patterns of Desert Rodents. In: Prakash, I., Ghosh, P.K. (Eds.), *Rodents in Desert Environments*, Monographiae Biologicae. Springer, Dordrecht, pp. 189-224.
- El Guennouni, K.**, 2001. *Les lapins du Pléistocène moyen et supérieur de quelques sites préhistoriques de l'Europe méditerranéenne : Terra-Amata, Orgnac 3, Baume Bonne, la grotte du Lazaret, la grotte du Boquete de Zafarraya, Arma delle Manie. Étude paléontologique, achéozoologique et taphonomique*. Thèse de doctorat, Museum national d'histoire naturelle, Paris.
- Estrela, T., Marcuello, C., Dimas, M.**, 2000. *Las aguas continentales en los países mediterráneos de la Unión Europea*. Ministerio de Fomento, Madrid.
- Evin, A., Cucchi, T., Cardini, A., Strand Vidarsdottir, U., Larson, G., Dobney, K.**, 2013. The long and winding road: identifying pig domestication through molar size and shape. *Journal of Archaeological Science* 40, 735-743.
- Evin, A., Flink, L.G., Bălăşescu, A., Popovici, D., Andreescu, R., Bailey, D., Mirea, P., Lazăr, C., Boroneanţ, A., Bonsall, C., Vidarsdottir, U.S., Brehard, S., Tresset, A., Cucchi, T., Larson, G., Dobney, K.**, 2014. Unravelling the complexity of domestication: a case study using morphometrics and ancient DNA analyses of archaeological pigs from Romania. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 370, 20130616.
- Evin, A., Dobney, K., Schafberg, R., Owen, J., Vidarsdottir, U.S., Larson, G., Cucchi, T.**, 2015. Phenotype and animal domestication: A study of dental variation between domestic, wild, captive, hybrid and insular *Sus scrofa*. *BMC Evolutionary Biology* 15, 6.



- Evin, A., Souter, T., Hulme-Beaman, A., Ameen, C., Allen, R., Viacava, P., Larson, G., Cucchi, T., Dobney, K.**, 2016. The use of close-range photogrammetry in zooarchaeology: Creating accurate 3D models of wolf crania to study dog domestication. *Journal of Archaeological Science: Reports* 9, 87-93.
- Evin, A., Owen, J., Larson, G., Debais-Thibaud, M., Cucchi, T., Vidarsdottir, U.S., Dobney, K.**, 2017. A test for paedomorphism in domestic pig cranial morphology. *Biology Letters* 13, 20170321.
- Evin, A., Pelletier, M., Dorte, A., Daujat, J.**, sous presse. Photogrammétrie rapprochée, morphométrie géométrique et archéozoologie : une combinaison d'avenir. In: *Instrumentation Portable : Quels Enjeux Pour l'archéométrie ?* Archives contemporaines, Paris.
- Fa, J.E., Stewart, J.R., Lloveras, L., Vargas, J.M.**, 2013. Rabbits and hominin survival in Iberia. *Journal of Human Evolution* 64, 233-241.
- Fairley, J.S.**, 1974. Notes on the winter breeding condition of hares in the west of Ireland. *Irish Naturalist Journal* 18, 17-19.
- Falkingham, P.L.**, 2012. Acquisition of high resolution 3D models using free, open-source, photogrammetric software. *Palaeontologia Electronica* 15, 1-15.
- Falkingham, P.L., Bates, K.T., Farlow, J.O.**, 2014. Historical Photogrammetry: Bird's Paluxy River Dinosaur Chase Sequence Digitally Reconstructed as It Was prior to Excavation 70 Years Ago. *PLoS One* 9, e93247.
- Farbos-Texier, S., Miskovsky, J., Marquet, J.-C., Meignen, L., Coularou, J.**, 1981. Etude paléoclimatique en Languedoc oriental d'après les niveaux paléolithiques de la Grotte du Salpêtre de Pompignan (Pompignan, Gard). *Quaternaire* 18, 129-147.
- Farfán, M.A., Vargas, J.M., Real, R., Palomo, L.J., Duarte, J.**, 2004. Population parameters and reproductive biology of the Iberian hare *Lepus granatensis* in southern Iberia. *Acta Theriologica* 49, 319-335.
- Farina, S.**, 2012. Late Pleistocene mammals from «Grotta Parignana» (Monte Pisano, Italy): Biochronological implications. *Atti della Società Toscana de Scienze Naturali di Pisa, Serie A* 117-119, 27-35.
- Fernández, C., Ceballos, O.**, 1990. Uneven Sex-Ratio of Wild Rabbits Taken by Golden Eagles. *Ornis Scandinavica* 21, 236-238.
- Ferrand, N.**, 2008. Inferring the Evolutionary History of the European Rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) from Molecular Markers. In: Alves, P.D.P.C., Ferrand, P.D.N., Hackländer, P.D.K. (Eds.), *Lagomorph Biology*. Springer Berlin Heidelberg, pp. 47-63.
- Ferrand, N., Branco, M.**, 2007. The evolutionary history of the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*): major patterns of population differentiation and geographic expansion inferred from protein polymorphism. In: Weiss, S., Ferrand, N. (Eds.), *Phylogeography of Southern European Refugia*. Springer, Dordrecht, pp. 207-235.
- Ferreira, C.C., Castro, F., Piorno, V., Barrio, I.C., Delibes-Mateos, M., Rouco, C., Mínguez, L.E., Aparicio, F., Blanco-Aguilar, J.A., Ramírez, E., Iriarte, C., Ríos-Saldaña, C.A., Cañadilla, J., Arias de Reyna, L., Ferreras, P., Alves, P.C., Villafuerte, R.**, 2015. Biometrical analysis reveals major differences between the two subspecies of the European rabbit. *Biological Journal of the Linnean Society* 116, 106-116.
- Ferrer, M., Negro, J.J.**, 2004. The Near Extinction of Two Large European Predators: Super Specialists Pay a Price. *Conservation Biology* 18, 344-349.
- Ferreras, P., Rodríguez, A., Palomares, F., Delibes, M.**, 2010. Iberian lynx: the uncertain future of a critically endangered cat. In: Macdonald, D.M., Loveridge, A.J. (Eds.), *Biology and Conservation of Wild Felids*. Oxford University Press, New York, pp. 507-520.
- Fick, S.E., Hijmans, R.J.**, 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 37, 4302-4315.
- Fickel, J., Hauffe, H.C., Pecchioli, E., Soriguer, R., Vapa, L., Pitra, C.**, 2008. Cladogenesis of the European brown hare (*Lepus europaeus* Pallas, 1778). *European Journal of Wildlife Research* 54, 495-510.
- Finlayson, C., Fa, D.A., Jiménez Espejo, F., Carrión, J.S., Finlayson, G., Giles Pacheco, F., Rodríguez Vidal, J., Stringer, C., Martínez Ruiz, F.**, 2008. Gorham's Cave, Gibraltar—The persistence of a Neanderthal population. *Quaternary International* 181, 64-71.
- Fitzgerald, S.M., Keith, L.B.**, 1990. Intra- and inter-specific dominance relationships among arctic and snowshoe hares. *Canadian Journal of Zoology* 68, 457-464.

- Fladerer, F.A.**, 1984. Das Vordergliedmaßenskelett von *Hypolagus beremendensis* und von *Lepus* sp. (Lagomorpha, Mammalia) aus dem Altpleistozän von Deutsch-Altenberg (Niederösterreich). *Beiträge zur Paläontologie Österreichs* 11, 71-148.
- Fladerer, F.A.**, 1987. Beitrag zur Entwicklung von *Hypolagus* und *Lepus* Lagomorpha, Mammalia im Pliopleistozän von Mitteleuropa. *Oesterreichische Akademie der Wissenschaften Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse Sitzungsberichte Abteilung I* 196, 123-138.
- Fladerer, F.A., Reiner, G.**, 1996. Evolutionary shifts in the first premolar pattern of *Hypolagus beremendensis* (Petényi, 1864) (Lagomorpha, Mammalia) in the Plio-Pleistocene of Central Europe. *Acta zoologica cracoviensia* 39, 147-160.
- Flux, J.E.C.**, 1965. Timing of the breeding season in the hare, *Lepus europaeus* Pallas, and rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.). *Mammalia* 29, 557-576.
- Flux, J.E.C.**, 1970. Life history of the Mountain hare (*Lepus timidus scoticus*) in north-east Scotland. *Journal of Zoology* 161, 75-123.
- Flux, J.E.C.**, 1981a. Field observations of behaviour in the genus *Lepus*. In: Myers, K., MacInnes, C.D. (Eds.), *Proceedings of the World Lagomorph Conference*. Guelph: University of Guelph, Ontario, pp. 377-394.
- Flux, J.E.C.**, 1981b. Reproductive strategies in the genus *Lepus*. In: Myers, K., MacInnes, C.D. (Eds.), *Proceedings of the World Lagomorph Conference*. Guelph: University of Guelph, Ontario, pp. 155-174.
- Flux, J.E.C.**, 1994. World distribution, in: Thompson, H.V., King, C.M. (Eds.), *The European Rabbits, the History and Biology of a Successful Colonizer*. Oxford University Press, Oxford, pp. 8-21.
- Flux, J.E.C., Angermann, R.**, 1990. The hares and jackrabbits. In: Chapman, J.A., Flux, J.E.C. (Eds.), *Rabbits, Hares and Pikas: Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN, Gland, pp. 61-94.
- Flux, J.E.C., Fullagar, P.J.**, 1992. World distribution of the Rabbit *Oryctolagus cuniculus* on islands. *Mammal Review* 22, 151-205.
- Flynn, L.J., Winkler, A.J., Erbaeva, M., Alexeeva, N., Anders, U., Angelone, C., Čermák, S., Fladerer, F.A., Kraatz, B., Ruedas, L.A., Ruf, I., Tomida, Y., Veitschegger, K., Zhang, Z.**, 2014. The Leporid Datum: a late Miocene biotic marker. *Mammal Review* 44, 164-176.
- Fondi, R.**, 1972. Fauna cromeriana della Montagnola Senese. *Palaeontographia Italica* 68, 1-27.
- Fontana, L.**, 2003. Characterization and exploitation of the arctic hare (*Lepus timidus*) during the Magdalenian: surprising data from Gazel Cave (Aude, France). In: Costamagno, S., Laroulandie, V. (Eds.), *Mode de vie au Magdalénien : Apports de l'archéozoologie*, Actes Du XIVè Congrès UISPP. BAR International Serie, Liège, pp. 101-118.
- Fontana, L.**, 2004. Le statut du lièvre variable (*Lepus timidus*) en Europe occidentale au Magdalénien : premier bilan et perspectives. In: Brugal, J.-P., Desse, J. (Eds.), *Petits animaux et Sociétés humaines. Du complément alimentaire aux ressources utilitaires*, XXIVe rencontres internationales d'archéologie et d'histoire d'Antibes. APDCA, Antibes, pp. 297-312.
- Fortea, F.J.F., Jordá, F.**, 1976. La Cueva de Les Mallaetes y los problemas del Paleolítico Superior del Mediterráneo español. *Zephyrus* 26-27, 129-166.
- Fostowicz-Frelik, Ł.**, 2003. Species distribution and differentiation of Eurasian *Hypolagus* (Lagomorpha: Leporidae). In: Reumer, J.W.F., Wessels, W. (Eds.), *Distribution and Migration of Tertiary Mammals in Eurasia*, Deinsea. Backhuys, Rotterdam, pp. 197-216.
- Fostowicz-Frelik, Ł., Gasparik, M.**, 2006. The taxonomic status of leporid remains from Ördöglyuk Cave, Solymár (Hungary). *Acta Zoologica Cracoviensia* 49A, 151-161.
- Foury, Y., Desclaux, E., Daujeard, C., Defleur, A., Moncel, M.-H., Raynal, J.-P.**, 2016. Evolution des faunes de rongeurs en moyenne vallée du Rhône (rive droite, Ardèche, France) au cours du pléistocène moyen final et du pléistocène supérieur ancien, du mis 6 au mis 4. *Quaternaire* 27, 55-79.
- Friess, M.**, 2012. Scratching the Surface? The use of surface scanning in physical and paleoanthropology. *Journal of Anthropological Sciences* 90, 7-31.
- Fürsich, F.T., Aberhan, M.**, 1990. Significance of time-averaging for palaeocommunity analysis. *Lethaia* 23, 143-152.
- Galobart, A., Quintana, J., Maroto, J.**, 2003. Los lagomorfos del Pleistoceno inferior de Incarcal (Girona, NE de la Península Ibérica). *Paleontologia i evolució* 34, 69-77.

- Galván, B., Hernández, C.M., Mallol, C., Mercier, N., Sistiaga, A., Soler, V.**, 2014. New evidence of early Neanderthal disappearance in the Iberian Peninsula. *Journal of Human Evolution* 75, 16-27.
- García, N., Arsuaga, J.L.**, 2006. Last glaciation cold-adapted faunas in the Iberian Peninsula. *Deinsea* 9, 159-169.
- Garson, P.J.**, 1981. Social organization and reproduction in the rabbit. In: Myers, K., MacInnes, C.D. (Eds.), *Proceedings of the World Lagomorph Conference*. Guelph: University of Guelph, Ontario, pp. 256-270.
- Ge, D., Wen, Z., Xia, L., Zhang, Z., Erbajeva, M., Huang, C., Yang, Q.**, 2013. Evolutionary History of Lagomorphs in Response to Global Environmental Change. *PLoS One* 8, e59668.
- Ge, D., Yao, L., Xia, L., Zhang, Z., Yang, Q.**, 2015. Geometric morphometric analysis of skull morphology reveals loss of phylogenetic signal at the generic level in extant lagomorphs (Mammalia: Lagomorpha). *Contributions to Zoology* 84, 267-284.
- Genty, D., Blamart, D., Ouahdi, R., Gilmour, M., Baker, A., Jouzel, J., Van-Exter, S.**, 2003. Precise dating of Dansgaard-Oeschger climate oscillations in western Europe from stalagmite data. *Nature* 421, 833-837.
- Geraldes, A., Ferrand, N., Nachman, M.W.**, 2006. Contrasting Patterns of Introgression at X-Linked Loci Across the Hybrid Zone Between Subspecies of the European Rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *Genetics* 173, 919-933.
- Gerber, J.-P.**, 1973. *La Faune de grands mammifères du Würm ancien dans le Sud-Est de la France*. Thèse de doctorat, Université de Provence.
- Gibb, J.A.**, 1981. Limits to population density in the rabbit. In: Myers, K., MacInnes, C.D. (Eds.), *Proceedings of the World Lagomorph Conference*. Guelph: University of Guelph, Ontario, pp. 654-663.
- Gibb, J.A.**, 1990. The european rabbit, *Oryctolagus cuniculus*. In: Chapman, J.A., Flux, J.E.C. (Eds.), *Rabbits, Hares and Pikas: Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN, Gland, pp. 116-120.
- Gibb, J.A., Ward, G.D., Ward, C.P.**, 1969. An experiment in the control of a sparse population of wild rabbits (*Oryctolagus c. cuniculus* L.) in New Zealand. *New Zealand Journal of Science* 12, 509-534.
- Gibbard, P.L., Head, M.J.**, 2009. The Definition of the Quaternary System/Era and the Pleistocene Series/Epoch. *Quaternaire* 20, 125-133.
- Gibert, J., Gibert, L., Iglesias, A.**, 2003. The Gibraltar Strait: A Pleistocene door of Europe? *Human Evolution* 18, 147-160.
- Gippoliti, S., Amori, G.**, 2006. Ancient introductions of mammals in the Mediterranean Basin and their implications for conservation. *Mammal Review* 36, 37-48.
- Glucksmann, A.**, 1974. Sexual Dimorphism in Mammals. *Biological Reviews* 49, 423-475.
- Gómez Cano, A.R., Cantalapiedra, J.L., Mesa, A., Moreno Bofarull, A., Hernández Fernández, M.**, 2013. Global climate changes drive ecological specialization of mammal faunas: trends in rodent assemblages from the Iberian Plio-Pleistocene. *BMC Evolutionary Biology* 13, 94.
- González-Sampériz, P., Leroy, S.A.G., Carrión, J.S., Fernández, S., García-Antón, M., Gil-García, M.J., Uzquiano, P., Valero-Garcés, B., Figueiral, I.**, 2010. Steppes, savannahs, forests and phytodiversity reservoirs during the Pleistocene in the Iberian Peninsula. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 162, 427-457.
- Granjon, L., Duplantier, J.-M.**, 1989. Biogéographie insulaire et contraintes écologiques : le cas des rongeurs des îles du Saloum (Sénégal). *Acta Oecologica. Oecologia Generalis* 10, 135-147.
- Grün, A., Remondino, F., Zhang, L.**, 2004. Photogrammetric Reconstruction of the Great Buddha of Bamiyan, Afghanistan. *The Photogrammetric Record* 19, 177-199.
- Guérin, C.**, 1982. Les Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pleistocène supérieur d'Europe Occidentale comparés aux espèces actuelles: Tendances évolutives et relations phylogénétiques. *Geobios* 15, 599-605.
- Guérin, C., Philippe, M., Vilain, R.**, 1979. Le gisement pléistocène supérieur de la Grotte de Jaurens à Nespouls, Corrèze, France : Historique et généralités. *Nouvelles Archives du Musée d'Histoire Naturelle de Lyon* 17, 11-16.
- Guérin, C., Faure, M., Argant, A., Argant, J., Crégut-Bonnoure, É., Debard, É., Delson, E., Eisenmann, V., Hugueney, M., Limondin-Lozouet, N., Martín-Suárez, E., Mein, P., Mourer-Chauviré, C., Parenti, F., Pastre, J.-F., Sen, S., Valli, A.**, 2004. Le gisement pliocène supérieur



de Saint-Vallier (Drôme, France): synthèse biostratigraphique et paléocéologique. *Géobios* 37, 349-360.

- Guillem, P.M.**, 2000. Secuencia climática del Pleistoceno medio final y del Pleistoceno superior inicial en la fachada central mediterránea a partir de micromamíferos (Rodentia e Insectívora). *Saguntum* 32, 9-29.
- Gunz, P., Mitteroecker, P., Neubauer, S., Weber, G.W., Bookstein, F.L.**, 2009. Principles for the virtual reconstruction of hominin crania. *Journal of Human Evolution* 57, 48-62.
- Haglund, B.**, 1966. Winter habits of the lynx (*Lynx lynx* L.) and wolverine (*Gulo gulo* L.) as revealed by tracking in the snow. *Viltrevy* 4, 81-310.
- Hamill, R.M., Doyle, D., Duke, E.J.**, 2006. Spatial patterns of genetic diversity across European subspecies of the mountain hare, *Lepus timidus* L. *Heredity* 97, 355-365.
- Hanquet, C.**, 2011. Évolution des paléoenvironnements et des paléoclimats au Pléistocène moyen, en Europe méridionale, d'après l'étude des faunes de micromammifères. Thèse de doctorat, Université Paul Valéry - Montpellier III, Montpellier.
- Hao, Q., Wang, L., Oldfield, F., Peng, S., Qin, L., Song, Y., Xu, B., Qiao, Y., Bloemendal, J., Guo, Z.**, 2012. Delayed build-up of Arctic ice sheets during 400,000-year minima in insolation variability. *Nature* 490, 393-396.
- Hardy, B.L., Moncel, M.-H., Daujeard, C., Fernandes, P., Béarez, P., Desclaux, E., Chacon Navarro, M.G., Puaud, S., Gallotti, R.**, 2013. Impossible Neanderthals? Making string, throwing projectiles and catching small game during Marine Isotope Stage 4 (Abri du Maras, France). *Quaternary Science Reviews* 82, 23-40.
- Hardy, Chris, Vigne, J.-D., Casañe, D., Dennebouy, N., Mounolou, J.-C., Monnerot, M.**, 1994a. Origin of European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in a Mediterranean island: Zooarchaeology and ancient DNA examination. *Journal of Evolutionary Biology* 7, 217-226.
- Hardy, C., Casañe, D., Vigne, J.D., Callou, C., Dennebouy, N., Mounolou, J.C., Monnerot, M.**, 1994b. Ancient DNA from Bronze Age bones of European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *Experientia* 50, 564-570.
- Hardy, C., Callou, C., Vigne, J.-D., Casane, D., Dennebouy, N., Mounolou, J.-C., Monnerot, M.**, 1995. Rabbit mitochondrial DNA diversity from prehistoric to modern times. *Journal of Molecular Evolution* 40, 227-237.
- Harrison, S.P., Sanchez Goñi, M.F.**, 2010. Global patterns of vegetation response to millennial-scale variability and rapid climate change during the last glacial period. *Quaternary Science Reviews* 29, 2957-2980.
- Head, M.J., Gibbard, P.L.**, 2005. Early-Middle Pleistocene transitions: an overview and recommendation for the defining boundary. *Geological Society, London, Special Publications* 247, 1-18.
- Heinrich, H.**, 1988. Origin and consequences of cyclic ice rafting in the Northeast Atlantic Ocean during the past 130,000 years. *Quaternary Research* 29, 142-152.
- Henshilwood, C.S., Marean, C.W.**, 2003. The Origin of Modern Human Behavior: Critique of the Models and Their Test Implications. *Current Anthropology* 44, 627-651.
- Herczeg, G., Gonda, A., Merilä, J.**, 2009. Evolution of gigantism in nine-spined sticklebacks. *Evolution* 63, 3190-3200.
- Hernandez, M., Mercier, N., Rigaud, J.-P., Texier, J.-P., Delpech, F.**, 2014. A revised chronology for the Grotte Vaufray (Dordogne, France) based on TT-OSL dating of sedimentary quartz. *Journal of Human Evolution* 75, 53-63.
- Hewitt, G.M.**, 1996. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society* 58, 247-276.
- Hewitt, G.M.**, 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405, 907-913.
- Hewitt, G.M.**, 2004. Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 359, 183-195.
- Hewson, R.**, 1976. A Population Study of Mountain Hares (*Lepus timidus*) in North-East Scotland from 1956-1969. *Journal of Animal Ecology* 45, 395-414.
- Hewson, R.**, 1991. Lagomorphs: Order Lagomorpha. In: Corbet, G.B., Harris, S. (Eds.), *The Handbook of British Mammals*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 146-175.

## Bibliographie

- Hibbard, C.W.**, 1963. The Origin of the p3 Pattern of *Sylvilagus*, *Caprolagus*, *Oryctolagus* and *Lepus*. *Journal of Mammalogy* 44, 1-15.
- Hijmans, R.J., van Etten, J.**, 2014. raster: Geographic data analysis and modelling. *R package* 2, 2-12.
- Hockett, B.S.**, 1991. Toward distinguishing human and raptor patterning on leporid bones. *American Antiquity* 56, 667-679.
- Hockett, B.S., Bicho, N.F.**, 2000. The Rabbits of Picareiro Cave: Small Mammal Hunting During the Late Upper Palaeolithic in the Portuguese Estremadura. *Journal of Archaeological Science* 27, 715-723.
- Hockett, B.S., Haws, J.A.**, 2002. Taphonomic and Methodological Perspectives of Leporid Hunting during the Upper Paleolithic of the Western Mediterranean Basin. *Journal of Archaeological Method and Theory* 9, 269-302.
- Hockett, B.S., Haws, J.A.**, 2009. Continuity in animal resource diversity in the Late Pleistocene human diet of Central Portugal. *Before Farming* 2009, 1-14.
- Hoffman, R.S., Smith, A.T.**, 2005. Order Lagomorpha. In: Wilson, D.E., Reeder, D.M. (Eds.), *Mammal Species of the World, Third Edition*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp. 185-211.
- Iossa, G., Soulsbury, C.D., Baker, P.J., Harris, S.**, 2008. Body mass, territory size, and life-history tactics in a socially monogamous canid, the red fox *Vulpes vulpes*. *Journal of Mammalogy* 89, 1481-1490.
- Irving-Pease, E.K., Frantz, L.A.F., Sykes, N., Callou, C., Larson, G.**, 2018. Rabbits and the Specious Origins of Domestication. *Trends in Ecology & Evolution* 33, 149-152.
- IUCN**, 2017. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2017-3. <http://www.iucnredlist.org>.
- Jackes, A.D., Watson, A.**, 1975. Winter whitening of Scottish Mountain hares (*Lepus timidus scoticus*) in relation to daylength, temperature and snow-lie. *Journal of Zoology* 176, 403-409.
- Jánossy, D.**, 1969. Stratigraphische Auswertung der europäischen mittelpleistozänen Wirbeltierfauna. Teil II. *Berichte der Deutschen Gesellschaft für geologische Wissenschaften, Reihe A: Geologie und Paläontologie* 14, 573-634.
- Jasinski, S.E., Wallace, S.C.**, 2014. Investigation into the Paleobiology of *Dasyurus bellus* Using Geometric Morphometrics and Variation of the Calcaneus. *Journal of Mammalian Evolution* 21, 285-298.
- Jaubert, J., Kervazo, B., Brugal, J.-P., Chalard, P., Falguères, C., Jarry, M., Jeannet, M., Lemorini, C., Louchart, A., Maksud, F., Mourre, V., Quinif, Y., Thiébaud, C.**, 2005. Coudoulous I (Tour-de-Faure, Lot), site du Pléistocène moyen en Quercy : Bilan pluridisciplinaire. In: Molines, N., Monnier, J.-L., Moncel, M.-H. (Eds.), *Données récentes sur les peuplements du Paléolithique inférieur et moyen en Europe*, Actes du Colloque de Rennes. BAR International Series, p. 227-251.
- Jeannet, M.**, 1976. Lunel-Viel. *Nouvelles archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon* 14, 45-46.
- Jeannet, M., Mein, P.**, 2016. Les Muridae (Mammalia, Rodentia) du Pléistocène moyen de l'Igüe des Rameaux (Tarn-et-Garonne, France). *Paléo* 27, 177-205.
- Joannin, S.**, 2007. *Changements climatiques en Méditerranée à la transition Pléistocène inférieur-moyen : pollens, isotopes stables et cyclostratigraphie*. Thèse de doctorat, Université Claude Bernard - Lyon I, Lyon.
- Jones, E.L.**, 2006. Prey choice, mass collecting, and the wild European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *Journal of Anthropological Archaeology* 25, 275-289.
- Kahlke, R.-D.**, 1999. *The History of the Origin, Evolution and Dispersal of the Late Pleistocene Mammuthus-Coelodonta Faunal Complex in Eurasia*. Mammoth Site of Hot Springs, South Dakota.
- Kahlke, R.-D.**, 2014. The origin of Eurasian Mammoth Faunas (*Mammuthus-Coelodonta* Faunal Complex). *Quaternary Science Reviews* 96, 32-49.
- Kahlke, R.-D., García, N., Kostopoulos, D.S., Lacombe, F., Lister, A.M., Mazza, P.P.A., Spassov, N., Titov, V.V.**, 2011. Western Palaeoartctic palaeoenvironmental conditions during the Early and early Middle Pleistocene inferred from large mammal communities, and implications for hominin dispersal in Europe. *Quaternary Science Reviews* 30, 1368-1395.
- Kersten, T.P., Lindstaedt, M.**, 2012. Image-Based Low-cost Systems for Automatic 3D Recording and Modelling of Archaeological Finds and Objects. In: Ioannides, M., Fritsch, D., Leissner, J., Davies, R., Remondino, F. (Eds.), *Proceedings*



of the 4th International Conference on Progress in Cultural Heritage Preservation. Springer-Verlag, Heidelberg, pp. 1-10.

- Klingenberg, C.P.**, 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources* 11, 353-357.
- Koby, F.**, 1959. Contribution au diagnostic ostéologique différentiel de *Lepus timidus* et *Lepus europaeus*. *Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Basel* 70, 19-44.
- Koby, F.**, 1960. Contribution à la connaissance des lièvres fossiles, principalement de ceux de la dernière glaciation. *Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Basel* 71, 149-173.
- Koenigswald, W.V.**, 1972. Sudmer-Berg 2, eine Fauna des frühen Mittelpleistozäns aus dem Harz. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 141, 194-221.
- Kolb, H.H.**, 1985. The burrow structure of the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus* L.). *Journal of Zoology* 206, 253-262.
- Koutsogiannouli, E.A., Moutou, K.A., Stamatis, C., Mamuris, Z.**, 2012. Analysis of MC1R genetic variation in *Lepus* species in Mediterranean refugia. *Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde* 77, 428-433.
- Koutsoudis, A., Vidmar, B., Arnaoutoglou, F.**, 2013. Performance evaluation of a multi-image 3D reconstruction software on a low-feature artefact. *Journal of Archaeological Science* 40, 4450-4456.
- Kovarovic, K., Aiello, L.C., Cardini, A., Lockwood, C.A.**, 2011. Discriminant function analyses in archaeology: are classification rates too good to be true? *Journal of Archaeological Science* 38, 3006-3018.
- Kretzoi, M.**, 1956. Die Altleistozanen Wirbeltierfaunen des Villányer Gebirges. *Geologica Hungarica Series Palaeontologica* 27, 1-264.
- Kretzoi, M.**, 1962. Fauna und Faunenhorizont von Csarnöta. *Jahresbericht des Ungarischen Geologischen Instituts von 1959*, 267-395.
- Kuntz, D.**, 2011. *Ostéométrie et migration(s) du renne (Rangifer tarandus) dans le Sud-Ouest de la France au cours du dernier Pléni-glaciaire et du Tardiglaciaire (21500 - 13000 ca. BP)*. Thèse de doctorat, Université Toulouse II, Toulouse.
- Kurtén, B.**, 1968. *Pleistocene mammals of Europe*. Weidenfeld & Nicolson, London.
- Kurtén, B., Granqvist, E.**, 1987. Fossil pardel lynx (*Lynx pardina spelaea* Boule) from a cave in southern France. *Annales Zoologici Fennici* 24, 39-43.
- Langsrud, Ø.**, 2002. 50–50 multivariate analysis of variance for collinear responses. *The Statistician* 51, 305-317.
- Laplana, C., Blain, H.-A.**, 2008. Microvertebrados (Squamata, Lagomorpha, Erinaceomorpha y Rodentia) de Fonelas P-1 (Cuenca de Guadix, Granada). In: Arribas, A. (Ed.), *Vertebrados del Plioceno superior terminal en el suroeste de Europa: Fonelas P-1 y el Proyecto Fonelas*, Cuadernos del Museo Geominero. Publicaciones del Instituto Geológico y Minero de España, Madrid, pp. 65-83.
- Laplana, C., Sevilla, P., Blain, H.-A., Arriaza, M.C., Arsuaga, J.L., Pérez-González, A., Baquedano, E.**, 2016. Cold-climate rodent indicators for the Late Pleistocene of Central Iberia: New data from the Buena Pinta Cave (Pinilla del Valle, Madrid Region, Spain). *Comptes Rendus Palevol* 15, 696-706.
- Launay, H., Beaucournu, J.-C.**, 1982. Critères taxinomiques et essai de paléobiogéographie de deux espèces jumelles, *Xenopsylla ramesis* (Rothschild, 1904) et *Xenopsylla cunicularis* SMIT, 1957 (Siphonaptera, Pulicidae) : approche biométrique. *Annales de la Société Entomologique de France* 18, 43-54.
- Le Boeuf, B.J.**, 1974. Male-male Competition and Reproductive Success in Elephant Seals. *Integrative and Comparative Biology* 14, 163-176.
- Ledevin, R., Michaux, J.R., Deffontaine, V., Henttonen, H., Renaud, S.**, 2010. Evolutionary history of the bank vole *Myodes glareolus*: a morphometric perspective. *Biological Journal of the Linnean Society* 100, 681-694.
- Ledevin, R., Quéré, J.-P., Michaux, J.R., Renaud, S.**, 2012. Can tooth differentiation help to understand species coexistence? The case of wood mice in China. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 50, 315-327.
- Ledevin, R., Chevret, P., Ganem, G., Britton-Davidian, J., Hardouin, E.A., Chapuis, J.-L., Pisanu, B., Mathias, M. da L., Schlager, S., Auffray, J.-C., Renaud, S.**, 2016. Phylogeny and adaptation shape the teeth of insular mice.

- Philosophical Transactions of the Royal Society B* 283, 20152820.
- Levänen, R., Thulin, C.-G., Spong, G., Pohjoismäki, J.L.O.,** 2018. Widespread introgression of mountain hare genes into Fennoscandian brown hare populations. *PLoS One* 13, e0191790.
- Levasseur, G., Vrac, M., Roche, D.M., Paillard, D.,** 2012. Statistical modelling of a new global potential vegetation distribution. *Environmental Research Letters* 7, 044019.
- Lever, C.,** 1985. Rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). In: *Naturalized Mammals of the World*. Longman, London, pp. 393-411.
- Lind, E.A.,** 1961. On the occurrence, daily activity, and spring moult of the snow hare (*Lepus timidus*) at Kilpisjärvi in Enontekio. *Suomen Riista* 14, 10-111.
- Lisiecki, L.E., Raymo, M.E.,** 2005. A Pliocene-Pleistocene stack of 57 globally distributed benthic  $\delta^{18}\text{O}$  records. *Paleoceanography* 20, PA1003.
- Llorente, L.,** 2010. The Hares from Cova Fosca (Castellón, Spain). *Archaeofauna* 19, 59-97.
- Lloveras, L.,** 2011. *Análisis tafonómico de restos de lepóridos consumidos por carnívoros terrestres y rapaces. Aplicación al estudio de restos arqueológicos del pleistoceno y holoceno de la península ibérica*. Thèse de doctorat, Université de Barcelone, Barcelone.
- Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J.,** 2008a. Taphonomic analysis of leporid remains obtained from modern Iberian lynx (*Lynx pardinus*) scats. *Journal of Archaeological Science* 35, 1-13.
- Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J.,** 2008b. Taphonomic study of leporid remains accumulated by the Spanish Imperial Eagle (*Aquila adalberti*). *Geobios* 41, 91-100.
- Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J.,** 2009a. The eagle owl (*Bubo bubo*) as a leporid remains accumulator: taphonomic analysis of modern rabbit remains recovered from nests of this predator. *International Journal of Osteoarchaeology* 19, 573-592.
- Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J.,** 2009b. Butchery, Cooking and Human Consumption Marks on Rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) bones: An Experimental Study. *Journal of Taphonomy* 7, 179-201.
- Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J., Maroto, J., Soler, J., Soler, N.,** 2010. The application of actualistic studies to assess the taphonomic origin of Mustertian rabbit accumulations from Arbrede Cave (North-East Iberia). *Archaeofauna* 19, 99-119.
- Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J., Zilhão, J.,** 2011a. Who brought in the rabbits? Taphonomical analysis of Mousterian and Solutrean leporid accumulations from Gruta do Caldeirão (Tomar, Portugal). *Journal of Archaeological Science* 38, 2434-2449.
- Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J., García Argüelles, P., Estrada, A.,** 2011b. Aproximación experimental al procesado de carcasas de lepóridos durante el Epipaleolítico. El caso de la Balma del Gai (Moia, provincia de Barcelona, España). In: Morgado-Rodríguez, A., Baena-Preysler, J., García Gonzalez, D. (Eds.), *La Investigación Experimental aplicada a la Arqueología*. Imprenta Galindo, Málaga, pp. 337-342.
- Lloveras, Lluís, Moreno-García, M., Nadal, J.,** 2012a. Assessing the variability in taphonomic studies of modern leporid remains from Eagle Owl (*Bubo bubo*) nest assemblages: the importance of age of prey. *Journal of Archaeological Science* 39, 3754-3764.
- Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J.,** 2012b. Feeding the Foxes: An Experimental Study to Assess Their Taphonomic Signature on Leporid Remains. *International Journal of Osteoarchaeology* 22, 577-590.
- Lloveras, L., Nadal, J., Moreno-García, M., Thomas, R., Anglada, J., Baucells, J., Martorell, C., Vilasís, D.,** 2014a. The role of the Egyptian Vulture (*Neophron percnopterus*) as a bone accumulator in cliff rock shelters: an analysis of modern bone nest assemblages from North-eastern Iberia. *Journal of Archaeological Science* 44, 76-90.
- Lloveras, L., Thomas, R., Lourenço, R., Caro, J., Dias, A.,** 2014b. Understanding the taphonomic signature of Bonelli's Eagle (*Aquila fasciata*). *Journal of Archaeological Science* 49, 455-471.
- Lloveras, L., Maroto, J., Soler, J., Thomas, R., Moreno-García, M., Nadal, J., Soler, N.,** 2016a. The role of small prey in human subsistence strategies from Early Upper Palaeolithic sites in Iberia: the rabbits from the Evolved Aurignacian level of Arbrede Cave. *Journal of Quaternary Science* 31, 458-471.
- Lloveras, L., Thomas, R., Cosso, A., Pinyol, C.,**

- Nadal, J.**, 2016b. When wildcats feed on rabbits: an experimental study to understand the taphonomic signature of European wildcats (*Felis silvestris silvestris*). *Archaeological and Anthropological Sciences*, 1-16.
- Lloveras, L., Cosso, A., Solé, J., Claramunt-López, B., Nadal, J.**, 2017. Taphonomic signature of golden eagles (*Aquila chrysaetos*) on bone prey remains. *Historical Biology*, 1-20.
- Lo Valvo, M.**, 2007. Status di *Lepus corsicanus* in Sicilia. In: de Filippo, G., de Riso, L., Riga, F., Trocchi, V., Troisi, S.R. (Eds.), *Conservazione Di Lepus Corsicanus De Winton, 1898 e Stato Delle Conoscenze*. IGF Publ, Napoli, pp. 89-95.
- Lo Valvo, M., La Scala, A., Scalisi, M.**, 2014. Biometric characterisation and taxonomic considerations of european rabbit *Oryctolagus Cuniculus* (Linnaeus 1758) in Sicily (Italy). *World Rabbit Science* 22, 207-214.
- López, J.M., Hernández, A., Purroy, F.J., Robles, J.L.**, 1996. Datos sobre la biología de la reproducción de la liebre ibérica (*Lepus granatensis*) en agrosistemas cerealistas de la provincia de León (NW de España). *Revista Forestal* 9, 49-60.
- López-Jiménez, A., Haber-Urriarte, M., López-Martínez, M., Walker, M.J.**, 2018. Small-mammal indicators of biochronology at Cueva Negra del Estrecho del Río Quípar (Caravaca de la Cruz, Murcia, SE Spain). *Historical Biology*, 1-16.
- López-Martínez, N.**, 1977. *Revisión sistemática y bioestratigráfica de los lagomorfos (Mammalia) del Terciario y Cuaternario de España*. Thèse de doctorat, Université de Madrid, Madrid.
- López-Martínez, N.**, 1980. Les lagomorphes (Mammalia) du Pléistocène supérieur de Jaurens. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon* 18, 1-16.
- López-Martínez, N.**, 1989. *Revisión sistemática y bioestratigráfica de los lagomorfos (Mammalia) del Terciario y Cuaternario de España*, Colección Paleontología y Arqueología, 9. ed, Memorias del Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza.
- López-Martínez, N.**, 2008. The Lagomorph Fossil Record and the Origin of the European Rabbit. In: Alves, P.D.P.C., Ferrand, P.D.N., Hackländer, P.D.K. (Eds.), *Lagomorph Biology*. Springer Berlin Heidelberg, pp. 27-46.
- López-Sáez, J.A., Texier, P.J., Mai, B.T.**, 1998. Paléoenvironnement durant le Pleistocene Supérieur en Vaucluse: analyse palynologique des couches inférieures de l'abri de la Combette (Bonnieux, Vaucluse, France). *Trabajos de Prehistoria* 55, 151-162.
- Lowry, D.B.**, 2012. Ecotypes and the controversy over stages in the formation of new species. *Biological Journal of the Linnean Society* 106, 241-257.
- Magri, D., Palombo, M.R.**, 2013. Early to Middle Pleistocene dynamics of plant and mammal communities in South West Europe. *Quaternary International* 288, 63-72.
- Mahalanobis, P.C.**, 1936. On the generalized distance in statistics. *Proceedings National Institute of Science India* 2, 49-55.
- Mallye, J.-B., Pelletier, M.**, en préparation. Les léporidés de l'Igüe du Gral. In: Castel, J.-C., Boudadi-Maligne, M. (Eds.), *L'Igüe du Gral (Sauliac-sur-Célé, Lot) : histoire d'un piège naturel au Pléistocène supérieur*. Revue de Paléobiologie, Genève.
- Mallye, J.-B., Cochard, D., Laroulandie, V.**, 2008. Accumulations osseuses en périphérie de terriers de petits carnivores : les stigmates de prédation et de fréquentation. *Annales de Paléontologie* 94, 187-208.
- Mallye, J.-B., Soulier, M.-C., Laroulandie, V.**, 2013. Grands carnivores et mésofaune de l'Aurignacien ancien à La Quina aval (Charente, France) (fouilles V. Dujardin). *Paléo* 24, 235-248.
- Manne, T., Cascalheira, J., Évora, M., Marreiros, J., Bicho, N.**, 2012. Intensive subsistence practices at Vale Boi, an Upper Paleolithic site in southwestern Portugal. *Quaternary International* 264, 83-99.
- Marcström, V., Keith, L.B., Engren, E., Cary, J.R.**, 1989. Demographic responses of arctic hares (*Lepus timidus*) to experimental reductions of red foxes (*Vulpes vulpes*) and martens (*Martes martes*). *Canadian Journal of Zoology* 67, 658-668.
- Marcus, L.F.**, 1990. Traditional morphometrics. In: Rohlf, F.J., Bookstein, F.L. (Eds.), *Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop*. University of Michigan Museum of Zoology, Ann Arbor, Michigan, pp. 77-122.
- Maroto, J., Soler, N., Mir, A.**, 1987. La cueva de Mollet I (Serinyà, Gerona). *Cypselà* 6, 101-110.



- Martínez-Polanco, M.F., Blasco, R., Rosell, J., Ibañez, N., Vaquero, M.**, 2017. Rabbits as Food at the end of the Upper Palaeolithic at Molí del Salt (Catalonia, Spain). *International Journal of Osteoarchaeology* 27, 342-355.
- Martín-Suárez, E., Mein, P.**, 2004. The late pliocene locality of saint-vallier (Drôme, France). Eleven micromammals. *Geobios* 37, S115-S125.
- Matthee, C.A., Vuuren, B.J.V., Bell, D., Robinson, T.J.**, 2004. A Molecular Supermatrix of the Rabbits and Hares (Leporidae) Allows for the Identification of Five Intercontinental Exchanges During the Miocene. *Systematic Biology* 53, 433-447.
- Maul, L.C.**, 2001. Die Kleinsäugerreste (Insectivora, Lagomorpha, Rodentia) aus dem Unterpleistozän von Untermassfeld. In: Kahlke, R.D. (Ed.), *Das Pleistozän von Untermaßfeld Bei Meiningen*, Thüringen, Monographien Des Römisch-Germanischen Zentralmuseums Mainz. pp. 783-887.
- Maul, L.C.**, 2014. Leporid remains of the Sesselfelsgrötte (Neuessing, Lower Bavaria). In: Freund, G., Reisch, L. (Eds.), *Sesselfelsgrötte VI: Naturwissenschaftliche Untersuchungen. Wirbeltierfauna 1*. Franz Steiner Verlag, Stuttgart, pp. 119-139.
- Maurin, H., Haffner, P.**, 1995. *Inventaire de la faune de France*, Nathan. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- Mayr, E.**, 1942. *Systematics and the Origin of Species*. Columbia University Press, New York.
- Mayr, E.**, 1967. The challenge of island faunas. *Australian Natural History* 15, 369-374.
- Mayr, E.**, 1973. *Animal Species and Evolution*. Harvard University Press, Cambridge.
- Mayr, E.**, 1996. What Is a Species, and What Is Not? *Philosophy of Science* 63, 262-277.
- Mazo, A.V., Sesé, C., Ruiz Bustos, A., Peña, J.A.**, 1985. Geología y paleontología de los yacimientos Plio-Pleistocenos de Huéscar (Depresión de Guadix-Baza, Granada). *Estudios Geológicos* 41, 467-493.
- Mcbrearty, S., Brooks, A.S.**, 2000. The revolution that wasn't: a new interpretation of the origin of modern human behavior. *Journal of Human Evolution* 39, 453-563.
- Meignen, L., Brugal, J.-P.**, 2001. Territorial exploitation, technical traditions and environment in a mid-altitude context: the Canalettes rockshelter (Grands Causses, France). In: Conard, N.J. (Ed.), *Settlement Dynamics of the Middle Paleolithic and Middle Stone Age*. Kerns Verlag, Tübingen, pp. 463-483.
- Mellars, P.**, 1996. *The Neanderthal Legacy: An Archaeological Perspective from Western Europe*. Princeton University Press, Princeton.
- Melo-Ferreira, J., Boursot, P., Randi, E., Kryukov, A., Suchentrunk, F., Ferrand, N., Alves, P.C.**, 2007. The rise and fall of the mountain hare (*Lepus timidus*) during Pleistocene glaciations: expansion and retreat with hybridization in the Iberian Peninsula. *Molecular Ecology* 16, 605-618.
- Melo-Ferreira, J., Alves, P.C., Rocha, J., Ferrand, N., Boursot, P.**, 2011. Interspecific X-Chromosome and Mitochondrial Dna Introgression in the Iberian Hare: Selection or Allele Surfing? *Evolution* 65, 1956-1968.
- Melo-Ferreira, J., Boursot, P., Carneiro, M., Esteves, P.J., Farelo, L., Alves, P.C.**, 2012. Recurrent introgression of mitochondrial DNA among hares (*Lepus* spp.) revealed by species-tree inference and coalescent simulations. *Systematic Biology* 61, 367-381.
- Mengoni, C., Mucci, N., Randi, E.**, 2015. Genetic diversity and no evidences of recent hybridization in the endemic Italian hare (*Lepus corsicanus*). *Conservation Genetics* 16, 477-489.
- Michel, V., Shen, G., Shen, C.-C., Wu, C.-C., Vérati, C., Gallet, S., Moncel, M.-H., Combier, J., Khatib, S., Manetti, M.**, 2013. Application of U/Th and 40Ar/39Ar Dating to Orgnac 3, a Late Acheulean and Early Middle Palaeolithic Site in Ardèche, France. *PLoS One* 8, e82394.
- Michel, V., Shen, C.-C., Woodhead, J., Hu, H.-M., Wu, C.-C., Moullé, P.-É., Khatib, S., Cauche, D., Moncel, M.-H., Valensi, P., Chou, Y.-M., Gallet, S., Echassoux, A., Orange, F., Lumley, H. de**, 2017. New dating evidence of the early presence of hominins in Southern Europe. *Scientific Reports* 7, 10074.
- Mills, I.H.**, 1955. The prenatal sex ratios in wild rabbits. *Journal of Endocrinology* 12, 9-11.
- Miracle, P.T., Brajković, D.**, 2010. The palaeoecological significance of the Pleistocene mammalian fauna from Veternica Cave, Croatia. Revision of the lagomorpha, canidae, mustelidae and felidae. *Geologia Croatica* 63, 207-224.

- Miracle, P.T., Mauch Lenardić, J., Brajković, D.,** 2010. Last glacial climates, "Refugia", and faunal change in Southeastern Europe: Mammalian assemblages from Veternica, Velika pećina, and Vindija caves (Croatia). *Quaternary International* 212, 137-148.
- Mitchell-Jones, A.J., Amori, G., Bogdanowicz, W., Krystufek, B., Reijnders, P.J.H., Spitzenberger, F., Stubbe, M., Thissen, J.B.M., Vohralik, V., Zima, J.,** 1999. *The atlas of European mammals*. Academic Press, London.
- Monaghan, P., Metcalfe, N.B.,** 1985. Group foraging in wild brown hares: effects of resource distribution and social status. *Animal Behaviour* 33, 993-999.
- Monnerot, M., Vigne, J.D., Biju-Duval, C., Casane, D., Callou, C., Hardy, C., Mougél, F., Soriguer, R., Dennebouy, N., Mounolou, J.C.,** 1994. Rabbit and man: genetic and historic approach. *Genetics Selection Evolution* 26, 167s-182s.
- Morel, P., Müller, W.,** 1997. *Un Campement magdalénien au bord du lac de Neuchâtel : étude archéozoologique (Hauterive-Champgréveyres, 11)*. Archéologie Neuchâteloise 23.
- Moullé, P.-É.,** 2012. La faune de grand mammifères de la grotte du Vallonet (Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes, France). Situation dans la seconde moitié du Pléistocène inférieur récent (Epivillafranchien). *Bulletin du Musée d'anthropologie préhistorique de Monaco* 52, 29-34.
- Muttoni, G., Scardia, G., Kent, D.V.,** 2010. Human migration into Europe during the late Early Pleistocene climate transition. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 296, 79-93.
- Myers, K.,** 1970. The rabbit in Australia. In: den Boer, P.J., Gradwell, G.R. (Eds.), *Dynamics of Populations: Proceedings of the Advanced Study Institute on Dynamics of Numbers in Populations*. Wageningen Centre of Agricultural Publishing and Documentation, Oosterbeek, pp. 478-506.
- Myers, K., Parer, I., Wood, D., Cooke, B.D.,** 1994. The rabbit in Australia. In: Thompson, H., King, C.M. (Eds.), *The European Rabbit: The History and Biology of a Successful Colonizer*. Oxford University Press, Oxford, pp. 108-204.
- Napierala, H.,** 2008. Viele Jäger sind des Hasen Tod? Magdalénienzeitliche Hasenjagd am Kesslerloch. *Mitteilungen der Gesellschaft für Urgeschichte* 17, 55-67.
- Needham, A.E.,** 1950. The Form-Transformation of the Abdomen of the Female Pea-Crab, *Pinnotheres pisum* Leach. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 137, 115-136.
- Nocchi, G., Sala, B.,** 1997a. *Oryctolagus burgi* n. sp. (Mammalia: Lagomorpha) from the Middle Pleistocene levels of Grotta Valdemino (Borgio Verezzi, Savona, north-west Italy). *Paleontologia i Evolució* 30-31, 19-38.
- Nocchi, G., Sala, B.,** 1997b. The fossil rabbit from Valdemino cave (Borgio Verezzi, Savona) in the context of western Europe Oryctolagini of Quaternary. *Palaeovertebrata* 26, 167-187.
- Ognev, S.I.,** 1940. *Mammals of the U.S.S.R. and adjacent countries. Vol. IV. Rodents*. Izvestii Akademii Nauk SSSR, Moscow.
- Ollivier, V., Nahapetyan, S., Roiron, P., Gabrielyan, I., Gasparyan, B., Chataigner, C., Joannin, S., Cornée, J.-J., Guillou, H., Scaillet, S., Munch, P., Krijgsman, W.,** 2010. Quaternary volcano-lacustrine patterns and palaeobotanical data in southern Armenia. *Quaternary International* 223-224, 312-326.
- O'Regan, H.J.,** 2008. The Iberian Peninsula – corridor or cul-de-sac? Mammalian faunal change and possible routes of dispersal in the last 2 million years. *Quaternary Science Reviews* 27, 2136-2144.
- Ozenda, P.,** 1994. *Végétation du continent européen*. Delachaux et Niestlé, Lausanne.
- Palacios, F.,** 1976. Descripción de una nueva especie de liebre (*Lepus castroviejoi*), endémica de la Cordillera Cantábrica. *Donana. Acta Vertebrata* 3, 205-223.
- Palacios, F.,** 1979. Análisis cromosómico, carga de DNA y electroforesis de las liebres españolas. *Doñana Acta Vertebrata* 6, 203-215.
- Palacios, F.,** 1996. Systematics of the indigenous hares of Italy traditionally identified as *Lepus europaeus* Pallas, 1778 (Mammalia: Leporidae). *Bonner Zoologische Beiträge* 46, 59-91.
- Palacios, F.,** 2009. Biometric and morphologic features of the species of the genus *Lepus* in Spain. *Mammalia* 53, 227-264.
- Palacios, F., Fernández, J.,** 1992. A new subspecies of hare from Majorca (Balearic Islands). *Mammalia* 56, 71-85.
- Palacios, F., López-Martínez, N.,** 1980. Morfología



## Bibliographie

- dentaria de las liebres europeas (Lagomorpha, Leporidae). *Doñana Acta Vertebrata* 7, 61-81.
- Palacios, F., Meijide, M.**, 1979. Distribución geográfica y hábitat de las liebres en la Península Ibérica. *Naturalia Hispanica* 19, 1-40.
- Palombo, M.R.**, 2008. *Insularity and its effects. Quaternary International* 182, 1-184.
- Pandolfi, L., Mannino, M.A., Talamo, S., Salari, L., Sanso, P., Sublimi Saponetti, S., Vacca, E., Vicari, D., Richards, M.P., Petronio, C.**, 2017. A reassessment of the infills and faunal assemblages of karst cavities known as ventarole in Salento (Apulia, Southern Italy): a multidisciplinary investigation on Cava Donno (Corigliano D'Otranto, Lecce). *Alpine and Mediterranean Quaternary* 30, 25-40.
- Parer, I.**, 1977. The population ecology of the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.), in a Mediterranean-type climate in New South Wales. *Australian Wildlife Research* 4, 171-205.
- Parer, I.**, 1982. Dispersal of the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus*, at Urana in New South Wales. *Australian Wildlife Research* 9, 427-441.
- Patnaik, R.**, 2002. Pliocene Leporidae (Lagomorpha, Mammalia) from the Upper Siwaliks of India: Implications for phylogenetic relationships. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22, 443-452.
- Paunović, M., Jambrešić, G.**, 1997. Review of the Results of Morphometric and Morphogenetic Analyses of Early Pleistocene Micromammals and Upper Pleistocene Cave Bears in Croatia. *Geologia Croatica* 50, 225-230.
- Paunović, M., Rabeder, G.**, 1996. Die altpleistozänen Kleinsäugerfaunen Razvodje und Tatinja draga in Süd-Kroatien. *Beiträge zur Paläontologie* 21, 69-84.
- Pavao, B., Stahl, P.W.**, 1999. Structural Density Assays of Leporid Skeletal Elements with Implications for Taphonomic, Actualistic and Archaeological Research. *Journal of Archaeological Science* 26, 53-66.
- Pavia, M., Zunino, M., Coltorti, M., Angelone, C., Arzarello, M., Bagnus, C., Bellucci, L., Colombero, S., Marcolini, F., Peretto, C., Petronio, C., Petrucci, M., Pieruccini, P., Sardella, R., Tema, E., Villier, B., Pavia, G.**, 2012. Stratigraphical and palaeontological data from the Early Pleistocene Pirro 10 site of Pirro Nord (Puglia, south eastern Italy). *Quaternary International* 267, 40-55.
- Peel, M.C., Finlayson, B.L., McMahon, T.A.**, 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences* 11, 1633-1644.
- Pelletier, M., Cochard, D., Boudadi-Maligne, M., Crochet, J.-Y., Bourguignon, L.**, 2015a. Lower Pleistocene leporids (Lagomorpha, Mammalia) in Western Europe: New data from the Bois-de-Riquet (Lézignan-la-Cèbe, Hérault, France). *Comptes Rendus Palevol* 14, 371-385.
- Pelletier, M., Royer, A., Holliday, T., Maureille, B.**, 2015b. Lièvre et lapin à Regourdou (Montignac-sur-Vézère, Dordogne, France): Études paléontologique et taphonomique de deux accumulations osseuses d'origine naturelle. *Paléo* 161-183.
- Pelletier, M., Brugal, J.-P., Cochard, D., Lenoble, A., Mallye, J.-B., Royer, A.**, 2016. Identifying fossil rabbit warrens: Insights from a taphonomical analysis of a modern warren. *Journal of Archaeological Science: Reports* 10, 331-344.
- Pelletier, M., Royer, A., Holliday, T.W., Discamps, E., Madelaine, S., Maureille, B.**, 2017. Rabbits in the grave! Consequences of bioturbation on the Neandertal "burial" at Regourdou (Montignac-sur-Vézère, Dordogne). *Journal of Human Evolution* 110, 1-17.
- Pérez, L.J., Machado, J., Hernández, C.M., Morales, J.V., Brugal, J.-P., Galván, B.**, 2015. Arqueozoología y arqueostratigrafía del yacimiento de El Salt (Alcoi, Alicante): contribución metodológica para el análisis del registro faunístico contenido en palimpsestos arqueológicos del Paleolítico medio. In: Sanchis Serra, A., Pascual Benito, J.L. (Eds.), *Preses petites i grups humans en el passat*, II Jornades d'Arqueozoologia del Museu de Prehistòria de València. Museu de Prehistòria de València, pp. 223-244.
- Pérez Ripoll, M.**, 2004. La consommation humaine des lapins pendant le Paléolithique dans la région de Valencia (Espagne) et l'étude des niveaux gravettiens de La Cova de les Cendres (Alicante). In: Brugal, J.-P., Desse, J. (Eds.), *Petits animaux et Sociétés humaines. Du complément alimentaire aux ressources utilitaires*, XXIVe rencontres internationales d'archéologie et d'histoire d'Antibes. APDCA, Antibes, pp. 191-206.
- Perez, S.I., Bernal, V., Gonzalez, P.N.**, 2006. Differences between sliding semi-landmark methods in geometric morphometrics, with an application to human craniofacial and dental variation. *Journal of Anatomy* 208, 769-784.

- Péroux, R.**, 1995. *Spécial lièvre d'Europe*. Bulletin Mensuel de l'Office National de Chasse.
- Petronio, C., Di Canzio, E., Salari, L.**, 2007. The Late Pleistocene and Holocene Mammals in Italy: new biochronological and paleoenvironmental data. *Palaeontographica Abteilung A* 279, 147-157.
- Petter, F.**, 1961. Elements d'une revision des lievres europeens et asiatiques du sous-genre *Lepus*. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 26, 30-40.
- Phillips, W.M.**, 1955. The Effect of Commercial Trapping on Rabbit Populations. *Annals of Applied Biology* 43, 247-257.
- Pielowski, Z.**, 1972. Home range and degree of residence of the European hare. *Acta Theriologica* 17, 93-103.
- Pierpaoli, M., Riga, F., Trocchi, V., Randi, E.**, 1999. Species distinction and evolutionary relationships of the Italian hare (*Lepus corsicanus*) as described by mitochondrial DNA sequencing. *Molecular Ecology* 8, 1805-1817.
- Polly, P., Macleod, N.**, 2008. Locomotion in fossil Carnivora: An application of eigensurface analysis for morphometric comparison of 3D surfaces. *Palaeontologia Electronica* 11, 1-13.
- Poplin, F.**, 1972. *Contribution à la morphologie et à la biométrie d'Alopex lagopus (Linné) et de Vulpes vulpes (Linné)*. Les renards d'Arcy-sur-Cure. Thèse de doctorat, Université Paris VI, Paris.
- Porter, S.T., Roussel, M., Soressi, M.**, 2016. A Simple Photogrammetry Rig for the Reliable Creation of 3D Artifact Models in the Field: Lithic Examples from the Early Upper Paleolithic Sequence of Les Cottés (France). *Advances in Archaeological Practice* 4, 71-86.
- Psathi, E.**, 2003. *Les sites moustériens de la Caverna delle Fate et de l'Arma delle Manie (Ligurie, Italie) : Étude paléontologique et archéozoologique des faunes des grands mammifères*. Thèse de doctorat, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- Qiu, Z.**, 1987. The Neogene mammalian faunas of Ertemte and Harr Obo in Inner Mongolia (Nei Mongol), China. 6. Hares and pikas - Lagomorpha: Leporidae and Ochotonidae. *Senckenbergiana Lethaea* 67, 375-399.
- Quilès, J., Crégut-Bonnoure, E.**, 2006. About the absence of cave bear in Provence (SE France) and the vallescure exception. *Scientific Annals, School of Geology, Aristotle University of Thessaloniki* 98, 109-122.
- R Development Core Team**, 2011. *R: a Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienne.
- Ramade, F.**, 1991. *Éléments d'écologie : Écologie fondamentale*. McGraw-Hill, Paris.
- Raposo, L., Cardoso, J.L.**, 1998. Las industrias líticas de la Gruta Nova de Columbeira (Bombarral, Portugal) en el contexto del Musteriense Final de la Península Ibérica. *Trabajos de Prehistoria* 55, 39-62.
- Reyment, R.A.**, 1991. *Multidimensional Palaeobiology*. Pergamon Press, New York.
- Richards, M.P., Trinkaus, E.**, 2009. Isotopic evidence for the diets of European Neanderthals and early modern humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106, 16034-16039.
- Rillardon, M., Brugal, J.-P.**, 2014. What about the Broad Spectrum Revolution? Subsistence strategy of hunter-gatherers in Southeast France between 20 and 8 ka BP. *Quaternary International* 337, 129-153.
- Rivals, F., Uzunidis, A., Sanz, M., Daura, J.**, 2017. Faunal dietary response to the Heinrich Event 4 in southwestern Europe. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 473, 123-130.
- Robinson, T.J., Matthee, C.A.**, 2005. Phylogeny and evolutionary origins of the Leporidae: a review of cytogenetics, molecular analyses and a supermatrix analysis. *Mammal Review* 35, 231-247.
- Rodríguez, J., Burjachs, F., Cuenca-Bescós, G., García, N., Van der Made, J., Pérez González, A., Blain, H.-A., Expósito, I., López-García, J.M., García Antón, M., Allué, E., Cáceres, I., Huguet, R., Mosquera, M., Ollé, A., Rosell, J., Parés, J.M., Rodríguez, X.P., Díez, C., Rofes, J., Sala, R., Saladié, P., Vallverdú, J., Bennisar, M.L., Blasco, R., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E.**, 2011. One million years of cultural evolution in a stable environment at Atapuerca (Burgos, Spain). *Quaternary Science Reviews* 30, 1396-1412.
- Rodríguez-Hidalgo, A., Lloveras, L., Moreno-García, M., Saladié, P., Canals, A., Nadal, J.**, 2013. Feeding behaviour and taphonomic characterization of non-ingested rabbit remains produced by the Iberian lynx (*Lynx pardinus*). *Journal of Archaeological Science* 40, 3031-3045.

- Rodríguez-Hidalgo, A., Saladié, P., Marín, J., Canals, A.**, 2015. Expansion of the referential framework for the rabbit fossil accumulations generated by Iberian lynx. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 418, 1-11.
- Roger, J.**, 1974. *Paléontologie générale*. Masson et Cie, Paris.
- Rohlf, F.J.**, 2010a. tpsDig. In: *Department of Ecology and Evolution*, State University of New York at Stony Brook, New York.
- Rohlf, F.J.**, 2010b. RelativeWarps. In: *Department of Ecology and Evolution*, State University of New York at Stony Brook, New York.
- Rohlf, F.J., Slice, D.**, 1990. Extensions of the Procrustes Method for the Optimal Superimposition of Landmarks. *Systematic Zoology* 39, 40-59.
- Rosado-Méndez, N.Y., Lloveras, L., Daura, J., Nadal, J., Sanz, M.**, 2014. Predator Agents and Leporid Accumulations: the Case of Terrasses de la Riera dels Canyars (Gavà, Barcelona, Spain). *Journal of Archaeological Method and Theory* 22, 980-1005.
- Rouzaud, F., Soulier, M., Brugal, J.-P., Jaubert, J.**, 1990. L'Igüe des Rameaux (Saint-Antonin-Noble-Val, Tarn-et-Garonne). Un nouveau gisement du Pléistocène moyen : premiers résultats. *Paléo* 2, 89-106.
- Royer, A.**, 2013. *Etude paléoenvironnementale et paléoclimatique du Pléistocène supérieur du Sud-Ouest de la France, à partir d'analyses comparées d'associations fauniques et de biogéochimies effectuées sur les micromammifères*. Thèse de doctorat, Ecole Pratique des Hautes Etudes.
- Royer, A., Montuire, S., Legendre, S., Discamps, E., Jeannet, M., Lécuyer, C.**, 2016. Investigating the Influence of Climate Changes on Rodent Communities at a Regional-Scale (MIS 1-3, Southwestern France). *PLoS One* 11, e0145600.
- Rufà, A., Blasco, R., Rivals, F., Rosell, J.**, 2014. Leporids as a potential resource for predators (hominins, mammalian carnivores, raptors): An example of mixed contribution from level III of Teixonerres Cave (MIS 3, Barcelona, Spain). *Comptes Rendus Palevol* 13, 665-680.
- Rufà, A., Blasco, R., Rosell, J., Vaquero, M.**, 2017. What is going on at the Molí del Salt site? A zooarchaeological approach to the last hunter-gatherers from South Catalonia. *Historical Biology*, 1-21.
- Rukovsky, N.N., Kupriyanov, A.G.**, 1972. Some peculiarities of distribution and ecology of *Canis lupus* in the Onega peninsula. *Zoologicheskii Zhurnal* 31, 1593-1596.
- Sala, B., Masini, F.**, 2007. Late Pliocene and Pleistocene small mammal chronology in the Italian peninsula. *Quaternary International* 160, 4-16.
- Sánchez Goñi, M.F., Eynaud, F., Turon, J.L., Shackleton, N.J.**, 1999. High resolution palynological record off the Iberian margin: direct land-sea correlation for the Last Interglacial complex. *Earth and Planetary Science Letters* 171, 123-137.
- Sánchez Goñi, M.F., Landais, A., Fletcher, W.J., Naughton, F., Desprat, S., Duprat, J.**, 2008. Contrasting impacts of Dansgaard-Oeschger events over a western European latitudinal transect modulated by orbital parameters. *Quaternary Science Reviews* 27, 1136-1151.
- Sanchis, A.**, 2000. Los restos de *Oryctolagus cuniculus* en las tafocenosis de *Bubo bubo* y *Vulpes vulpes* y su aplicación a la caracterización del registro faunístico arqueológico. *Saguntum* 32, 31-50.
- Sanchis, A.**, 2010. *Los Lagomorphos del Paleolítico Medio de la region central y suboriental del Mediterraneo Ibérico, Caracterización tafonomica y taxonómica*. Thèse de doctorat, Université de Valence, Valence.
- Sanchis, A.**, 2012. *Los lagomorfos del Paleolítico medio en la vertiente mediterránea ibérica: Humanos y otros predadores como agentes de aporte y alteración de los restos óseos en yacimientos arqueológicos*, Serie de Trabajos varios. Servicio de Investigación prehistórica - Museo de Prehistoria de Valencia, Valencia.
- Sanchis, A., Fernández Peris, J.**, 2008. Procesado y consumo antrópico de conejo en la Cova del Bolomor (Tavernes de la Vallidigna, Valencia). El nivel XVIIIc (ca 350 ka). *Complutum* 19, 25-46.
- Sanchis, A., Fernández Peris, J.**, 2011. Nuevos datos sobre la presencia de lepus en el pleistoceno medio y superior del Mediterráneo Ibérico: La Cova del Bolomor (Valencia). *Saguntum* 43, 9-20.
- Sanchis, A., Pascual Benito, J.L.**, 2011. Análisis de las acumulaciones óseas de una guarida de pequeños mamíferos carnívoros (Sitjar Baix, Onda, Castellón): implicaciones arqueológicas. *Archaeofauna* 20, 47-71.



- Sanchis, A., Real, C., Pérez Ripoll, M., Villaverde, V.**, 2016. El conejo en la subsistencia humana del Paleolítico superior inicial en la zona central del Mediterráneo ibérico. In: Lloveras, L., Rissech, C., Nadal, J., Fullola, J.M. (Eds.), *What bones tell us / El que ens expliquen els ossos*. Universitat de Barcelona, Barcelona, pp. 145-156.
- Sanchis, A., Real, C., Morales Pérez, J.V., Pérez Ripoll, M., Tormo Cuñat, C., Carrión, Y., Pérez Jordá, G., Ribera Gómez, A., Bolufer Marqués, J., Villaverde, V.**, 2014. Towards the identification of a new taphonomic agent: An analysis of bone accumulations obtained from modern Egyptian vulture (*Neophron percnopterus*) nests. *Quaternary International* 330, 136-149.
- Sarrión, I.**, 1983. La faune wurmiense de la Cueva de San Antón, Villanueva de Viver (Castellón). *Spélaion* 2, 23-37.
- Sarrión, I.**, 1984. Nota preliminar sobre yacimientos paleontológicos pleistocénicos en la Ribera Baixa: Valencia. *Cuadernos de Geografía* 35, 163-174.
- Sarrión, I., Aura, J.E., Pascual Benito, J.L., Tiffagom, M., Sanchis Serra, A.**, 2008. Primeros datos acerca de la ocupación prehistórica de la cueva de los Murciélagos. In: Sendra, A., Ballester, A. (Eds.), *Les Rodanes, un paraje de cuevas y simas (Vilamarxant, València)*. Generalitat Valenciana. Federació d'Espeleologia de la Comunitat Valenciana, pp. 139-141.
- Sawaura, R., Sawada, J., Sato, T., Suzuki, T., Sasaki, K.**, 2018. Late Pleistocene hares of the Japanese archipelago: Paleobiogeographic implication at the Last Glacial Maximum. *International Journal of Osteoarchaeology* 28, 179-187.
- Schaller, G.B.**, 1963. *The Mountain Gorilla: Ecology and Behavior*. University of Chicago Press, Chicago.
- Schneider, E.**, 1978. *Der Feldhase: Biologie, Verhalten, Hege und Jagd*. BLV Verlagsgesellschaft, Munich.
- Schreuder, A.**, 1937. *Hypolagus* From the Tegelen Clay; With a Note On Recent Nesolagus. *Archives Néerlandaises de Zoologie* 2, 225-239.
- Schreve, D.C.**, 1998. *Mammalian biostratigraphy of the later Middle Pleistocene in Britain*. Thèse de doctorat, Université de Londres, Londres.
- Schreve, D.C.**, 2001. Differentiation of the British late Middle Pleistocene interglacials: the evidence from mammalian biostratigraphy. *Quaternary Science Reviews* 20, 1693-1705.
- Scott, K.**, 1986. The large mammal fauna. In: Callow, P., Cornford, J.M. (Eds.), *La Cotte de St. Brelade, 1961-1978: Excavations by C.B.M. McBurney*. Geo Books, Norwich, pp. 109-128.
- Seiskari, P.**, 1957. Winter home range of the snow hare. *Suomen Riista* 11, 101-108.
- Séronie-Vivien, M.-R.**, 1994. Données sur le lapin azilien. Le matériel du gisement de Pégourié, Caniac-du-Causse (Lot). *Bulletin de la Société préhistorique française* 91, 378-384.
- Sesé, C., Sevilla, P.**, 1996. Los micromamíferos del Cuaternario peninsular español: cronoestratigrafía e implicaciones bioestratigráficas. *Revista española de paleontología* Special Issue 1, 278-287.
- Sever, Z., Mendelssohn, H.**, 1988. Copulation as a possible mechanism to maintain monogamy in porcupines, *Hystrix indica*. *Animal Behaviour* 36, 1541-1542.
- Sharples, C.M., Fa, J.E., Bell, D.J.**, 1996. Geographical variation in size in the European rabbit *Oryctolagus cuniculus* (Lagomorpha: Leporidae) in Western Europe and North Africa. *Zoological Journal of the Linnean Society* 117, 141-158.
- Shepherd, R.C.H., Nolan, I.F., Edmonds, J.W.**, 1978. A Review of Methods to Capture Live Wild Rabbits in Victoria. *Journal of Wildlife Management* 42, 179-184.
- Shepherd, R.C.H., Edmonds, J.W., Nolan, I.F.**, 1981. Observations on Variations in the Sex Ratios of Wild Rabbits, *Oryctolagus cuniculus* (L.), in Victoria. *Australian Wildlife Research* 8, 361-367.
- Smith, A.T., Johnston, C.H.**, 2008a. *Lepus timidus*. *The IUCN Red List of Threatened Species*, e.T11791A3306541.
- Smith, A.T., Johnston, C.H.**, 2008b. *Lepus castroviejoi*. *The IUCN Red List of Threatened Species*, e.T11797A3308936.
- Smith, A.T., Johnston, C.H.**, 2008c. *Lepus europaeus*. *The IUCN Red List of Threatened Species*, e.T41280A1043069.
- Smith, A.T., Johnston, C.H.**, 2008d. *Lepus granatensis*. *The IUCN Red List of Threatened Species*, e.T41306A10437192.
- Smith, A.T., Johnston, C.H., Alves, P.C., Hackländer, K.**, 2017. *Lagomorphs: Pikas, Rabbits, and Hares of the World*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.

- Smith, G.C., Pugh, B., Trout, R.C.**, 1995. Age and sex bias in samples of wild rabbits, *Oryctolagus cuniculus*, from wild populations in southern England. *New Zealand Journal of Zoology* 22, 115-121.
- Smith, S., Sandoval-Castellanos, E., Lagerholm, V.K., Napierala, H., Sablin, M., Von Seth, J., Fladerer, F.A., Germonpré, M., Wojtal, P., Miller, R., Stewart, J.R., Dalén, L.**, 2017. Nonreceding hare lines: genetic continuity since the Late Pleistocene in European mountain hares (*Lepus timidus*). *Biological Journal of the Linnean Society* 120, 891-908.
- Sommer, R.S., Benecke, N.**, 2006. Late Pleistocene and Holocene development of the felid fauna (Felidae) of Europe: a review. *Journal of Zoology* 269, 7-19.
- Sommer, R.S., Nadachowski, A.**, 2006. Glacial refugia of mammals in Europe: evidence from fossil records. *Mammal Review* 36, 251-265.
- Soriguer, R.C.**, 1981. Estructura de sexos y edades en una población de conejos (*Oryctolagus cuniculus* L.) de Andalucía Occidental. *Doñana Acta Vertebrata* 8, 225-23.
- Soriguer, R.C.**, 1983. El conejo : papel ecologico y estrategia de vida en los ecosistemas mediterráneos. In: *Actas Del XV Congreso Internacional de Fauna Cinegetica y Silvestre*. Trujillo, Cáceres, Spain, pp. 517-543.
- Spratt, R.M., Lisiecki, L.E.**, 2016. A Late Pleistocene sea level stack. *Climate of the Past* 12, 1079-1092.
- Stamatis, C., Suchentrunk, F., Moutou, K.A., Giacometti, M., Haerer, G., Djan, M., Vapa, L., Vukovic, M., Tvrtković, N., Sert, H., Alves, P.C., Mamuris, Z.**, 2009. Phylogeography of the brown hare (*Lepus europaeus*) in Europe: a legacy of south-eastern Mediterranean refugia? *Journal of Biogeography* 36, 515-528.
- Stampfli, H.R.**, 1983. *Risliisberghöhle: Archäologie und Ökologie einer Fundstelle aus dem Spätmagdalénien bei Oensingen im Solothurner Jura*, Academia Helvetica. Verlag Paul Haupt, Bern.
- Stephens, M.N.**, 1952. Seasonal observations on the Wild Rabbit (*Oryctolagus cuniculus cuniculus* L.) in West Wales. *Proceedings of the Zoological Society of London* 122, 417-434.
- Stiner, M.C.**, 1994. *Honor among thieves: A zooarchaeological study of neandertal ecology*, Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Stiner, M.C., Munro, N.D., Surovell, T.A., Tchernov, E., Bar-Yosef, O.**, 1999. Paleolithic Population Growth Pulses Evidenced by Small Animal Exploitation. *Science* 283, 190-194.
- Stiner, M.C., Munro, N.D., Surovell, T.**, 2000. The Tortoise and the Hare. Small-Game Use, the Broad-Spectrum Revolution, and Paleolithic Demography. *Current Anthropology* 41, 39-79.
- Stringer, C.**, 2002. Modern human origins: progress and prospects. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 357, 563-579.
- Stringer, C.B., Andrews, P.**, 1988. Genetic and fossil evidence for the origin of modern humans. *Science* 239, 1263-1268.
- Suchentrunk, F., Alkon, P.U., Willing, R., Yom-Tov, Y.**, 2000. Epigenetic dental variability of Israeli hares (*Lepus* sp.): ecogenetic or phylogenetic causation? *Journal of Zoology* 252, 503-515.
- Suchentrunk, F., Mamuris, Z., Sfougaris, A.I., Stamatis, C.**, 2003. Biochemical Genetic Variability in Brown Hares (*Lepus europaeus*) from Greece. *Biochemical Genetics* 41, 127-140.
- Sulkava, S.**, 1966. Feeding habits of the eagle owl (*Bubo bubo*) in Finland. *Suomen Riista* 18, 145-156.
- Sulkava, S., Huhtala, K., Rajala, P.**, 1984. Diet and breeding success of the Golden Eagle in Finland 1958-82. *Annales Zoologici Fennici* 21, 283-286.
- Summer, T.A., Riddle, A.T.R.**, 2008. A Virtual Paleolithic: Assays in Photogrammetric Three-Dimensional Artifact Modelling. *PaleoAnthropology*, 158-169.
- Szalay, F.S.**, 1994. *Evolutionary History of the Marsupials and an Analysis of Osteological Characters*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Tagliacozzo, A., Zeppieri, F., Fiore, I., Spinapolice, E., Del Lucchese, A.**, 2012. Archaeozoological evidence of subsistence strategies during the Gravettian at Riparo Mochi (Balzi Rossi, Ventimiglia, Imperia - Italy). *Quaternary International* 252, 142-154.
- Tagliacozzo, A., Romandini, M., Fiore, I., Gala, M., Peresani, M.**, 2013. Animal Exploitation Strategies during the Uluzzian at Grotta di Fumane (Verona, Italy). In: Clark, J.L., Speth, J.D. (Eds.), *Zooarchaeology and Modern Human Origins, Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology*. Springer, Dordrecht, pp. 129-150.



- Tapper, S.C., Barnes, R.F.W.**, 1986. Influence of Farming Practice on the Ecology of the Brown Hare (*Lepus europaeus*). *Journal of Applied Ecology* 23, 39-52.
- Taylor, J., Freedman, L., Olivier, T.J., McCluskey, J.**, 1977. Morphometric Distances between Australian Wild Rabbit Populations. *Australian Journal of Zoology* 25, 721-732.
- Terzea, E.**, 1996. Biochronology of the Pleistocene deposits at Betfia (Bihor, Romania). *Acta Zoologica Cracoviensia* 39, 531-540.
- Texier, P.-J., Brugal, J.-P., Desclaux, E., Lemorini, C., López-Sáez, J.A., Thery, I., Wilson, L.**, 2003. La Combette (Bonnieux, Vaucluse, France): a Mousterian sequence in the Luberon mountain chain, between the plains of the Durance and Calavon rivers. *Preistoria Alpina* 39, 1-14.
- Texier, P.-J., Renault-Miskovsky, J., Desclaux, E., Lumley, M.-A.D., Porraz, G., Tomasso, A.**, 2011. L'abri Pié Lombard à Tourrettes-sur-Loup (Alpes-Maritimes) : Anciennes fouilles, Nouvelles données. *Bulletin du Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco* 51, 19-49.
- Thompson, H.V., Armour, C.J.**, 1951. Control of the European rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.). An experiment to compare the efficiency of gin trapping, ferreting and cyanide gas. *Annals of Applied Biology* 38, 464-474.
- Thulin, C.-G.**, 2003. The distribution of mountain hares *Lepus timidus* in Europe: a challenge from brown hares *L. europaeus*? *Mammal Review* 33, 29-42.
- Thulin, C.-G., Fang, M., Averianov, A.O.**, 2006a. Introgression from *Lepus europaeus* to *L. timidus* in Russia revealed by mitochondrial single nucleotide polymorphisms and nuclear microsatellites. *Hereditas* 143, 68-76.
- Thulin, C.-G., Stone, J., Tegelström, H., Walker, C.W.**, 2006b. Species assignment and hybrid identification among Scandinavian hares *Lepus europaeus* and *L. timidus*. *Wildlife Biology* 12, 29-38.
- Tong, H., Shang, H., Zhang, S., Liu, J., Chen, F., Wu, X., Li, Q.**, 2006. Mammalian biostratigraphy of Tianyuan Cave, compared with that of Upper Cave at Zhoukoudian (Choukoutien). *Acta Anthropologica Sinica* 25, 68-81.
- Trinkaus, E.**, 1986. The Neandertals and Modern Human Origins. *Annual Review of Anthropology* 15, 193-218.
- Trinkaus, E.**, 2007. European early modern humans and the fate of the Neandertals. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104, 7367-7372.
- Trocchi, V., Riga, F.**, 2005. *I lagomorfi in Italia: Linee guida per la conservazione e gestione*, Documenti Tecnici. Istituto nazionale per la fauna selvatica.
- Turesson, G.**, 1922. The Species and the Variety as Ecological Units. *Hereditas* 3, 100-113.
- Tzedakis, P.C., Roucoux, K.H., Abreu, L. de, Shackleton, N.J.**, 2004. The Duration of Forest Stages in Southern Europe and Interglacial Climate Variability. *Science* 306, 2231-2235.
- Uzunidis, A.**, 2017. *Grands herbivores de la fin du Pléistocène moyen au début du Pléistocène supérieur dans le sud de la France. Implications anthropologiques pour la lignée néandertalienne*. Thèse de doctorat, Aix-Marseille Université, Aix-en-Provence.
- Valensi, P.**, 2009. Evolution des peuplements mammaliens en Europe méditerranéenne occidentale durant le Pléistocène moyen et supérieur. Un exemple régional : les Alpes du Sud françaises et italiennes. *Quaternaire* 20, 551-567.
- Valensi, P., Bailon, S., Michel, V., Desclaux, E., Rousseau, L., Onoratini, G., Genty, D., Blamart, D., Lumley, H. de**, 2007. Cadre climatique et environnemental des acheuléens de la grotte du Lazaret, à Nice. Données paléontologiques, biogéochimiques et radiométriques établies sur les faunes de vertébrés et d'invertébrés. *ArcheoSciences. Revue d'archéométrie* 31, 137-150.
- van der Meulen, A.J.**, 1973. Middle Pleistocene smaller Mammals from the Monte Peglia (Orvieto, Italy) with special reference to the phylogeny of *Microtus* (Rodentia). *Quaternaria* 17, 1-144.
- Van Meerbeeck, C.J., Renssen, H., Roche, D.M., Wohlfarth, B., Bohncke, S.J.P., Bos, J.A.A., Engels, S., Helmens, K.F., Sánchez-Goñi, M.F., Svensson, A., Vandenberghe, J.**, 2011. The nature of MIS 3 stadial-interstadial transitions in Europe: New insights from model-data comparisons. *Quaternary Science Reviews* 30, 3618-3637.
- Veitschegger, K., Fladerer, F.A., Nagel, D.**, 2015. A Late Pleistocene to Holocene succession of leporid species in the southern Vienna Basin (Austria). *Comptes Rendus Palevol* 14, 403-410.
- Vernet, J.-L.**, 1993. Le milieu au Paléolithique moyen sur les Grands Causses. Analyse anthracologique

## Bibliographie

- de l'abri des Canalettes. In: Meignen, L. (Ed.), *L'abri des Canalettes: un habitat moustérien sur les grands Causses (Nant, Aveyron). Fouilles 1980-1986*. CNRS editions, Paris, pp. 63-70.
- Vianey-Liaud, M., Gomes-Rodrigues, H., Michaux, J.**, 2011. L'espèce en paléontologie : de l'utilisation du binôme linnéen chez les rongeurs fossiles (Mammalia, Rodentia). *Comptes Rendus Palevol* 10, 117-131.
- Vigne, J.-D.**, 1988. Données préliminaires sur l'histoire du peuplement mammalien de l'îlot de Zembra (Tunisie). *Mammalia* 52, 567-574.
- Vigne, J.-D.**, 1992. Zooarchaeology and the biogeographical history of the mammals of Corsica and Sardinia since the last ice age. *Mammal Review* 22, 87-96.
- Vigne, J.-D., Thibault, J.-C., Cheylan, G.**, 1994. Les effets des activités humaines sur certains peuplements de l'île Lavezzi : Mammifères, Oiseaux, Invertébrés. In: Vigne, J.-D. (Ed.), *L'île Lavezzi. Homme, Animaux, Archéologie et Marginalité (XIII-XXe Siècles, Bonifacio, Corse)*. CNRS Editions, Paris, pp. 235-243.
- Villa, P., Sánchez Goñi, M.F., Cuenca-Bescós, G., Grün, R., Ajas, A., García Pimienta, J.C., Lees, W.**, 2010. The archaeology and paleoenvironment of an Upper Pleistocene hyena den: An integrated approach. *Journal of Archaeological Science* 37, 919-935.
- Villaverde, V., Martínez-Valle, R., Guillem, P.M., Fumanal, M.P.**, 1996. Mobility and the role of small game in the Middle Paleolithic of the central region of the Spanish Mediterranean. In: Carbonell, E., Vaquero, M. (Eds.), *The Last Neandertals, the First Anatomically Modern Humans*. Tarragona, pp. 267-288.
- Villaverde, V., Real, C., Roman, D., Albert, R.M., Badal, E., Bel, M.Á., Bergadà, M.M., de Oliveira, P., Eixea, A., Esteban, I., Martínez-Alfaro, Á., Martínez-Varea, C.M., Pérez-Ripoll, M.**, sous presse. The early Upper Palaeolithic of Cova de les Cendres (Alicante, Spain). *Quaternary International*.
- Vismara, P., Riga, F., Sala, B., Trocchi, V.**, 2014. Paleobiogeografia di *Lepus corsicanus*. In: Imperio, S., Mazzaracca, S., Preatoni, D.G. (Eds.), *IX Congresso Italiano Di Teriologia*. Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy, Civitella Alfedena, p. 35.
- Voelker, A.H.L.**, 2002. Global distribution of centennial-scale records for Marine Isotope Stage (MIS) 3: a database. *Quaternary Science Reviews* 21, 1185-1212.
- von den Driesch, A.**, 1976. *A guide to the measurement of animal bones from archaeological sites*. Peabody Museum of Archaeology and Ethnology, Harvard University.
- von Holst, D., Hutzelmeyer, H., Kaetzke, P., Khaschei, M., Schönheiter, R.**, 1999. Social rank, stress, fitness, and life expectancy in wild rabbits. *Naturwissenschaften* 86, 388-393.
- Vremir, M.M., Ridush, B.**, 2005. The Emine-Bair-Khosar "Mega Trap" (Ukraine). *Mitteilungen der Kommission für Quartärforschung der österreichischen Akademie der Wissenschaften* 14, 235-239.
- Walhovd, H.**, 1965. Age criteria of the mountain hare (*Lepus timidus* L.) with analyses of age and sex ratios, body weights and growth in some Norwegian populations. *Meddelelser fra Statens Viltundersøkelse* 22, 1-57.
- Waltari, E., Cook, J.A.**, 2005. Hares on ice: phylogeography and historical demographics of *Lepus arcticus*, *L. othus*, and *L. timidus* (Mammalia: Lagomorpha). *Molecular Ecology* 14, 3005-3016.
- Watson, J.W.**, 1957. Reproduction of the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.) in Hawke's Bay, New Zealand. *New Zealand Journal of Science* 38, 451-482.
- Webb, N.J.**, 1993. Growth and mortality in juvenile European wild rabbits (*Oryctolagus cuniculus*). *Journal of Zoology* 230, 665-677.
- Wenban-Smith, F.F., Stafford, E., Bates, M.R.**, 2012. *Prehistoric Ebbsfleet: excavations and research in advance of High Speed 1 and STDR 4*. Oxford Wessex Archaeology, Oxford.
- Wojtal, P., Wilczyński, J., Bocheński, Z.M., Svoboda, J.A.**, 2012. The scene of spectacular feasts: Animal remains from Pavlov I south-east, the Czech Republic. *Quaternary International* 252, 122-141.
- Wolff, E.W., Chappellaz, J., Blunier, T., Rasmussen, S.O., Svensson, A.**, 2010. Millennial-scale variability during the last glacial: The ice core record. *Quaternary Science Reviews* 29, 2828-2838.
- Yokoyama, Y., Nguyen, H.-V., Quaegebeur, J.-P., Jean-Pierre, F.**, 1987. Datation par la spectrométrie gamma non destructive et la résonance de spin électronique (E.S.R.) du remplissage de la grotte Tournal à Bize (Aude). *Cypselia* 6, 145-149.

- Yravedra, J., Andrés-Chaín, M., Cacho, C., Martos, J.A., Marquer, L., Avezuela, B., Jordá-Pardo, J., Martín-Lerma, I., Sesé, C., Valdivia, J.,** 2018. Recurrent Magdalenian occupation in the interior of the Iberian Peninsula: new insights from the archaeological site of La Peña de Estebanvela (Segovia, Spain). *Archaeological and Anthropological Sciences*, 1-13.
- Zampetti, D., Caloi, L., Chilardi, S., Palombo, M.R.,** 2000. Le peuplement de la Sicile pendant le Pléistocène : l'Homme et les Faunes. In: Mashkour, M., Choyke, A.M., Buitenhuis, H., Poplin, F. (Eds.), *Proceedings of the fourth international symposium on the archaeozoology of southwestern Asia and adjacent areas*. ICAZ - Archaeozoology of the Near East, IV A., ARC - Publicatie 32, Groningen, pp. 18-38.
- Zhuowei, T., Kotsakis, T.,** 2008. Tardiglacial micromammals of Riparo Salvini (Latium, Central Italy). *Geologica Romana* 41, 125-132.
- Zilhão, J.,** 2000. The Ebro frontier: a model for the late extinction of Iberian Neanderthals. In: Stringer, C.B., Barton, R.N.E., Finlayson, C. (Eds.), *Neanderthals on the Edge: 150th Anniversary Conference of the Forbes' Quarry Discovery*, Gibraltar. Oxford books, Oxford, pp. 111-121.
- Zilhão, J.,** 2011. Aliens from Outer Time? Why the "Human Revolution" Is Wrong, and Where Do We Go from Here?. In: Condemi, S., Weniger, G.-C. (Eds.), *Continuity and Discontinuity in the Peopling of Europe*, Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology. Springer, Dordrecht, pp. 331-366.
- Zilhão, J., Davis, S.J.M., Duarte, C., Soares, A.M.M., Steier, P., Wild, E.,** 2010. Pego do Diabo (Loures, Portugal): Dating the Emergence of Anatomical Modernity in Westernmost Eurasia. *PLoS One* 5, e8880.
- Zilhão, J., Ajas, A., Badal, E., Burow, C., Kehl, M., López-Sáez, J.A., Pimenta, C., Preece, R.C., Sanchis, A., Sanz, M., Weniger, G.-C., White, D., Wood, R., Angelucci, D.E., Villaverde, V., Zapata, J.,** 2016. Cueva Antón: A multi-proxy MIS 3 to MIS 5a paleoenvironmental record for SE Iberia. *Quaternary Science Reviews* 146, 251-273.
- Zilhão, J., Anesin, D., Aubry, T., Badal, E., Cabanes, D., Kehl, M., Klasen, N., Lucena, A., Martín-Lerma, I., Martínez, S., Matias, H., Susini, D., Steier, P., Wild, E.M., Angelucci, D.E., Villaverde, V., Zapata, J.,** 2017. Precise dating of the Middle-to-Upper Paleolithic transition in Murcia (Spain) supports late Neandertal persistence in Iberia. *Heliyon* 3, e00435.
- Zuninos, S.,** 1985. *Évolution morphologique du lapin (Oryctolagus cuniculus L., 1758) dans quelques populations autochtones et introduites*. Mémoires et travaux de l'Institut de Montpellier de l'École pratique des hautes études, Montpellier.







# Table des matières

<b>Remerciements</b> .....	3
<b>Sommaire</b> .....	9

---

## Chapitre 1 - Contexte d'étude et Problématique

Introduction générale .....	13
<b>I. Contexte systématique des Léporidés</b> .....	15
1. Origine des lapins européens .....	15
2. Origine des lièvres européens .....	18
<b>II. Problématiques</b> .....	19

---

## Chapitre 2 - Matériel et Méthodes

<b>I. Matériel</b> .....	25
1. Les populations actuelles de lapins (Genre <i>Oryctolagus</i> ).....	26
2. Les lièvres actuels (Genre <i>Lepus</i> ).....	28
3. Les gisements étudiés.....	28
<b>II. Méthodes</b> .....	34
1. Ostéométrie .....	34
2. Morphométrie géométrique .....	35
a. Acquisition des données pour la morphométrie géométrique 2D : la p3.....	36
b. Acquisition des données pour la morphométrie géométrique 3D : le calcaneus.....	38
3. Tests statistiques .....	42

---

## Chapitre 3 - Eco-éthologie et Variabilité des léporidés actuels

<b>I. Eco-éthologie générale</b> .....	47
1. Le lapin de Garenne ( <i>Oryctolagus cuniculus</i> Linnaeus, 1758) .....	47
a. Répartition géographique.....	47
b. Habitat et organisation sociale .....	48
c. Sous-espèces.....	48
d. Dimorphisme sexuel.....	49
e. Taille corporelle .....	50
2. Les lièvres du pourtour méditerranéen (genre <i>Lepus</i> Linnaeus, 1758).....	51
a. Le lièvre variable ( <i>Lepus timidus</i> Linnaeus, 1758).....	52

b. <i>Le lièvre d'Europe (Lepus europaeus Pallas, 1778)</i> .....	53
c. <i>Le lièvre ibérique (Lepus granatensis Rosenhauer, 1856)</i> .....	53
d. <i>Le lièvre des Apennins (Lepus corsicanus de Winton, 1898)</i> .....	54
e. <i>Le lièvre des Monts Cantabriques (Lepus castroviejo Palacios, 1976)</i> .....	54
f. <i>Le lièvre du Cap (Lepus capensis Linnaeus, 1758)</i> .....	54
g. <i>Morphologie dentaire des lièvres méditerranéens</i> .....	55
3. Conclusions éco-éthologiques et implications pour le registre fossile .....	56
<b>II. Référentiel actualiste : de nouveaux résultats</b> .....	58
1. Le lapin de Garenne .....	58
a. <i>Dimorphisme sexuel</i> .....	58
b. <i>Variation géographique de taille corporelle</i> .....	59
c. <i>Morphométrie géométrique 2D sur la p3</i> .....	60
d. <i>Morphométrie géométrique 3D sur le calcanéus</i> .....	63
2. Les lièvres du pourtour méditerranéen .....	65
a. <i>Variation de taille corporelle</i> .....	65
b. <i>Morphométrie géométrique 2D sur la p3</i> .....	66
<b>III. Conclusions</b> .....	70
1. Les lapins actuels .....	70
2. Les lièvres actuels .....	71

## Chapitre 4 - Les populations fossiles

<b>I. Les léporidés du Pléistocène inférieur</b> .....	75
1. Le genre <i>Oryctolagus</i> .....	75
a. <i>Ostéométrie</i> .....	75
b. <i>Morphométrie géométrique 2D sur la p3</i> .....	77
c. <i>Morphométrie géométrique 3D sur le calcanéus</i> .....	80
2. Le genre <i>Lepus</i> .....	84
a. <i>Le matériel du Bois-de-Riquet</i> .....	84
b. <i>Le matériel de Pirro Nord 13</i> .....	85
c. <i>Le matériel de la grotte du Vallonnet</i> .....	85
<b>II. Les léporidés du Pléistocène moyen</b> .....	86

1. Le genre <i>Oryctolagus</i> de la première moitié du Pléistocène moyen (MIS 16 à 12).....	86
a. Ostéométrie.....	86
b. Morphométrie géométrique 2D sur la p3.....	86
c. Morphométrie géométrique 3D sur le calcanéus.....	90
d. Comparaison des conformations du Pléistocène inférieur et du stade isotopique 16.....	93
2. Le genre <i>Oryctolagus</i> de la seconde moitié du Pléistocène moyen (MIS 11 à 7).....	95
a. Ostéométrie.....	95
b. Morphométrie géométrique 2D sur la p3.....	96
c. Morphométrie géométrique 3D sur le calcanéus.....	101
d. Comparaison des conformations entre les stades isotopiques du Pléistocène moyen .....	104
3. Le genre <i>Oryctolagus</i> de la fin du Pléistocène moyen (MIS 6).....	106
a. Ostéométrie.....	106
b. Morphométrie géométrique 2D sur la p3.....	107
c. Morphométrie géométrique 3D sur le calcanéus.....	109
d. Comparaison des conformations entre les stades isotopiques 7 et 6.....	110
4. Le genre <i>Lepus</i> du Pléistocène moyen .....	112
a. Ostéométrie.....	112
b. Distinction taxinomique chez les lièvres à partir de la morphométrie géométrique 2D sur la p3.....	112
c. Morphométrie géométrique 2D sur la p3 des lièvres variables .....	114
d. Morphométrie géométrique 3D sur le calcanéus .....	116
<b>III. Les léporidés du Pléistocène supérieur.....</b>	<b>116</b>
1. Le genre <i>Oryctolagus</i> du Pléistocène supérieur .....	116
a. Morphométrie géométrique 2D sur la p3.....	116
b. Morphométrie géométrique 3D sur le calcanéus .....	118
2. Le genre <i>Oryctolagus</i> du début du Pléistocène supérieur (MIS 5).....	120
a. Ostéométrie.....	120
b. Morphométrie géométrique 2D sur la p3.....	122
c. Morphométrie géométrique 3D sur le calcanéus.....	123
d. Comparaison des conformations entre les stades isotopiques 6 et 5.....	124
3. Le genre <i>Oryctolagus</i> du stade isotopique 4 .....	126
a. Ostéométrie.....	126

<i>b. Morphométrie géométrique 2D sur la p3</i> .....	126
<i>c. Morphométrie géométrique 3D sur le calcaneus</i> .....	127
<i>d. Comparaison des conformations entre les stades isotopiques 5 et 4</i> .....	129
4. Le genre <i>Oryctolagus</i> du stade isotopique 3 .....	131
<i>a. Ostéométrie</i> .....	131
<i>b. Morphométrie géométrique 2D sur la p3</i> .....	132
<i>c. Morphométrie géométrique 3D sur le calcaneus</i> .....	133
<i>d. Comparaison des conformations du stade isotopique 4 et du stade isotopique 3</i> .....	134
5. Les <i>Oryctolagus</i> du Tardiglaciaire (stade isotopique 2).....	136
<i>a. Ostéométrie</i> .....	136
<i>b. Morphométrie géométrique 2D sur la p3</i> .....	136
<i>c. Morphométrie géométrique 3D sur le calcaneus</i> .....	139
<i>d. Comparaison des conformations du stade isotopique 3 et du stade isotopique 2</i> .....	140
6. Le genre <i>Lepus</i> du Pléistocène supérieur.....	142
<i>a. Ostéométrie</i> .....	142
<i>b. Morphométrie géométrique 2D sur la p3</i> .....	142
<i>c. Morphométrie géométrique 3D sur le calcaneus</i> .....	144
<i>d. Comparaison des conformations du Pléistocène moyen et du Pléistocène supérieur</i> .....	146
<b>IV. Conclusions</b> .....	148

## Chapitre 5 – Synthèse et discussion générale

<b>I. L'apport des populations actuelles</b> .....	153
1. Le dimorphisme sexuel .....	153
2. La variabilité de la taille corporelle .....	155
3. La variabilité morphologique .....	155
<b>II. Évolution des Léporidés au cours du Pléistocène</b> .....	156
1. Les Léporidés du Pléistocène inférieur.....	156
<i>a. Le genre <i>Oryctolagus</i></i> .....	156
<i>b. Le genre <i>Lepus</i></i> .....	158
2. Les Léporidés du Pléistocène moyen .....	159
<i>a. Le genre <i>Oryctolagus</i></i> .....	159
<i>b. Le genre <i>Lepus</i></i> .....	162

3. Les Léporidés du Pléistocène supérieur .....	163
a. Le genre <i>Oryctolagus</i> .....	163
b. Le genre <i>Lepus</i> .....	163
4. Phylogénie pléistocène .....	164
<b>III. Paléobiogéographie des Léporidés</b> .....	164
1. Les Léporidés du Pléistocène inférieur.....	164
a. Le genre <i>Oryctolagus</i> .....	164
b. Le genre <i>Lepus</i> .....	166
2. Les Léporidés du Pléistocène moyen .....	167
a. Le genre <i>Oryctolagus</i> .....	167
b. Le genre <i>Lepus</i> .....	170
3. Les Léporidés du Pléistocène supérieur .....	172
a. Le genre <i>Oryctolagus</i> .....	172
b. Le genre <i>Lepus</i> .....	174
4. Biogéographie pléistocène .....	176
<b>IV. Données paléoenvironnementales</b> .....	178
1. Les Léporidés du Pléistocène inférieur.....	178
2. Les Léporidés du Pléistocène moyen .....	179
3. Les Léporidés du Pléistocène supérieur .....	181
a. Du dernier interglaciaire au début du dernier glaciaire (130-57 ka BP) .....	181
b. Les grands changements écologiques du stade isotopique 3 (57-29 ka BP) .....	183
c. Le Tardiglaciaire : une période charnière pour les léporidés actuels .....	184
<b>V. Paléoécologie des léporidés : implications et conséquences</b> .....	185
1. Climat ou compétition interspécifique : implications évolutives chez les léporidés.....	185
2. Disponibilité des léporidés dans les environnements : quelles implications socio-économiques pour les groupes humains paléolithiques ? .....	186
<b>VI. Conclusion générale... et perspectives</b> .....	189
<b>Bibliographie</b> .....	193
<b>Table des figures</b> .....	231
<b>Liste des tableaux</b> .....	239
<b>Annexes</b> .....	243





# Table des figures

Figure 1 : Composition et phylogénie de l'ordre des lagomorphes .....	15
Figure 2 : Schéma évolutif actuellement proposé pour le genre <i>Oryctolagus</i> en Europe occidentale .....	16
Figure 3 : Schéma évolutif et relations phylogénétiques actuellement proposés pour le genre <i>Lepus</i> .....	18
Figure 4 : Localisation et contexte environnemental des populations actuelles étudiées .....	27
Figure 5 : Localisation des gisements pléistocènes étudiés.....	30
Figure 6 : Détail du nombre d'individus étudiés en fonction de leur position chronologique .....	34
Figure 7 : Mesures sélectionnées pour les analyses biométriques .....	35
Figure 8 : Les trois étapes de la superposition Procrustes.....	35
Figure 9 : p3 des différentes espèces pléistocènes du genre <i>Oryctolagus</i> en Europe occidentale .....	37
Figure 10 : Dispositif photographique pour l'acquisition d'images numériques 2D à partir d'un microscope numérique... 38	
Figure 11 : Localisation des 6 <i>landmarks</i> et des 60 <i>semilandmarks</i> sur une p3 gauche de léporidé.....	38
Figure 12 : Protocole d'acquisition des images numériques pour les reconstructions 3D en photogrammétrie .....	39
Figure 13 : Les étapes de la reconstruction 3D en photogrammétrie.....	40
Figure 14 : Position des 20 <i>landmarks</i> sur un modèle tridimensionnel d'un calcanéus gauche de léporidé .....	41
Figure 15 : Répartition actuelle du lapin ( <i>Oryctolagus cuniculus</i> ) en Europe et en Afrique du Nord.....	47
Figure 16 : Répartition des deux lignées mitochondriales (A et B) correspondant aux deux sous-espèces actuelles du lapin <i>O. c. algirus</i> et <i>O. c. cuniculus</i> .....	49
Figure 17 : Relation biométrique entre le diamètre transversal de l'épiphyse distale d'humérus et la largeur de la trochlée à partir d'individus du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris .....	50
Figure 18 : Représentation de la longueur de l'humérus de lapin en fonction de la position géographique de populations actuelles .....	51
Figure 19 : Représentation de la taille des ossements de lapins actuels en fonction de la température moyenne du mois de janvier.....	51
Figure 20 : Répartition actuelle des lièvres en Europe et en Afrique du Nord.....	52
Figure 21 : p3 des différentes espèces de lièvres (genre <i>Lepus</i> ) du pourtour méditerranéen .....	55
Figure 22 : Représentation de la taille des ossements des lapins mâles et femelles en fonction de leur population .....	59
Figure 23 : Représentation de la taille des ossements des lapins actuels en fonction de la position géographique des populations .....	60
Figure 24 : Représentation de la taille centroïde de la p3 des lapins actuels en fonction de la position géographique des populations .....	61
Figure 25 : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale de la p3 de lapin entre les individus de la lignée mitochondriale A et ceux de la lignée mitochondriale B .....	61
Figure 26 : Morphométrie géométrique 2D sur la p3 de lapin. A : Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 et 2 aux valeurs extrêmes de chaque axe ; B : superposition Procruste ....	62
Figure 27 : Analyse en composantes principales obtenue à partir du modèle linéaire sur la p3 de lapin .....	62
Figure 28 : Représentation de la taille centroïde du calcanéus des lapins actuels en fonction de la position géographique des populations .....	63
Figure 29 : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale du calcanéus de lapin entre les individus de la lignée mitochondriale A et ceux de la lignée mitochondriale B.....	63
Figure 30 : Morphométrie géométrique 3D sur le calcanéus de lapin. A : Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 et 2 aux valeurs extrêmes de chaque axe ; B : superposition Procruste .....	64
Figure 31 : Analyse en composantes principales obtenue à partir du modèle linéaire sur le calcanéus de lapin .....	64
Figure 32 : Représentation de la taille des ossements des espèces de lièvres actuels .....	65
Figure 33 : Représentation de la taille des ossements des espèces de lièvres actuels en fonction de leur position géographique.....	66
Figure 34 : Relation biométrique entre le diamètre mésio-distal et le diamètre vestibulo-lingual de la p3 des espèces de lièvres actuels.....	67
Figure 35 : Représentation de la taille centroïde de la p3 des lièvres actuels .....	67

Figure 36 : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale de la p3 entre les lièvres actuels.....	68
Figure 37 : Morphométrie géométrique 2D sur la p3 de lièvre. A : Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 et 2 aux valeurs extrêmes de chaque axe ; B : superposition Procruste	68
Figure 38 : Analyse canonique de variance comparant les conformations des p3 des lièvres actuels avec visualisation des différences de conformation en fonction des espèces .....	69
Figure 39 : Analyse en composantes principales obtenue à partir du modèle linéaire sur la p3 de lièvre .....	70
Figure 40 : Relation biométrique entre le diamètre mésio-distal et le diamètre vestibulo-lingual de la p3 des lapins du Pléistocène inférieur .....	75
Figure 41 : Représentation de la taille des ossements des lapins du Pléistocène inférieur.....	76
Figure 42 : Histogrammes montrant la distribution des fréquences de conformation et visualisation des différences de conformation entre les p3 des lapins du Pléistocène inférieur et des populations actuelles.....	77
Figure 43 : Analyse canonique de variance comparant les conformations des p3 des lapins de chaque population, avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 et 2 aux valeurs extrêmes de chaque axe .....	78
Figure 44 : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale de la p3 entre les lapins du Pléistocène inférieur et actuels .....	78
Figure 45 : Représentation de la taille centroïde de la p3 des lapins du Pléistocène inférieur .....	79
Figure 46 : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale de la p3 entre les lapins du Pléistocène inférieur .....	79
Figure 47 : Morphométrie géométrique 2D sur la p3 des lapins du Pléistocène inférieur. A : Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 et 2 aux valeurs extrêmes de chaque axe ; B : superposition Procruste.....	80
Figure 48 : Histogrammes montrant la distribution des fréquences de conformation et visualisation des différences de conformation entre les calcanés des lapins du Pléistocène inférieur et des populations actuelles .....	81
Figure 49 : Analyse canonique de variance comparant les conformations des calcanés des lapins de chaque population, avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 et 2 aux valeurs extrêmes de chaque axe .....	81
Figure 50 : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale du calcanés entre les lapins du Pléistocène inférieur et actuels.....	82
Figure 51 : Représentation de la taille centroïde du calcanés des lapins du Pléistocène inférieur.....	82
Figure 52 : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale du calcanés entre les lapins du Pléistocène inférieur .....	83
Figure 53 : Morphométrie géométrique 3D sur le calcanés des lapins du Pléistocène inférieur. A : Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 et 2 aux valeurs extrêmes de chaque axe ; B : superposition Procruste.....	83
Figure 54 : Dents des lièvres ( <i>Lepus</i> sp.) du Bois-de-Riquet.....	84
Figure 55 : Représentation du diamètre transversal de la cavité glénoïde de la scapula chez les léporidés du Bois-de-Riquet, en comparaison avec des populations du genre <i>Oryctolagus</i> et <i>Lepus</i> .....	84
Figure 56 : Représentation du diamètre transversal distal d'humérus chez les léporidés du Bois-de-Riquet, en comparaison avec des populations du genre <i>Oryctolagus</i> et <i>Lepus</i> .....	85
Figure 57 : Représentation des dimensions de l'acétabulum de l'os coxal chez les léporidés de Pirro Nord 13, en comparaison avec des populations du genre <i>Oryctolagus</i> et <i>Lepus</i> .....	85
Figure 58 : Représentation de la longueur totale du calcanés de lièvre du Vallonnet, en comparaison avec des populations du genre <i>Oryctolagus</i> et <i>Lepus</i> .....	86
Figure 59 : Représentation de la taille des ossements des lapins aux stades isotopiques 16 à 12.....	87
Figure 60 : Histogrammes montrant la distribution des fréquences de conformation et visualisation des différences de conformation entre les p3 des lapins du Pléistocène moyen et des populations actuelles .....	88
Figure 61 : Analyse canonique de variance comparant les conformations des p3 des lapins de chaque site, avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 et 2 aux valeurs extrêmes de chaque axe.....	89
Figure 62 : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale de la p3 entre les lapins du Pléistocène moyen et actuels. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses .....	89
Figure 63 : Représentation de la taille centroïde de la p3 des lapins aux stades isotopiques 16 à 12 .....	89
Figure 64 : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale de la p3 entre les lapins des stades isotopiques 16 à 12 .....	90

Figure 65 : Morphométrie géométrique 2D sur la p3 des lapins aux stades isotopiques 16 à 12. A : Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 et 2 aux valeurs extrêmes de chaque axe ; B : superposition Procruste.....	90
Figure 66 : Histogrammes montrant la distribution des fréquences de conformation et visualisation des différences de conformation entre les calcanéus des lapins du Pléistocène moyen et des populations actuelles.....	91
Figure 67 : Analyse canonique de variance comparant les conformations des calcanéus des lapins de chaque population, avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 et 2 aux valeurs extrêmes de chaque axe .....	92
Figure 68 : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale du calcanéus entre les lapins du Pléistocène moyen et actuels .....	92
Figure 69 : Représentation de la taille centroïde du calcanéus des lapins aux stades isotopiques 16 à 12.....	93
Figure 70 : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale du calcanéus entre les lapins des stades isotopiques 16 à 12 .....	93
Figure 71 : Morphométrie géométrique 3D sur le calcanéus des lapins aux stades isotopiques 16 à 12. A : Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 et 2 aux valeurs extrêmes de chaque axe ; B : superposition Procruste.....	94
Figure 72 : Représentation de la taille des ossements des lapins au Pléistocène inférieur et aux stades isotopiques 16 à 12.....	95
Figure 73 : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale de la p3 entre les lapins du Pléistocène inférieur et ceux des stades isotopiques 16 à 12 .....	96
Figure 74 : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale du calcanéus entre les lapins du Pléistocène inférieur et ceux des stades isotopiques 16 à 12. Le nombre d'individus considérés est précisé entre parenthèses.....	96
Figure 75 : Représentation de la taille des ossements des lapins aux stades isotopiques 11 à 7 .....	97
Figure 76 : Représentation de la taille centroïde de la p3 des lapins aux stades isotopiques 11 et 10 .....	98
Figure 77 : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale de la p3 entre les lapins des stades isotopiques 11 et 10.....	98
Figure 78 : Morphométrie géométrique 2D sur la p3 des lapins aux stades isotopiques 11 et 10. A : Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 et 2 aux valeurs extrêmes de chaque axe ; B : superposition Procruste.....	99
Figure 79 : Représentation de la taille centroïde de la p3 des lapins au stade isotopiques 9.....	99
Figure 80 : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale de la p3 entre les lapins au stade isotopique 9.....	99
Figure 81 : Morphométrie géométrique 2D sur la p3 des lapins au stade isotopique 9. A : Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 et 2 aux valeurs extrêmes de chaque axe ; B : superposition Procruste.....	100
Figure 82 : Représentation de la taille centroïde de la p3 des lapins au stade isotopiques 7.....	100
Figure 83 : Morphométrie géométrique 2D sur la p3 des lapins au stade isotopique 7. A : Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 et 2 aux valeurs extrêmes de chaque axe ; B : superposition Procruste.....	100
Figure 84 : Représentation de la taille centroïde du calcanéus des lapins aux stades isotopiques 11 et 10.....	101
Figure 85 : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale du calcanéus entre les lapins des stades isotopiques 11 et 10 .....	101
Figure 86 : Morphométrie géométrique 3D sur le calcanéus des lapins aux stades isotopiques 11 et 10. A : Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 et 2 aux valeurs extrêmes de chaque axe ; B : superposition Procruste.....	102
Figure 87 : Représentation de la taille centroïde du calcanéus des lapins au stade isotopiques 9 .....	102
Figure 88 : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale du calcanéus entre les lapins au stade isotopique 9 .....	103
Figure 89 : Morphométrie géométrique 3D sur le calcanéus des lapins au stade isotopiques 9. A : Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 et 2 aux valeurs extrêmes de chaque axe ; B : superposition Procruste.....	103
Figure 90 : Représentation de la taille centroïde du calcanéus des lapins au stade isotopiques 7 .....	104
Figure 91 : Morphométrie géométrique 3D sur le calcanéus des lapins au stade isotopiques 7. A : Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 et 2 aux valeurs extrêmes de chaque axe ; B : superposition Procruste.....	104

Figure 92 : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale de la p3 entre les lapins des stades isotopiques 10 et 9 .....	105
Figure 93 : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale du calcanéus entre les lapins des stades isotopiques 10 et 9 .....	105
Figure 94 : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale de la p3 entre les lapins des stades isotopiques 9 et 7 .....	105
Figure 95 : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale du calcanéus entre les lapins des stades isotopiques 9 et 7 .....	105
Figure 96 : Représentation de la taille des ossements des lapins au stade isotopique 6 .....	106
Figure 97 : Représentation de la taille centroïde de la p3 des lapins au stade isotopiques 6 .....	108
Figure 98 : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale de la p3 entre les lapins du stade isotopique 6 .....	108
Figure 99 : Morphométrie géométrique 2D sur la p3 des lapins au stade isotopique 6. A : Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 et 2 aux valeurs extrêmes de chaque axe ; B : superposition Procruste .....	108
Figure 100 : Représentation de la taille centroïde (Log) du calcanéus des lapins au stade isotopiques 6 .....	109
Figure 101 : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale du calcanéus entre les lapins du stade isotopique 6 .....	109
Figure 102 : Morphométrie géométrique 3D sur le calcanéus des lapins au stade isotopiques 6. A : Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation (vues dorsale et médiale) le long des axes 1 et 2 aux valeurs extrêmes de chaque axe ; B : superposition Procruste .....	110
Figure 103 : Représentation de la taille des ossements des lapins aux stades isotopiques 7 à 6 .....	111
Figure 104 : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale de la p3 entre les lapins des stades isotopiques 7 et 6 .....	110
Figure 105 : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale du calcanéus entre les lapins des stades isotopiques 7 et 6 .....	111
Figure 106 : Représentation de la taille des ossements des lièvres variables aux stades isotopiques 12 à 6 .....	112
Figure 107 : p3 des lièvres du gisement de l'Igue des Rameaux .....	114
Figure 108 : Représentation de la taille centroïde (Log) de la p3 des lièvres variables aux stades isotopiques 12 à 6 ..	115
Figure 109 : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale de la p3 entre les lièvres variables des stades isotopiques 12 à 6 .....	115
Figure 110 : Morphométrie géométrique 2D sur la p3 des lièvres variables aux stades isotopiques 12 à 6. A : Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 et 2 aux valeurs extrêmes de chaque axe ; B : superposition Procruste .....	115
Figure 111 : Analyse en composantes principales obtenue à partir des 20 <i>landmarks</i> du calcanéus pour des espèces de lièvres .....	116
Figure 112 : Histogrammes montrant la distribution des fréquences de conformation et visualisation des différences de conformation entre les p3 des lapins du Pléistocène supérieur et des populations actuelles .....	117
Figure 113 : Analyse canonique de variance comparant les conformations des p3 des lapins de chaque population, avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 et 2 aux valeurs extrêmes de chaque axe .....	118
Figure 114 : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale de la p3 entre les lapins du Pléistocène supérieur et actuels .....	118
Figure 115 : Histogrammes montrant la distribution des fréquences de conformation et visualisation des différences de conformation entre les calcanéus des lapins du Pléistocène supérieur et des populations actuelles .....	119
Figure 116 : Analyse canonique de variance comparant les conformations des calcanéus des lapins de chaque population, avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 et 2 aux valeurs extrêmes de chaque axe .....	120
Figure 117 : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale du calcanéus entre les lapins du Pléistocène supérieur et actuels .....	120
Figure 118 : Représentation de la taille des ossements des lapins au stade isotopique 5 .....	121
Figure 119 : Représentation de la taille centroïde de la p3 des lapins au stade isotopique 5 .....	122
Figure 120 : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale de la p3 entre les lapins du stade isotopique 5 .....	122
Figure 121 : Morphométrie géométrique 2D sur la p3 des lapins au stade isotopique 5. A : Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 et 2 aux valeurs extrêmes de chaque	



axe ; B : superposition Procruste.....	123
Figure 122 : Représentation de la taille centroïde du calcanéus des lapins au stade isotopiques 5 .....	123
Figure 123 : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale du calcanéus entre les lapins du stade isotopique 5 .....	124
Figure 124 : Morphométrie géométrique 3D sur le calcanéus des lapins au stade isotopiques 5. A : Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 et 2 aux valeurs extrêmes de chaque axe ; B : superposition Procruste.....	124
Figure 125 : Représentation de la longueur totale du calcanéus des lapins aux stades isotopiques 6 et 5 .....	125
Figure 126 : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale de la p3 entre les lapins des stades isotopiques 6 et 5 .....	125
Figure 127 : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale du calcanéus entre les lapins des stades isotopiques 6 et 5 .....	126
Figure 128 : Représentation de la taille des ossements des lapins au stade isotopique 4 .....	127
Figure 129 : Représentation de la taille centroïde de la p3 des lapins au stade isotopique 4 .....	126
Figure 130 : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale de la p3 entre les lapins du stade isotopique 4 .....	127
Figure 131 : Morphométrie géométrique 2D sur la p3 des lapins au stade isotopique 4. A : Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 et 2 aux valeurs extrêmes de chaque axe ; B : superposition Procruste.....	128
Figure 132 : Représentation de la taille centroïde du calcanéus des lapins au stade isotopiques 4 .....	128
Figure 133 : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale du calcanéus entre les lapins du stade isotopique 4 .....	128
Figure 134 : Morphométrie géométrique 3D sur le calcanéus des lapins au stade isotopiques 4. A : Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 et 2 aux valeurs extrêmes de chaque axe ; B : superposition Procruste.....	129
Figure 135 : Représentation de la longueur totale du calcanéus des lapins aux stades isotopiques 5 et 4 .....	130
Figure 136 : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale de la p3 entre les lapins des stades isotopiques 5 et 4 .....	130
Figure 137 : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale du calcanéus entre les lapins des stades isotopiques 5 et 4 .....	130
Figure 138 : Représentation de la taille des ossements des lapins au stade isotopique 3 .....	131
Figure 139 : Représentation de la taille centroïde de la p3 des lapins au stade isotopique 3 .....	132
Figure 140 : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale de la p3 entre les lapins du stade isotopique 3 .....	132
Figure 141 : Morphométrie géométrique 2D sur la p3 des lapins au stade isotopique 3. A : Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 et 2 aux valeurs extrêmes de chaque axe ; B : superposition Procruste.....	133
Figure 142 : Représentation de la taille centroïde du calcanéus des lapins au stade isotopiques 3 .....	133
Figure 143 : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale du calcanéus entre les lapins du stade isotopique 3 .....	134
Figure 144 : Morphométrie géométrique 3D sur le calcanéus des lapins au stade isotopiques 3. A : Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 et 2 aux valeurs extrêmes de chaque axe ; B : superposition Procruste.....	134
Figure 145 : Représentation de la longueur totale du calcanéus des lapins aux stades isotopiques 4 et 3 .....	135
Figure 146 : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale de la p3 entre les lapins des stades isotopiques 4 et 3 .....	135
Figure 147 : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale du calcanéus entre les lapins des stades isotopiques 4 et 3 .....	136
Figure 148 : Représentation de la taille des ossements des lapins au stade isotopique 2 .....	137
Figure 149 : Représentation de la taille centroïde de la p3 des lapins au stade isotopique 2 .....	138
Figure 150 : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale de la p3 entre les lapins du stade isotopique 2 .....	138
Figure 151 : Morphométrie géométrique 2D sur la p3 des lapins au stade isotopique 3. A : Analyse en composantes	

principales avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 et 2 aux valeurs extrêmes de chaque axe ; B : superposition Procruste.....	138
Figure 152 : Représentation de la taille centroïde du calcanéus des lapins au stade isotopiques 3 .....	139
Figure 153 : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale du calcanéus entre les lapins du stade isotopique 2 .....	140
Figure 154 : Morphométrie géométrique 3D sur le calcanéus des lapins au stade isotopiques 2. A : Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 et 2 aux valeurs extrêmes de chaque axe ; B : superposition Procruste.....	140
Figure 155 : Représentation de la longueur totale du calcanéus des lapins aux stades isotopiques 3 et 2 .....	141
Figure 156 : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale de la p3 entre les lapins des stades isotopiques 3 et 2 .....	142
Figure 157 : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale du calcanéus entre les lapins des stades isotopiques 3 et 2 .....	142
Figure 158 : Représentation de la taille des ossements des lièvres variables aux stades isotopiques 5 à 2 .....	143
Figure 159 : Représentation de la taille centroïde de la p3 des lièvres variables aux stades isotopiques 5 à 2.....	144
Figure 160 : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale de la p3 entre les lièvres variables des stades isotopiques 5 à 2 .....	144
Figure 161 : Morphométrie géométrique 2D sur la p3 des lièvres variables aux stades isotopiques 5 à 2. A : Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 et 2 aux valeurs extrêmes de chaque axe ; B : superposition Procruste.....	145
Figure 162 : Représentation de la taille centroïde du calcanéus des lièvres variables aux stades isotopiques 5 à 2 .....	145
Figure 163 : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale du calcanéus entre les lièvres variables des stades isotopiques 5 à 2.....	146
Figure 164 : Morphométrie géométrique 3D sur le calcanéus des lièvres variables aux stades isotopiques 5 à 2. A : Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 et 2 aux valeurs extrêmes de chaque axe ; B : superposition Procruste.....	146
Figure 165 : Représentation de la taille des ossements des lièvres variables aux stades isotopiques 5 à 2 .....	147
Figure 166 : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale de la p3 entre les lièvres variables des stades isotopiques 12 à 2 .....	148
Figure 167 : Représentation neighbour joining à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale du calcanéus entre les lièvres variables des stades isotopiques 12 à 2.....	148
Figure 168 : Comparaison entre les p3 d' <i>Oryctolagus</i> de Valdarno et de Pirro Nord 13.....	157
Figure 169 : Distribution temporelle et localisation géographique des <i>Oryctolagus</i> au Pléistocène inférieur .....	158
Figure 170 : Comparaison entre les p3 de <i>Lepus</i> sp. de Deutsch-Altenburg et de la Sima del Elefante avec des représentants actuels .....	159
Figure 171 : Comparaison entre les p3 d' <i>Oryctolagus</i> de Valdemino et de la grotte de l'Escale.....	160
Figure 172 : Distribution temporelle et localisation géographique des <i>Oryctolagus</i> au Pléistocène moyen .....	161
Figure 173 : Morphotypes ( <i>O. cuniculus</i> ) identifiés dans le Sud-Ouest et le Sud-Est de la France au stade isotopique 6. ....	161
Figure 174 : Distribution temporelle et localisation géographique des <i>Lepus</i> au Pléistocène moyen.....	162
Figure 175 : Morphotypes ( <i>O. cuniculus</i> ) identifiés dans le Sud-Ouest de la France et le Nord-Est de l'Espagne au stade isotopique 3 .....	163
Figure 176 : Répartition chronologique des espèces appartenant au genre <i>Oryctolagus</i> au Pléistocène .....	164
Figure 177 : Reconstitution et évolution des différents morphotypes du genre <i>Oryctolagus</i> en Europe occidentale, obtenues à partir des variations de la conformation dentaire.....	165
Figure 178 : Synthèse biogéographique des <i>Oryctolagus</i> au Pléistocène inférieur .....	166
Figure 179 : Localisation des gisements et voies de migration des premiers <i>Lepus</i> en Europe occidentale .....	167
Figure 180 : Extinction du genre <i>Hypolagus</i> en Europe .....	168
Figure 181 : Synthèse biogéographique d' <i>O. cuniculus</i> au Pléistocène moyen .....	169
Figure 182 : Synthèse biogéographique des <i>Lepus</i> au Pléistocène moyen .....	171
Figure 183 : Représentation des zones refuges glaciaires putatives à partir des données génétiques d' <i>O. cuniculus</i> et localisation des gisements ibériques datés du Pléistocène supérieur .....	172
Figure 184 : Synthèse biogéographique d' <i>O. cuniculus</i> au Pléistocène supérieur .....	173

## Table des figures

Figure 185 : Synthèse biogéographique des <i>Lepus</i> au Pléistocène supérieur .....	175
Figure 186 : Probabilité d'occurrence de <i>L. granatensis</i> dans la péninsule ibérique d'après la modélisation de la niche écologique .....	175
Figure 187 : Synthèse des dynamiques des populations de léporidé au Pléistocène en Europe occidentale.....	177
Figure 188 : Synthèse des variations de la longueur totale du calcanéus d' <i>O. cuniculus</i> en fonction des oscillations climatiques globales du Pléistocène moyen et supérieur.....	180
Figure 189 : Variabilité climatique rapide et évolution de la forêt atlantique (en %) au Pléistocène supérieur .....	182
Figure 190 : Gisements attestant d'une activité anthropique sur des restes de léporidés et biogéographie des lapins et des lièvres variables.....	188



# Liste des tableaux

Tableau 1 : Description du référentiel considéré pour l'étude des populations de lapins actuels .....	27
Tableau 2 : Description du référentiel considéré pour l'étude des populations de lièvres actuels .....	29
Tableau 3 : Description des séries fossiles considéré pour l'étude des populations de léporidés pléistocènes .....	33
Tableau 4 : Correspondance anatomique de chaque <i>landmarks</i> utilisés pour l'étude du calcanéus .....	41
Tableau 5 : Comparaison des principales caractéristiques morphologiques et éco-éthologique des lapins (genre <i>Oryctolagus</i> ) et des lièvres (genre <i>Lepus</i> ).....	57
Tableau 6 : Résultat du test de Wilcoxon. Comparaison des mesures des éléments dentaires et postcrâniens entre les lapins mâles et femelles en fonction de leur position géographique .....	58
Tableau 7 : Résultat du test de Wilcoxon. Comparaison de la taille centroïde du calcanéus entre les différentes populations de lapin actuel .....	63
Tableau 8 : Pourcentage et détail des classifications après validation croisée pour l'analyse discriminante de la p3 pour chaque espèce de lièvre.....	69
Tableau 9 : Résultats de l'analyse de variance multivariée des différences entre la p3 des individus actuels et du Pléistocène inférieur et le pourcentage de classification correcte après validation croisée .....	77
Tableau 10 : Détail des effectifs ( <i>Oryctolagus</i> ) rapportés au Pléistocène inférieur, utilisés pour les études en morphométrie géométrique 2D et 3D .....	78
Tableau 11 : Résultat du test de Wilcoxon. Comparaison de la taille centroïde de la p3 entre les différentes populations de lapin du Pléistocène inférieur .....	79
Tableau 12 : Résultats de l'analyse de variance multivariée des différences entre le calcanéus des individus actuels et du Pléistocène inférieur et le pourcentage de classification correcte après validation croisée.....	81
Tableau 13 : Résultat du test de Wilcoxon. Comparaison de la taille centroïde du calcanéus entre les différentes populations de lapin du Pléistocène inférieur .....	82
Tableau 14 : Résultat du test de Wilcoxon. Comparaison de la taille des ossements de lapin entre les différents ensembles de la Caune de l'Arago.....	87
Tableau 15 : Détail des effectifs ( <i>O. cuniculus</i> ) des populations actuelles et rapportées au Pléistocène moyen, utilisés pour les études en morphométrie géométrique 2D sur la p3.....	88
Tableau 16 : Résultats de l'analyse de variance multivariée des différences entre la p3 des individus actuels et du Pléistocène moyen et le pourcentage de classification correcte après validation croisée .....	88
Tableau 17 : Détail des effectifs ( <i>O. cuniculus</i> ) rapportés aux stades isotopiques 16 à 12, utilisés pour les études en morphométrie géométrique 2D et 3D .....	89
Tableau 18 : Détail des effectifs ( <i>O. cuniculus</i> ) des populations actuelles et rapportées au Pléistocène moyen, utilisés pour les études en morphométrie géométrique 3D sur le calcanéus .....	91
Tableau 19 : Résultats de l'analyse de variance multivariée des différences entre le calcanéus des individus actuels et du Pléistocène moyen et le pourcentage de classification correcte après validation croisée .....	91
Tableau 20 : Résultat du test de Wilcoxon. Comparaison de la taille centroïde du calcanéus entre les différentes populations de lapin des stades isotopiques 16 à 12 .....	93
Tableau 21 : Résultat du test de Wilcoxon. Comparaison de la taille des ossements de lapins entre les deux couches de Galeria Pesada et entre les deux stations de l'Igue des Rameaux.....	97
Tableau 22 : Détail des effectifs ( <i>O. cuniculus</i> ) rapportés aux stades isotopiques 11 à 7, utilisés pour les études en morphométrie géométrique 2D et 3D .....	98
Tableau 23 : Résultat du test de Wilcoxon. Comparaison de la taille centroïde du calcanéus entre les différentes populations de lapin des stades isotopiques 11 et 10.....	101
Tableau 24 : Résultat du test de Wilcoxon. Comparaison de la taille centroïde du calcanéus entre les différentes populations de lapin au stade isotopique 9.....	102
Tableau 25 : Résultat du test de Wilcoxon. Comparaison de la taille des ossements de lapin entre les populations du stade isotopique 6 .....	107
Tableau 26 : Détail des effectifs ( <i>O. cuniculus</i> ) rapportés au stade isotopique 6, utilisés pour les études en morphométrie géométrique 2D et 3D .....	107
Tableau 27 : Résultat du test de Wilcoxon. Comparaison de la taille centroïde du calcanéus entre les différentes populations de lapin au stade isotopique 6.....	109
Tableau 28 : Pourcentage et détail des classifications après validation croisée pour l'analyse discriminante de la p3 pour chaque espèce de lièvre.....	113
Tableau 29 : Détail des effectifs ( <i>L. timidus</i> ) rapportés au Pléistocène moyen, utilisés pour les études en morphométrie géométrique 2D et 3D .....	114



Tableau 30 : Détail des effectifs ( <i>O. cuniculus</i> ) des populations actuelles et rapportées au Pléistocène supérieur, utilisés pour les études en morphométrie géométrique 2D sur la p3 .....	117
Tableau 31 : Résultats de l'analyse de variance multivariée des différences entre la p3 des individus actuels et du Pléistocène supérieur et le pourcentage de classification correcte après validation croisée.....	117
Tableau 32 : Détail des effectifs ( <i>O. cuniculus</i> ) des populations actuelles et rapportées au Pléistocène supérieur, utilisés pour les études en morphométrie géométrique 3D sur le calcaneus .....	119
Tableau 33 : Résultats de l'analyse de variance multivariée des différences entre le calcaneus des individus actuels et du Pléistocène supérieur et le pourcentage de classification correcte après validation croisée.....	119
Tableau 34 : Détail des effectifs ( <i>O. cuniculus</i> ) rapportés au stade isotopique 5, utilisés pour les études en morphométrie géométrique 2D et 3D .....	122
Tableau 35 : Résultat du test de Wilcoxon. Comparaison de la taille centroïde du calcaneus entre les différentes populations de lapin au stade isotopique 5.....	123
Tableau 36 : Détail des effectifs ( <i>O. cuniculus</i> ) rapportés au stade isotopique 4, utilisés pour les études en morphométrie géométrique 2D et 3D .....	126
Tableau 37 : Résultat du test de Wilcoxon. Comparaison de la taille centroïde du calcaneus entre les différentes populations de lapin au stade isotopique 4.....	128
Tableau 38 : Détail des effectifs ( <i>O. cuniculus</i> ) rapportés au stade isotopique 3, utilisés pour les études en morphométrie géométrique 2D et 3D .....	132
Tableau 39 : Résultat du test de Wilcoxon. Comparaison de la taille centroïde de la p3 entre les différentes populations de lapins au stade isotopique 3.....	132
Tableau 40 : Résultat du test de Wilcoxon. Comparaison de la taille centroïde du calcaneus entre les différentes populations de lapins au stade isotopique 3.....	134
Tableau 41 : Détail des effectifs ( <i>O. cuniculus</i> ) rapportés au stade isotopique 2, utilisés pour les études en morphométrie géométrique 2D et 3D .....	136
Tableau 42 : Détail des effectifs ( <i>L. timidus</i> ) rapportés au Pléistocène supérieur, utilisés pour les études en morphométrie géométrique 2D et 3D .....	144
Tableau 43 : Résultat du test de Wilcoxon. Comparaison de la taille centroïde du calcaneus entre les différentes populations de lièvre au Pléistocène supérieur .....	145





---

# Annexes

---

## **Annexe 1 : page 245**

Détail des sites étudiés

## **Annexe 2 : page 269**

Evin *et al.*, sous presse. *Photogrammétrie rapprochée, morphométrie géométrique et archéozoologie : une combinaison d'avenir ?*

## **Annexe 3 : page 282**

Données ostéométriques

## **Annexe 4 : page 307**

Pelletier *et al.*, 2015. *Lower Pleistocene leporids (Lagomorpha, Mammalia) in Western Europe: New data from the Bois-de-Riquet (Lézignan-la-Cèbe, Hérault, France)*. *Comptes Rendus Palevol* 14 : 371-385.

---





# Annexe 1

## Détail des sites étudiés

Site : **Perrier** (Perrier, Puy-de-Dôme, France)

Coordonnées : 45° 32' 44" Nord, 3° 12' 08" Est

Taxon étudié : *Oryctolagus lacosti* (NISP = 9 ; NMI = 2)

Période : Gélasien

Datation : 2,3 Ma

Conservation : Université Claude Bernard, Lyon I

Référence :

**Chaline, J.**, 1986. Continental faunal units of the Plio-Pleistocene of France. Mémoires de la Société géologique d'Italie 31, 175-183.

**De Marfa, R., Mein, P.**, 2007. Révision d'*Oryctolagus lacosti* (Lagomorpha, Mammalia) du pliocène supérieur de Perrier (Auvergne, France). *Comptes Rendus Palévol* 6, 327-334.

**Pomel, A.**, 1853. *Catalogue méthodique et descriptif des vertébrés fossiles découverts dans le bassin hydrographique supérieur de la Loire et de l'Allier*. J.-B. Baillière, Paris.

**Viret, J.**, 1933. Observations relatives à l'âge des sables pliocènes de Perrier (Puy-de-Dôme). *Bulletin de la Société d'histoire naturelle de Toulouse* 65, 599-602.

Site : **Saint-Vallier** (Saint-Vallier, Drôme, France)

Coordonnées : 45° 10' 46" Nord, 4° 48' 56" Est

Taxon étudié : *Oryctolagus lacosti* (NISP = 8 ; NMI = 2)

Période : Gélasien

Datation : 2,1 Ma

Conservation : Université Claude Bernard, Lyon I

Référence :

**Guérin, C., Faure, M., Argant, A., Argant, J., Crégut-Bonnoure, É., Debard, É., Delson, E., Eisenmann, V., Hugueney, M., Limondin-Lozouet, N., Martín-Suárez, E., Mein, P., Mourer-Chauviré, C., Parenti, F., Pastre, J.-F., Sen, S., Valli, A.**, 2004. Le gisement pliocène supérieur de Saint-Vallier (Drôme, France): synthèse biostratigraphique et paléocéologique. *Géobios* 37, 349–360.

**Martín-Suárez, E., Mein, P.**, 2004. The late Pliocene locality of Saint-Vallier (Drôme, France). Eleven micromammals. *Geobios* 37, S115–S125.

**Viret, J.**, 1954. Le loess à bancs durcis de Saint-Vallier (Drôme) et sa faune de mammifères villafranchiens. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon* 4, 1-200.

Site : **Xàbia II** (Jávea, Alicante, Espagne)

Coordonnées : 38° 47' 21" Nord, 0° 09' 47" Est

Taxon étudié : *Oryctolagus giberti* (NISP = 81 ; NMI = 13)

Période : Calabrien

Datation : 1,7 Ma

Conservation : Musée de Préhistoire, Valence

Référence :

**Sarrión, I., Sanchis, A.**, sous presse. Jaciments amb faunes del Pliocè superior a Xàbia. Història de Xàbia.

## Annexe 1 : Détail des sites étudiés

Site : **Pirro Nord 13** (Apricena, Foggia, Italie)

Coordonnées : 41° 46' 00" Nord, 15° 26' 00" Est

Taxons étudiés : *Oryctolagus valdarnensis* (NISP = 341 ; NMI = 43) ;

*Lepus* sp. (NISP = 1 ; NMI = 1)

Unité stratigraphique étudiée : couches C/D

Période : Calabrien

Datation : 1,3 Ma

Culture Paléolithique : Mode 1

Conservation : Université de Ferrare

Référence :

**Angelone, C.**, 2013. Fossil Lagomorpha from Pirro Nord (Apulia, southern Italy). *Palaeontographica Abteilung A* 298, 95-105.

**Arzarello, M., Marcolini, M., Pavia, G., Pavia, M., Petronio, C., Petrucci, M., Rook, L., Sardella, R.**, 2007. Evidence of earliest human occurrence in Europe: the site of Pirro Nord (Southern Italy). *Naturwissenschaften* 94, 107-112.

**Arzarello, M., Peretto, C.**, 2010. Out of Africa: The first evidence of Italian peninsula occupation. *Quaternary International* 223-224, 65-70.

**López-García, J.M., Luzi, E., Berto, C., Peretto, C., Arzarello, M.**, 2015. Chronological context of the first hominin occurrence in southern Europe: the *Allophaiomys ruffoi* (Arvicolinae, Rodentia, Mammalia) from Pirro 13 (Pirro Nord, Apulia, southwestern Italy). *Quaternary Science Reviews* 107, 260-266.

**Pavia, M., Zunino, M., Coltorti, M., Angelone, C., Arzarello, M., Bagnus, C., Bellucci, L., Colombero, S., Marcolini, F., Peretto, C., Petronio, C., Petrucci, M., Pieruccini, P., Sardella, R., Tema, E., Villier, B., Pavia, G.**, 2012. Stratigraphical and palaeontological data from the Early Pleistocene Pirro 10 site of Pirro Nord (Puglia, south eastern Italy). *Quaternary International* 267, 40-55.

Site : **Grotte du Vallonnet** (Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes, France)

Coordonnées : 43° 45' 51" Nord, 7° 28' 11" Est

Taxons étudiés : *Oryctolagus giberti* (NISP = 40 ; NMI = 7)

*Lepus* sp. (NISP = 1 ; NMI = 1)

Période : Calabrien

Datation : 1,05 – 1 Ma

Culture Paléolithique : Mode 1

Conservation : Musée de Préhistoire Régionale « Stanislas Bonfils », Menton

Référence :

**Lumley, H. de, Fournier, A., Krzepakowska, J., Echassoux, A.**, 1988. L'industrie du Pléistocène inférieur de la grotte du Vallonnet, Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes. *L'Anthropologie* 92, 501-614.

**Lumley, H. de, Kahlke, H.-D., Moigne, A.-M. et Moullé P.-E.**, 1988. Les faunes de grands mammifères de la grotte du Vallonnet, Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes. *L'Anthropologie* 92, 465-496.

**Moullé, P.E., Echassoux, A., Lacombat, F., Desclaux, E., Bailon, S.**, 2005. L'environnement animal des premiers habitants de l'Europe méditerranéenne : Les grands mammifères contemporains de l'homme du Vallonnet, données taxonomiques et biostratigraphiques pour la deuxième moitié du Pléistocène inférieur. In : Molines, N., Moncel, M.-H., Monnier, J.-L., (Eds.). *Données récentes sur les modalités de peuplement et sur le cadre chronostratigraphique, géologique et paléogéographique des industries du Paléolithique inférieur et moyen en Europe*. British Archaeological Reports - International Series 1364, p. 105-113.

Site : **Bois-de-Riquet** (Lézignan-la-Cèbe, Hérault, France)

Coordonnées : 43° 29' 38" Nord, 3° 26' 16" Est

Taxons étudiés : *Oryctolagus giberti* (NISP = 58 ; NMI = 14)

*Lepus* sp. (NISP = 6 ; NMI = 2)

Unité stratigraphique étudiée : US2

Nature de l'accumulation : Petit carnivore terrestre

Période : Calabrien

Datation : 1,2 – 1 Ma

Culture Paléolithique : Mode 1

Conservation : Maison Gallégo, Lézignan-la-Cèbe

Référence :

**Bourguignon, L., Crochet, J.-Y., Capdevila, R., Ivorra, J., Antoine, P.O., Augusti, J., Barsky, D., Blain, H.A., Boulbes, N., Claude, J., Cochard, D., Filoux, A., Firmat, C., Lozano, I., Magniez, P., Pelletier, M., Rios, J., Testu, A., Valensi, P., de Weyer, L.**, 2016. Bois-de-Riquet (Lézignan-la-Cèbe, Hérault): A late Early Pleistocene archeological occurrence in southern France. *Quaternary International* 393, 24-40.

**Crochet, J.Y., Welcomme, J.L., Ivorra, J., Ruffet, G., Boulbes, N., Capdevila, R., Claude, J., Firmat, C., Métails, G., Michaux, J., Pickford, M.**, 2009. Une nouvelle faune de vertébrés continentaux, associée à des artefacts dans le Pléistocène inférieur de l'Hérault (Sud de la France), vers 1.57 Ma. *Comptes Rendus Palevol* 8, 725-736.

**Pelletier, M., Boudadi-Maligne, M., Cochard, D., Crochet, J.-Y., Bourguignon, L.**, 2015. Lower Pleistocene leporids (Lagomorpha, Mammalia) in Western Europe: New data from the Bois-de-Riquet (Lézignan-la-Cèbe, Hérault, France). *Comptes Rendus Palevol* 14, 371-385.

Site : **Cueva Victoria** (La Unión, Carthagène, Murcie, Espagne)

Coordonnées : 37° 37' 09" Nord, 0° 52' 32" Ouest

Taxon étudié : *Oryctolagus giberti* (NISP = 26 ; NMI = 3)

Période : Calabrien

Datation : 0,9 Ma

Conservation : Musée Martorell, Barcelone

Référence :

**De Marfà, R.**, 2008. *Oryctolagus giberti* n. sp. (Lagomorpha, Mammalia) du Pléistocène inférieur de Cueva Victoria (Murcie, Espagne). *Compte Rendu Palevol* 7, 305-313.

**Gibert, J., Ribot, F., Gibert, L., Leakey, M., Arribas, A., Martinez, B.**, 1995. Presence of the Cercopithecoid genus *Theropithecus* in Cueva Victoria (Murcia, Spain). *Journal of Human Evolution* 28, 487-493.

**Gibert, J., Gibert, L., Ferrández, C., Ribot, F., Iglesias, A., Beotas, P.**, 1999. Cueva Victoria: geología, paleontología, restos humanos y edades. *Memorias de Arqueología* 14, 37-62.

**Gibert, L., Scott, G.R., Scholz, D., Budsky, A., Ferrández, C., Ribot, F., Martin, R.A., Lería, M.**, 2016. Chronology for the Cueva Victoria fossil site (SE Spain): Evidence for Early Pleistocene Afro-Iberian dispersals. *Journal of Human Evolution* 90, 183-197.

Site : **Balaruc 1** (Sète, Hérault, France)

Coordonnées : 43° 24' 19" Nord, 3° 41' 51" Est

Taxon étudié : *Oryctolagus cuniculus* (NISP = 6 ; NMI = 2)

Période : Fin du Calabrien / début du Pléistocène moyen

Datation : 1 – 0,7 MA

Conservation : Université Claude Bernard, Lyon I

Référence :

**López-Martínez, N., Michaux, J., Villalta, J.D.**, 1976. Rongeurs et Lagomorphes de Bagur-2 (Province de Gérone, Espagne), Nouveau remplissage de fissure du début du Pléistocène Moyen. *Acta geológica hispánica* 11, 46-54.

## Annexe 1 : Détail des sites étudiés

Site : **Benisants** - Muntanyeta dels Sants de la Pedra - (Sueca, Valence, Espagne)

Coordonnées : 39° 12' 00" Nord, 0° 19' 00" Ouest

Taxon étudié : *Oryctolagus cuniculus* (NISP = 38 ; NMI = 6)

Période : Pléistocène moyen

Datation : stade isotopique 16

Conservation : Musée de Préhistoire, Valence

Référence :

**Sarrion, I.**, 1984. Nota preliminar sobre yacimientos paleontológicos pleistocénicos en la Ribera Baixa. *Cuadernos de geografía* 35, 163-174.

Site : **Grotte de l'Escale** (Saint-Estève-Janson, Bouches-du-Rhône, France)

Coordonnées : 43° 41' 14" Nord, 5° 23' 42" Est

Taxon étudié : *Oryctolagus cuniculus* (NISP = 78 ; NMI = 8)

Unité stratigraphique étudiée : Ensemble 3

Nature de l'accumulation : accidentelle (aven-piège) + prédation (e.g., petit carnivore terrestre, rapace) ?

Période : Pléistocène moyen

Datation : stade isotopique 16

Conservation : Musée National de Préhistoire, Les Eyzies-de-Tayac-Sireuil

Référence :

**Bonifay, M.-F.**, 1981. Les *Praemegaceros* du Pléistocène moyen de la Grotte de l'Escale à Saint-Estève-Janson (Bouches-du-Rhône). Leur intérêt dans le contexte biostratigraphique européen. *Bulletin de l'Association française pour l'étude du quaternaire* 18, 109-120.

**Coumont, M.P.**, 2006. *Taphonomie préhistorique : Mammifères fossiles en contexte naturel, les avens-pièges, apport pour l'étude des archéofaunes*. Thèse de doctorat, Université Aix-Marseille I, Aix-en-Provence.

Site : **Caune de l'Arago** (Tautavel, Pyrénées-Orientales, France)

Coordonnées : 42° 50' 22" Nord, 2° 45' 18" Est

Taxons étudiés : *Oryctolagus cuniculus* (NISP = 368 ; NMI = 59)

*Lepus timidus* (NISP = 7 ; NMI = 2)

Unité stratigraphique étudiée : Ensemble I (couches K à G), ensemble II (couches H à J), ensemble III (couches D à G)

Nature de l'accumulation : Rapace (hibou Grand-duc)

Période : Pléistocène moyen

Datation : stade isotopique 14 (ens. I), 13 (ens. II) et 12 (ens. III)

Culture Paléolithique : Acheuléen (Tayacien)

Conservation : Centre Européen de Recherches Préhistoriques, Tautavel

Référence :

**Desclaux, E.**, 1992. *Les petits vertébrés de la Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées-orientales) : paléontologie, paléoécologie, taphonomie*. Thèse de doctorat, Muséum national d'histoire naturelle, Paris.

**Lebreton, L., Desclaux, E., Hanquet, C., Cuenca-Besco, G., Moigne, A.-M., Perrenoud, C., Grégoire, S.**, 2017. Variations paléoenvironnementales au sein de l'Unité Archéostratigraphique G (UA G) de la Caune de l'Arago (Tautavel, France) : apport des paléocommunautés de rongeurs. *Quaternaire* 28, 313-321.

**Lumley, H. de, Lumley, M.-A. de, Bada, J.L., Turekian, K.K.**, 1977. The dating of the Pre-Neandertal remains at Caune de l'Arago, Tautavel, Pyrénées-Orientales, France. *Journal of Human Evolution* 6, 223-224.

## Annexe 1 : Détail des sites étudiés

**Lumley, H. de, Fournier, A., Park, Y.C., Yokoyama, Y., Demouy, A.,** 1984. Stratigraphie du remplissage pléistocène moyen de la Caune de l'Arago à Tautavel. Étude de huit carotages effectués de 1981 à 1983. *L'Anthropologie* 88, 5-18.

**Lumley, H. de, Grégoire, S., Barsky, D., Batalla, G., Bailon, S., Belda, V., Briki, D., Byrne, L., Desclaux, E., El Guenouni, K., Fournier, A., Kacimi, S., Lacombat, F., de Lumley, M.-A., Moigne, A.-M., Moutoussamy, J., Paunescu, C., Perrenoud, C., Pois, V., Quiles, J., Rivals, F., Roger, T., Testu, A.,** 2004. Habitat et mode de vie des chasseurs paléolithiques de la Caune de l'Arago (600 000–400 000 ans). *L'Anthropologie* 108, 159-184.

**Moigne, A.-M., Palombo, M.R., Belda, V., Heriech-Briki, D., Kacimi, S., Lacombat, F., de Lumley, M.-A., Moutoussamy, J., Rivals, F., Quilès, J., Testu, A.,** 2006. Les faunes de grands mammifères de la Caune de l'Arago (Tautavel) dans le cadre biochronologique des faunes du Pléistocène moyen italien. *L'Anthropologie* 110, 788-831.

Site : **Camp de Peyre** (Sauveterre-la-Lémance, Lot-et-Garonne, France)

Coordonnées : 44° 35' 26" Nord, 1° 00' 55" Est

Taxons étudiés : *Oryctolagus cuniculus* (NISP = 20 ; NMI = 7)

*Lepus timidus* (NISP = 57 ; NMI = 7)

Unité stratigraphique étudiée : Ensemble moyen (couches 3 à 8)

Période : Pléistocène moyen

Datation : stade isotopique 12

Conservation : De la Préhistoire à l'Actuel, Culture, Environnement et Anthropologie, Bordeaux

Référence :

**Delpech, F., Le Tensorer, J.-M., Pineda, R., Prat, F.** 1978. Un nouveau gisement du Pléistocène moyen : Camp de Peyre à Sauveterre la Lémance (Lot-et-Garonne). *Compte Rendu de l'Académie des Sciences de Paris* 286, 1101-1103.

**Donard, E.,** 1982. *Recherches sur les léporinés quaternaires (Pléistocène moyen et supérieur, Holocène)*. Thèse de doctorat, Université Bordeaux 1, Talence.

**Guadelli, J.-L., Prat, F.,** 1995. Le Cheval du gisement pléistocène moyen de Camp de Peyre (Sauveterre-la-Lémance, Lot-et-Garonne) *Equus mosbachensis campdepeyri* nov. ssp.. *Paléo* 7, 85-121.

Site : **Galeria Pesada** (Almonda, Estrémadure, Portugal)

Coordonnées : 39° 30' 23" Nord, 8° 36' 49" Ouest

Taxon étudié : *Oryctolagus cuniculus* (NISP = 273 ; NMI = 29)

Unité stratigraphique étudiée : couches J et C

Nature de l'accumulation : rapace (aigle ou hibou Grand-duc)

Période : Pléistocène moyen

Datation : Partie basal (J) : 417,7 ± 35,5 ka BP ; Partie supérieur (C) : 326,400 ± 13,4 ka BP

Culture Paléolithique : Acheuléen

Conservation : Musée National d'Archéologie, Lisbonne

Référence :

**Hockett, B.,** *inédit*. Taphonomy of the Leporid Bones from Galeria Pesada.

**Hoffmann, D.L., Pike, A.W.G., Wainer, K., Zilhão, J.,** 2016. New U-series results for the speleogenesis and the Palaeolithic archaeology of the Almonda karstic system (Torres Novas, Portugal). *Quaternary International* 294, 168-182.

**Marks, A.E., Brugal, J.-P., Chabai, V.P., Monigal, K., Goldberg, P., Hockett, B., Peman, E., Elorza, M., Mallol, C.,** 2002. Le gisement pléistocène moyen de Galeria Pesada (Estrémadure, Portugal) : premiers résultats. *Paléo* 14, 77-100.

**Trinkaus, E., Marks, A.E., Brugal, J.-P., Bailey, S.E., Rink, W.J., Richter, D.,** 2003. Later Middle Pleistocene human remains from the Almonda Karstic system, Torres Novas, Portugal. *Journal of Human Evolution* 45, 219-226.



## Annexe 1 : Détail des sites étudiés

Site : **Coveta de la Bassa de Sant Llorenç** (Cullera, Valence, Espagne)

Coordonnées : 39° 09' 50" Nord, 0° 15' 06" Ouest

Taxon étudié : *Oryctolagus cuniculus* (NISP = 65 ; NMI = 10)

Période : Pléistocène moyen

Datation : stade isotopique 11

Conservation : Musée de Préhistoire, Valence

Référence :

**Sarrion, I.**, 1984. Nota preliminar sobre yacimientos paleontológicos pleistocénicos en la Ribera Baixa. *Cuadernos de geografía* 35, 163-174.

**Sarrion, I.**, 2010. El cáprido del yacimiento de la Cova del Molí Mató, Agres, Alacant. *Recerques del Museu d'Alcoi* 19, 7-18.

Site : **Terra Amata** (Nice, Alpes-Maritimes, France)

Coordonnées : 43° 41' 52" Nord, 7° 17' 22" Est

Taxon étudié : *Oryctolagus cuniculus* (NISP = 94 ; NMI = 13)

Nature de l'accumulation : activité anthropique observée

Période : Pléistocène moyen

Datation : 380 ± 80 ka BP

Culture Paléolithique : Acheuléen

Conservation : Musée de Terra Amata, Nice

Référence :

**El Guennoui, K.**, 2001. *Les lapins du Pléistocène moyen et supérieur de quelques sites préhistoriques de l'Europe méditerranéenne : Terra-Amata, Orgnac 3, Baume Bonne, la grotte du Lazaret, la grotte du Boquete de Zafarraya, Armadelle Manie. Étude paléontologique, achéozoologique et taphonomique.* Thèse de doctorat, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

**Lumley, H. de**, 1966. Les fouilles de Terra-Amata à Nice. Premiers résultats. *Bulletin du Musée d'anthropologie préhistorique de Monaco* 13, 29-51.

**Lumley, H. de**, 2009. *Terra Amata Nice Alpes-Maritimes, France Tome I.* CNRS Éditions.

**Mourer-Chauviré, C., Renault-Miskovsky, J.**, 1980. Le Paléoenvironnement des chasseurs de Terra Amata (Nice, Alpes-Maritimes) au Pléistocène moyen. La flore et la faune de grands mammifères. *Geobios* 13, 279-287.

Site : **Grotte de Lunel-Viel 1** (Lunel-Viel, Hérault, France)

Coordonnées : 43° 40' 44" Nord, 4° 05' 33" Est

Taxon étudié : *Oryctolagus cuniculus* (NISP = 364 ; NMI = 44)

Unité stratigraphique étudiée : Ensemble II (couches 6 à 9)

Nature de l'accumulation : Petit carnivore terrestre

Période : Pléistocène moyen

Datation : stade isotopique 11 ; ≈ 350 ka BP

Conservation : Musée National de Préhistoire, Les Eyzies-de-Tayac-Sireuil

Référence :

**Boudadi-Maligne, M.**, 2010. *Les Canis pléistocènes du Sud de la France : approche biosystématique, évolutive et biochronologique.* Thèse de doctorat, Université Bordeaux 1, Talence.

**Donard, E.**, 1982. *Recherches sur les léporinés quaternaires (Pléistocène moyen et supérieur, Holocène).* Thèse de doctorat, Université Bordeaux 1, Talence.

## Annexe 1 : Détail des sites étudiés

**Fosse, P.**, 1994. *Taphonomie paléolithique, les grands mammifères de Soleilhac et de Lunel-Viel*. Thèse de doctorat, Université de Provence, Aix-Marseille I.

**Uzunidis, A.**, 2017. *Grands herbivores de la fin du Pléistocène moyen au début du Pléistocène supérieur dans le sud de la France. Implications anthropologiques pour la lignée néandertalienne*. Thèse de doctorat, Aix-Marseille Université, Aix-en-Provence.

Site : **Igue des Rameaux** (Saint-Antonin-Noble-Val, Tarn-et-Garonne, France)

Coordonnées : 44° 09' 10" Nord, 1° 45' 21" Est

Taxon étudié : *Oryctolagus cuniculus* (NISP = 534 ; NMI = 45)

*Lepus granatensis* et *Lepus timidus* (NISP = 53 ; NMI = 12)

Unité stratigraphique étudiée : Secteur aval (couches 60-63) et secteur amont (couche 30)

Nature de l'accumulation : accidentelle pour partie (aven-piège)

Période : Pléistocène moyen

Datation : 340 – 300 ka BP

Culture Paléolithique : Paléolithique moyen ancien

Conservation : Laboratoire Méditerranéen de Préhistoire Europe Afrique, Aix-en-Provence

Référence :

**Boudadi-Maligne, M.**, 2010. *Les Canis pléistocènes du Sud de la France : approche biosystématique, évolutive et biochronologique*. Thèse de doctorat, Université Bordeaux 1, Talence.

**Cochard, D.**, 2004. *Les Léporidés dans la subsistance Paléolithique du Sud de la France*. Thèse de doctorat, Université Bordeaux 1, Talence.

**Coumont, M.P.**, 2006. *Taphonomie préhistorique : Mammifères fossiles en contexte naturel, les avens-pièges, apport pour l'étude des archéofaunes*. Thèse de doctorat, Université Aix-Marseille I, Aix-en-Provence.

**Jeannet, M., Mein, P.**, 2016. Les Muridae (Mammalia, Rodentia) du Pléistocène moyen de l'Igue des Rameaux (Tarn-et-Garonne, France). *Paléo* 27, 177-205.

**Rouzaud, F., Soulier, M., Brugal, J.-P., Jaubert, J.**, 1990. L'Igue des Rameaux (Saint-Antonin-Noble-Val, Tarn-et-Garonne). Un nouveau gisement du Pléistocène moyen : premiers résultats. *Paléo* 2, 89-106.

**Uzunidis, A.**, 2017. *Grands herbivores de la fin du Pléistocène moyen au début du Pléistocène supérieur dans le sud de la France. Implications anthropologiques pour la lignée néandertalienne*. Thèse de doctorat, Aix-Marseille Université, Aix-en-Provence.

Site : **Aven d'Orgnac III** (Orgnac-l'Aven, Ardèche, France)

Coordonnées : 44° 18' 25" Nord, 4° 26' 03" Est

Taxon étudié : *Oryctolagus cuniculus* (NISP = 546 ; NMI = 80)

Unité stratigraphique étudiée : couche 6

Nature de l'accumulation : mixte (rapace, petit carnivore terrestre, anthropique)

Période : Pléistocène moyen

Datation : 298,4 ± 16,8 – 267,7 ± 5,9 ka BP

Culture Paléolithique : Prémoustérien et Acheuléen

Conservation : Laboratoire de Préhistoire Nice-Côte d'Azur, Nice

Référence :

**El Guennouni, K.**, 2001. *Les lapins du Pléistocène moyen et supérieur de quelques sites préhistoriques de l'Europe méditerranéenne : Terra-Amata, Orgnac 3, Baume Bonne, la grotte du Lazaret, la grotte du Boquete de Zafarraya, Arma delle Manie. Étude paléontologique, achéozoologique et taphonomique*. Thèse de doctorat, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

**Michel, V., Shen, G., Shen, C.-C., Wu, C.-C., Vérati, C., Gallet, S., Moncel, M.-H., Combiér, J., Khatib, S., Manetti, M.**, 2013. Application of U/Th and 40Ar/39Ar Dating to Orgnac 3, a Late Acheulean and Early Middle Palaeolithic Site in Ardèche, France. *PLoS One* 8, e82394.

## Annexe 1 : Détail des sites étudiés

**Sam, Y.**, 2009. *Etude paléontologique, archéozoologique et taphonomique des grands mammifères du site Pléistocène moyen d'Orgnac 3 (Ardèche, France)*. Thèse de doctorat, Université de Perpignan, Perpignan.

Site : **Grotte Vaufrey** (Cénac-et-Saint-Julien, Dordogne, France)

Coordonnées : 44° 48' 03" Nord, 1° 12' 18" Est

Taxon étudié : *Oryctolagus cuniculus* (NISP = 70 ; NMI = 12)

*Lepus timidus* (NISP = 1 ; NMI = 1)

Unité stratigraphique étudiée : couche 8

Nature de l'accumulation : petit carnivore terrestre

Période : Pléistocène moyen

Datation : 234 ± 45 ka BP

Culture Paléolithique : Moustérien (Levallois)

Conservation : Musée National de Préhistoire, Les Eyzies-de-Tayac-Sireuil

Référence :

**Cochard, D.**, 2007. Caractérisation des apports de Léporidés dans les sites paléolithiques et application méthodologique à la couche VIII de la grotte Vaufrey. In : Evin, J. (Ed.), *Un siècle de construction du discours scientifique en Préhistoire*, Mémoire de la Société Préhistorique Française, p. 467-480.

**Delpech, F.**, 1988. Les grands mammifères à l'exception des ursidés. In : Rigaud, J.-P., (Ed.). *La grotte Vaufrey : paléoenvironnement, chronologie, activités humaines*. Mémoires de la Société Préhistorique Française 19, p. 213-290.

**Hernandez, M., Mercier, N., Rigaud, J.-P., Texier, J.-P., Delpech, F.**, 2014. A revised chronology for the Grotte Vaufrey (Dordogne, France) based on TT-OSL dating of sedimentary quartz. *Journal of Human Evolution* 75, 53-63.

**Rigaud, J.-P.**, 1988. *La grotte Vaufrey : paléoenvironnement, chronologie, activités humaines*. Mémoires de la Société Préhistorique Française 19, Paris.

Site : **Grotte de la Baume Bonne** (Quinson, Alpes-de-Haute-Provence, France)

Coordonnées : 43° 42' 01" Nord, 6° 03' 21" Est

Taxon étudié : *Oryctolagus cuniculus* (NISP = 180 ; NMI = 19)

*Lepus timidus* (NISP = 1 ; NMI = 1)

Unité stratigraphique étudiée : Ensemble III

Période : Pléistocène moyen

Datation : 250 – 150 ka BP

Culture Paléolithique : Moustérien

Conservation : Laboratoire de Préhistoire Nice-Côte d'Azur, Nice

Référence :

**El Guennoui, K.**, 2001. *Les lapins du Pléistocène moyen et supérieur de quelques sites préhistoriques de l'Europe méditerranéenne : Terra-Amata, Orgnac 3, Baume Bonne, la grotte du Lazaret, la grotte du Boquete de Zafarraya, Arma delle Manie. Étude paléontologique, archéozoologique et taphonomique*. Thèse de doctorat, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

**Gagnepain, J., Gaillard, C.**, 2003. La grotte de la Baume Bonne (Quinson, Alpes de Haute-Provence) : synthèse chronostratigraphique et séquence culturelle d'après les fouilles récentes (1988-1997). In : Molines, N., Moncel, M.-H., Monnier, J.-L., (Eds.). *Données récentes sur les modalités de peuplement et sur le cadre chronostratigraphique, géologique et paléogéographique des industries du Paléolithique inférieur et moyen en Europe*. British Archaeological Reports - International Series 1364, p.73-86.

## Annexe 1 : Détail des sites étudiés

Site : **Grotte Capi** (Cabrerets, Lot, France)

Coordonnées : 44° 30' 25" Nord, 1° 39' 19" Est

Taxon étudié : *Oryctolagus cuniculus* (NISP = 3 ; NMI = 1)

*Lepus timidus* (NISP = 19 ; NMI = 2)

Période : Pléistocène moyen

Datation : stade isotopique 7

Conservation : Muséum d'Histoire Naturelle de Genève

Référence :

**Aubigny, G.S.**, 1982. La grotte Capi, *Bulletin du GSNU* 2, 1-4.

Site : **Décharge d'Aubais** (Aubais, Gard, France)

Coordonnées : 43° 45' 21" Nord, 4° 08' 55" Est

Taxon étudié : *Oryctolagus cuniculus* (NISP = 62 ; NMI = 17)

*Lepus timidus* (NISP = 9 ; NMI = 2)

Période : Pléistocène moyen

Datation : stade isotopique 7

Conservation : Collection Jean-Yves Crochet, Montpellier

Référence :

**Crochet, J.-Y., Boulbes, N., Chauviré-Mourer, C., Crégut-Bonnoure, E., Labe, B.F., Pelletier, M., Pellier, X.**, en préparation.

Site : **Grotte du Lazaret** (Nice, Alpes-Maritimes, France)

Coordonnées : 43° 41' 27" Nord, 7° 17' 41" Est

Taxon étudié : *Oryctolagus cuniculus* (NISP = 976 ; NMI = 81)

Unité stratigraphique étudiée : Locus 8 et UA25

Nature de l'accumulation : mixte (hibou Grand-duc, petit carnivore terrestre, anthropique, attritionnelle)

Période : Pléistocène supérieur

Datation : 170 – 130 ka BP

Culture Paléolithique : Acheuléen moyen et supérieur

Conservation : Laboratoire Départemental de Préhistoire du Lazaret, Nice

Référence :

**Hanquet, C., Valensi, P., Bailon, S., Desclaux, E., El Guennoui, K., Roger, T., Lumley, H. de**, 2010. Caractérisation du climat et de la biodiversité au Pléistocène moyen final, d'après les faunes de vertébrés de la grotte du Lazaret (Nice, France). *Quaternaire* 21, 215-226

**El Guennoui, K.**, 2001. *Les lapins du Pléistocène moyen et supérieur de quelques sites préhistoriques de l'Europe méditerranéenne : Terra-Amata, Orgnac 3, Baume Bonne, la grotte du Lazaret, la grotte du Boquete de Zafarraya, Arma delle Manie. Étude paléontologique, achéozoologique et taphonomique*. Thèse de doctorat, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

**Lumley, H. de**, 2004. *Le sol d'occupation acheuléen de l'unité stratigraphique UA25 de la grotte du Lazaret*. Edisud, Aix-en-Provence.

**Valensi, P., Bailon, S., Michel, V., Desclaux, E., Rousseau, L., Onoratini, G., Genty, D., Blamart, D., Lumley, H. de**, 2007. Cadre climatique et environnemental des acheuléens de la grotte du Lazaret, à Nice. Données paléontologiques, biogéochimiques et radiométriques établies sur les faunes de vertébrés et d'invertébrés. *ArcheoSciences* 31, 137-150.

## Annexe 1 : Détail des sites étudiés

Site : **Coudoulous 1** (Tour-de-Faure, Lot, France)

Coordonnées : 44° 28' 28" Nord, 1° 39' 00" Est

Taxon étudié : *Oryctolagus cuniculus* (NISP = 252 ; NMI = 34)

*Lepus timidus* (NISP = 24 ; NMI = 4)

Unité stratigraphique étudiée : Ensemble moyen (couches 6 et 7)

Période : Pléistocène moyen

Datation : 151 ± 23 - 137 ± 21 ka BP

Culture Paléolithique : Paléolithique ancien

Conservation : Laboratoire Méditerranéen de Préhistoire Europe Afrique, Aix-en-Provence

Référence :

**Brugal, J.-P., Jaubert, J.**, 1991. Les gisements paléontologiques pléistocènes à indices de fréquentation humaine : un nouveau type de comportement de prédation ? *Paléo* 3, 15-41.

**Jaubert, J., Kervazo, B., Bahain, J.-J., Brugal, J.-P., Chalard, P., Falguères, C., Jarry, M., Jeannet, M., Lemorini, C., Louchart, A., Maksud, F., Mourre, V., Quinif, Y., Thiebaut, C.**, 2005. Coudoulous I (Tour-de-Faure, Lot), site du Pléistocène moyen en Quercy : Bilan pluridisciplinaire. In : Molines, N., Monnier, J.-L., Moncel, M.-H., (Eds.), *Données récentes sur les peuplements du Paléolithique inférieur et moyen en Europe*. British Archaeological Reports - International Series 1364, p.227-251.

Site : **Grotte des Cèdres** (Plan-d'Aups-Sainte-Baume, Var, France)

Coordonnées : 43° 19' 46" Nord, 5° 43' 01" Est

Taxon étudié : *Oryctolagus cuniculus* (NISP = 120 ; NMI = 26)

Unité stratigraphique étudiée : couches I à III

Période : Pléistocène moyen

Datation : 140 – 130 ka BP

Culture Paléolithique : Moustérien

Conservation : Musée Requien, Avignon

Référence :

**Crégut-Bonnoure, E.**, 1995. 4.2 Les Lagomorphes. In : Defleur, A., Crégut-Bonnoure, E., (Eds.). *Le Gisement paléolithique moyen de la grotte des Cèdres : (Le Plan-d'Aups, Var)*. Edition de la Maison des sciences de l'homme, Paris, p. 142-147.

**Defleur, A., Crégut-Bonnoure, E., Radulescu, C., Villette, P.**, 1990. La grotte des Cèdres, commune du Plan d'Aups (Var). *Bulletin de la Société préhistorique française* 87, 270-274.

Site : **Pech-de-l'Azé II** (Carsac, Dordogne, France)

Coordonnées : 44° 51' 30" Nord, 1° 15' 12" Est

Taxon étudié : *Oryctolagus cuniculus* (NISP = 116 ; NMI = 16)

Unité stratigraphique étudiée : couches 6/7

Période : Pléistocène moyen

Datation : 175 ± 27 – 117 ± 13 ka BP

Culture Paléolithique : Moustérien de tradition acheuléenne

Conservation :

Référence :

**Delpech, F., Prat, F.**, 1995. Nouvelles observations sur les faunes acheuléennes de Combe-Grenal (Domme, Dordogne). *Paléo* 7, 123-137.

**Donard, E.**, 1982. *Recherches sur les léporinés quaternaires (Pléistocène moyen et supérieur, Holocène)*. Thèse de doctorat, Université Bordeaux 1, Talence.



## Annexe 1 : Détail des sites étudiés

**Grün, R., Mellars, P., Laville, H.**, 1991. ESR chronology of a 100,000-year archeological sequence at Pech de l'Azé II, France. *Antiquity* 65, 544-551.

**Grün, R., McCulloch, M., Mortimer, G.**, 1999. Detailed mass spectrometric U-series analyses of two teeth from the archaeological site of Pech de l'Azé II: implications for uranium migration and dating. *Journal of Archaeological Science* 26, 1301-1310.

**Schwarcz, H.P., Blackwell, B.**, 1983.  $^{230}\text{Th}/^{234}\text{U}$  age of a Mousterian site in France. *Nature* 301, 236-237.

**Texier, J.-P.**, 2006. Nouvelle lecture géologique du site paléolithique du Pech-de-l'Azé II (Dordogne, France). *Paléo* 18, 217-236.

Site : **Combe-Grenal** (Domme, Dordogne, France)

Coordonnées : 44° 48' 08" Nord, 1° 12' 52" Est

Taxon étudié : *Oryctolagus cuniculus* (NISP = 97 ; NMI = 17)

Unité stratigraphique étudiée : couches 52-59

Période : Pléistocène moyen

Datation : fin du stade isotopique 6

Culture Paléolithique : Acheuléen méridional

Conservation : Musée National de Préhistoire, Les Eyzies-de-Tayac-Sireuil

Référence :

**Bordes, F., Prat, F.**, 1965. Observations sur les faunes du Riss et Würm I en Dordogne. *L'Anthropologie* 69, 31-45.

**Delpech, F., Prat, F.**, 1995. Nouvelles observations sur les faunes acheuléennes de Combe-Grenal (Domme, Dordogne). *Paléo* 7, 123-137.

**Donard, E.**, 1982. *Recherches sur les léporinés quaternaires (Pléistocène moyen et supérieur, Holocène)*. Thèse de doctorat, Université Bordeaux 1, Talence.

Site : **Faille de Gavaudun** (Gavaudun, Lot-et-Garonne, France)

Coordonnées : 44° 33' 41" Nord, 0° 53' 18" Est

Taxon étudié : *Oryctolagus cuniculus* (NISP = 209 ; NMI = 27)

*Lepus timidus* (NISP = 53 ; NMI = 12)

Période : Pléistocène moyen

Datation : fin du stade isotopique 6

Conservation : De la Préhistoire à l'Actuel, Culture, Environnement et Anthropologie, Bordeaux

Référence :

**Donard, E.**, 1982. *Recherches sur les léporinés quaternaires (Pléistocène moyen et supérieur, Holocène)*. Thèse de doctorat, Université Bordeaux 1, Talence.

Site : **Grotte de Rigabe** (Artigues, Var, France)

Coordonnées : 43° 35' 39" Nord, 5° 48' 41" Est

Taxon étudié : *Oryctolagus cuniculus* (NISP = 143 ; NMI = 25)

Unité stratigraphique étudiée : couches F/G

Période : Pléistocène supérieur

Datation : stade isotopique 5 (Würm I)

Culture Paléolithique : Moustérien

Conservation : Musée National de Préhistoire, Les Eyzies-de-Tayac-Sireuil

## Annexe 1 : Détail des sites étudiés

### Référence :

**Bonifay, E.**, 1965. Moustérien et pré-moustérien de la grotte de Rigabe. *Quartär* 15-16, 61-77.

**Escalon de Fontonn, M., de Lumley, H.**, 1960. Le Paléolithique moyen de la grotte de Rigabe (Artigues, Var). *Gallia Préhistoire* 3, 1-39.

Site : **Abri des Barasses II** (Balazuc, Ardèche, France)

Coordonnées : 44° 30' 34" Nord, 4° 22' 24" Est

Taxon étudié : *Oryctolagus cuniculus* (NISP = 1 ; NMI = 1)

*Lepus timidus* (NISP = 2 ; NMI = 1)

Unité stratigraphique étudiée : US6

Période : Pléistocène supérieur

Datation : 98,4 +/- 15,1 ka BP

Culture Paléolithique : Moustérien

Conservation : Laboratoire Départemental de Préhistoire du Lazaret, Nice

### Référence :

**Daujeard, C., Moncel, M.-H., Raynal, J.-P., Argant, A., Béarez, P., Courty, M.-A., Crégut-Bonnoure, É., Delvigne, V., Desclaux, E., Foury, Y., Galloti, R., Lafarge, A., Lateur, N., Le Pape, J.-M., Manzano, A., Richard, M., Rogert, T., Rué, M.**, 2012. *Rapport de sondage 2012 : Balazuc, la Grotte des Barrasses II. Rapport de fouilles*, Service Régional d'Archéologie de Rhône-Alpes, Lyon.

**Foury, Y., Desclaux, E., Daujeard, C., Defleur, A., Moncel, M.-H., Raynal, J.-P.**, 2016. Évolution des faunes de rongeurs en moyenne vallée du Rhône (Rive droite, Ardèche, France) au cours du Pléistocène moyen final et du Pléistocène supérieur ancien, du MIS 6 au MIS 4. *Quaternaire* 27, 55-79.

Site : **La Baume Moula-Guercy** (Soyons, Ardèche, France)

Coordonnées : 44° 53' 24" Nord, 4° 51' 03" Est

Taxon étudié : *Oryctolagus cuniculus* (NISP = 1 ; NMI = 1)

*Lepus timidus* (NISP = 2 ; NMI = 1)

Unité stratigraphique étudiée : couche XV

Période : Pléistocène supérieur

Datation : 119 ± 13 - 97 ± 10 ka BP

Culture Paléolithique : Moustérien (Levallois/Discoïde)

Conservation : Laboratoire Départemental de Préhistoire du Lazaret, Nice

### Référence :

**Defleur, A., White, T., Valensi, P., Slimak, L., Crégut-Bonnoure, E.**, 1999. Neanderthal cannibalism at Moula-Guercy, Ardèche, France. *Science* 286, 128-131.

**Desclaux, E., Defleur, A.**, 1997. Étude préliminaire des micromammifères de la Baume Moula-Guercy à Soyons (Ardèche, France). Systématique, biostratigraphie et paléoécologie. *Quaternaire* 8, 213-223.

**Crégut-Bonnoure, É., Boulbes, N., Daujeard, C., Fernandez, P., Valensi, P.**, 2010. Nouvelles données sur la grande faune de l'Éemien dans le Sud-Est de la France. *Quaternaire* 21, 227-248.

**Daujeard, C., Moncel, M.-H.**, 2010. On Neanderthal subsistence strategies and land use: a regional focus on the Rhone Valley area in southeastern France. *Journal of Anthropological Archaeology* 29, 368-391.

**Willmes, M., Grün, R., Douka, K., Michel, V., Armstrong, R.A., Benson, A., Crégut-Bonnoure, E., Desclaux, E., Fang, F., Kinsley, L., Saos, T., Defleur, A.R.**, 2016. A comprehensive chronology of the Neanderthal site Moula-Guercy, Ardèche, France. *Journal of Archaeological Science: Reports* 9, 309-319.

## Annexe 1 : Détail des sites étudiés

Site : **Grotte des Ramandils** (Port-la-Nouvelle, Aude, France)

Coordonnées : 43° 01' 14" Nord, 3° 02' 36" Est

Taxon étudié : *Oryctolagus cuniculus* (NISP = 307 ; NMI = 46)

Unité stratigraphique étudiée : Ensembles III-IV et I-II

Période : Pléistocène supérieur

Datation : MIS 5e (ens. III-IV) et MIS 4 (ens. I-II)

Culture Paléolithique : Moustérien typique (Denticulé, Levallois)

Conservation : Centre Européen de Recherches Préhistoriques, Tautavel

Référence :

**Bannes, L., Dorigny, A.**, 2005. Le gisement des Ramandils (Port-La Nouvelle, Aude). Approche paléoenvironnementale. In: Tuffreau, A., (Eds.), *Peuplements humains et variations environnementales au Quaternaire*. British Archaeological Reports - International Series 1352, p. 95-104.

**Moles, V., Boutié, P.**, 2009. Contribution à la reconnaissance d'une microproduction

au Paléolithique moyen : les industries de la grotte des Ramandils (Port-La Nouvelle, Aude, France). *L'anthropologie* 113, 356-380.

Site : **Cova del Rinoceront** (Castelldefels, Barcelon, Espagne)

Coordonnées : 41° 16' 25" Nord, 1° 57' 39" Est

Taxon étudié : *Oryctolagus cuniculus* (NISP = 218 ; NMI = 32)

Unité stratigraphique étudiée : Unité 1 (couches I à III)

Période : Pléistocène supérieur

Datation : 129,4 - 86 ka BP

Culture Paléolithique : Moustérien

Conservation : Université de Barcelone

Référence :

**Daura, J., Sanz, M., Julà, R., García-Fernández, D., Fornós, J.J., Vaquero, M., Allué, E., López-García, J.M., Blain, H.A., Ortiz, J.E., Torres, T., Albert, R.M., Rodríguez-Cintas, A., Sánchez-Marco, A., Cerdeño, E., Skinner, A.R., Asmeron, Y., Polyak, V.J., Garcés, M., Arnold, L.J., Demuro, M., Pike, A.W.G., Euba, I., Rodríguez, R.F., Yagüe, A.S., Villaescusa, L., Gómez, S., Rubio, A., Pedro, M., Fullola, J.M., Zilhão, J.**, 2015. Cova del Rinoceront (Castelldefels, Barcelona): a terrestrial record for the Last Interglacial period (MIS 5) in the Mediterranean coast of the Iberian Peninsula. *Quaternary Science Reviews* 114, 203-227.

**Sanz, M., Daura, J.**, 2018. Taphonomic analysis of an ungulate-dominated accumulation at the Pleistocene Cova del Rinoceront site near Barcelona, Spain (northeastern Iberian Peninsula). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 498, 24-38.

Site : **Abri des Canalettes** (Nant, Aveyron, France)

Coordonnées : 44° 01' 18" Nord, 3° 18' 02" Est

Taxon étudié : *Oryctolagus cuniculus* (NISP = 273 ; NMI = 37)

*Lepus timidus* (NISP = 2 ; NMI = 1)

Unité stratigraphique étudiée : couche 4

Nature de l'accumulation : anthropique

Période : Pléistocène supérieur

Datation : MIS 5a

## Annexe 1 : Détail des sites étudiés

Culture Paléolithique : Moustérien typique

Conservation : Laboratoire Méditerranéen de Préhistoire Europe Afrique, Aix-en-Provence

Référence :

**Cochard, D., Brugal, J.-P., Morin, E., Meignen, L.**, 2012. Evidence of small fast game exploitation in the Middle Paleolithic of Les Canalettes Aveyron, France. *Quaternary International* 264, 32-51.

**Meignen, L.**, 1993. *L'Abri des Canalettes. Un Habitat Moustérien sur les Grands Causses (Nant, Aveyron)*. CNRS Editions, Paris.

**Meignen, L., Brugal, J.-P.**, 2001. Territorial exploitation, technical traditions and environment in a mid-altitude context: the Canalettes rockshelter (Grands Causses, France). In : Conard, N.J. (Ed.), *Settlement Dynamics of the Middle Paleolithic and Middle Stone Age*. Kerns Verlag, Tübingen, p. 463-483.

Site : **Grotte de Furninha** (Peniche, Estrémadure, Portugal)

Coordonnées : 39° 21' 23" Nord, 9° 26' 14" Ouest

Taxon étudié : *Oryctolagus cuniculus* (NISP = 630 ; NMI = 60)

Période : Pléistocène supérieur

Datation : ≈ 80 ka BP

Culture Paléolithique : Moustérien

Conservation : Musée de Géologie, Lisbonne

Référence :

**Brugal, J.-P., Argant, J., Crispim, J.A., Figueiredo, S., Martin Serra, A., Palmqvist, P.**, 2012. The complex carnivore-rich assemblages from Furninha (Peniche, Portugal) : a multidisciplinary approach. *Journal of Taphonomy* 10, 417-438.

Site : **Abri Pié Lombard** (Tourrettes-sur-Loup, Alpes-Maritimes, France)

Coordonnées : 43° 43' 01" Nord, 7° 03' 38" Est

Taxon étudié : *Oryctolagus cuniculus* (NISP = 1134 ; NMI = 130)

Unité stratigraphique étudiée : complexe moustérien

Nature de l'accumulation : anthropique

Période : Pléistocène supérieur

Datation : 70 ± 7,7 ka BP

Culture Paléolithique :

Conservation : Laboratoire Méditerranéen de Préhistoire Europe Afrique, Aix-en-Provence

Référence :

**Texier, P.-J., Renault-Miskovsky, J., Desclaux, E., de Lumley, M.-A., Porraz, G., Tomasso, A.**, 2011. L'abri Pié Lombard à Tourettes-sur-Loup (Alpes-Maritimes) : Anciennes fouilles, Nouvelles données. *Bulletin du Musée d'anthropologie préhistorique de Monaco* 51, 19-49.

**Romero, A.J., Díez, J.C., Brugal, J.-P.**, 2017. Aves de caza. Estudio tafonómico y zooarqueológico de los restos avianos de los niveles musterienses de Pié Lombard (Alpes-Maritimes, Francia). *Minibe* 68.

## Annexe 1 : Détail des sites étudiés

Site : **Cova Negra** (Játiva, Valence, Espagne)

Coordonnées : 38° 59' 19" Nord, 0° 31' 09" Ouest

Taxon étudié : *Oryctolagus cuniculus* (NISP = 33 ; NMI = 4)

Unité stratigraphique étudiée : couche IX

Nature de l'accumulation : rapace (hibou Grand-duc)

Période : Pléistocène supérieur

Datation : stade isotopique 4

Culture Paléolithique : Paracharentien

Conservation : Musée de Préhistoire, Valence

Référence :

**Guillem, P.M.**, 2000. Secuencia climática del Pleistoceno medio final y del Pleistoceno superior inicial en la fachada central mediterránea a partir de micromamíferos (Rodentia e Insectívora). *Sagvntvn* 32, 9-29.

**Pérez Ripoll, M.**, 1977. *Los mamíferos del yacimiento musteriense de Cova Negra (Jativa, Valencia)*. Serie de Trabajos varios 53. Servicio de Investigación prehistórica - Museo de Prehistoria de Valencia, Valencia.

**Sanchis, A.**, 2012. *Los lagomorfos del Paleolítico medio en la vertiente mediterránea ibérica : Humanos y otros predadores como agentes de aporte y alteración de los restos óseos en yacimientos arqueológicos*. Serie de Trabajos varios 115. Servicio de Investigación prehistórica - Museo de Prehistoria de Valencia, Valencia.

**Villaverde, V.**, 1984. *La Cova Negra de Xàtiva y el Musteriense en la región central del Mediterráneo español*. Serie de Trabajos varios 79. Servicio de Investigación prehistórica - Museo de Prehistoria de Valencia, Valencia.

Site : **Abri de La Combette** (Bonnieux, Vaucluse, France)

Coordonnées : 43° 49' 26" Nord, 5° 18' 27" Est

Taxon étudié : *Oryctolagus cuniculus* (NISP = 162 ; NMI = 27)

Unité stratigraphique étudiée : Unité inférieur (couches E et F/G)

Période : Pléistocène supérieur

Datation : 70 – 45 ka BP

Culture Paléolithique : Moustérien (Levallois et Discoïde)

Conservation : Laboratoire Départemental de Préhistoire du Lazaret, Nice

Référence :

**López-Sáez, J.A., Texier, P.J., Mai, B.T.**, 1998. Paléoenvironnement durant le Pleistocene Supérieur en Vaucluse: analyse palynologique des couches inférieures de l'abri de la Combette (Bonnieux, Vaucluse, France). *Trabajos de Prehistoria* 55, 151-162.

**Texier, P.-J., Brugal, J.-P., Desclaux, E., Lemorini, C., López-Sáez, J.A., They, I., Wilson, L.**, 2003. La Combette (Bonnieux, Vaucluse, France): a Mousterian sequence in the Luberon mountain chain, between the plains of the Durance and Calavon rivers. *Preistoria Alpina* 39, 77-90.

Site : **Cueva de San Antón** (Villanueva de Viver, Castellón, Espagne)

Coordonnées : 40° 03' 32" Nord, 0° 38' 49" Ouest

Taxon étudié : *Oryctolagus cuniculus* (NISP = 77 ; NMI = 13)

Période : Pléistocène supérieur

Datation : Würm II

Conservation : Musée de Préhistoire, Valence

Référence :

**Sarrión, I.**, 1983. La fauna Wurmienne de la Cueva de San Anton. *Spélaion* 2, 23-37.



## Annexe 1 : Détail des sites étudiés

Site : **Grotte Tournal** (Bize-Minervois, Aude, France)

Coordonnées : 43° 12' 10" Nord, 2° 52' 40" Est

Taxon étudié : *Oryctolagus cuniculus* (NISP = 147 ; NMI = 19)

*Lepus timidus* (NISP = 81 ; NMI = 12)

Unité stratigraphique étudiée : couches D et H

Période : Pléistocène supérieur

Datation : stade isotopique 3 (couche D) ; 13,8 ± 0,4 – 12,5 ± 0,2 ka BP

Culture Paléolithique : Moustérien à Denticulé (couche D) ; Magdalénien (couche H)

Conservation : Centre Européen de Recherches Préhistoriques, Tautavel

Référence :

**Magniez, P.**, 2009. Nouvelles données sur le genre *Capra* Linné, 1758 (Mammalia, Bovidae) du Pléistocène supérieur de la grotte Tournal (Bize-Minervois, France) : Implications biochronologiques et évolutives. *Quaternaire* 20, 509-525.

**Magniez, P.**, 2010. *Etude paléontologique des Artiodactyles de la grotte Tournal (Bize-Minervois, Aude, France). Etude taphonomique, archéozoologique et paléocéologique des grands Mammifères dans leur cadre biostratigraphique et paléoenvironnemental*. Thèse de doctorat de l'Université de Perpignan Via Domitia.

**Patou-Mathis, M.**, 1994. Archéozoologie des niveaux moustériens et aurignaciens de la grotte Tournal à Bize (Aude). *Gallia Préhistoire* 36, 1-64.

**Tavoso, A.**, 1987. Le remplissage de la grotte Tournal à Bize-Minervois (Aude). *Cypselia* 6, 23-25.

**Tavoso, A.**, 1987. Le moustérien de la grotte Tournal. *Cypselia* 6, 161-174.

**Yokoyama, Y., Nguyen, H.-V., Quaegebeur, J.-P., Jean-Pierre, F.**, 1987. Datation par la spectrométrie gamma non destructive et la résonance de spin électronique (E.S.R.) du remplissage de la grotte Tournal à Bize (Aude). *Cypselia* 6, 145-149.

Site : **El Salt** (Alcoy, Alicante, Espagne)

Coordonnées : 38° 41' 12" Nord, 0° 30' 32" Ouest

Taxon étudié : *Oryctolagus cuniculus* (NISP = 203 ; NMI = 17)

Unité stratigraphique étudiée : couches Xb et Vsup

Nature de l'accumulation : mixte (hibou Grand-duc, anthropique, petit carnivore terrestre)

Période : Pléistocène supérieur

Datation : 52,3 ± 4,6 ka BP (couche X) et 47,2 ± 4,4 – 45,2 ± 3,4 ka BP (couche V)

Culture Paléolithique : Moustérien (Discoïde, Levallois)

Conservation : Musée de Préhistoire, Valence

Référence :

**Galván, B., Hernández, C.M., Francisco, M.I., Rodríguez, A.**, 2006. Datos para la caracterización del Final del Musteriense en los valles de Alcoy. In: Cabrera, V., Bernaldo de Quirós, F., Maíllo, J.M. (Eds.), *En el Centenario de la Cueva del Castillo: el ocaso de los Neandertales*. UNED, Cantabria, pp. 129-141.

**Galván, B., Hernández, C.M., Mallol, C., Mercier, N., Sistiaga, A., Soler, V.**, 2014. New evidence of early Neanderthal disappearance in the Iberian Peninsula. *Journal of Human Evolution* 75, 16-27.

Site : **Coudoulous 2** (Tour-de-Faure, Lot, France)

Coordonnées : 44° 28' 28" Nord, 1° 39' 00" Est

Taxon étudié : *Lepus timidus* (NISP = 170 ; NMI = 23)

Unité stratigraphique étudiée : couche 4

Nature de l'accumulation : accidentelle (aven-piège)

## Annexe 1 : Détail des sites étudiés

Période : Pléistocène supérieur

Datation : stade isotopique 3

Conservation : Laboratoire Méditerranéen de Préhistoire Europe Afrique, Aix-en-Provence

Référence :

**Brugal, J.-P., Jaubert, J.**, 1991. Les gisements paléontologiques pléistocènes à indices de fréquentation humaine : un nouveau type de comportement de prédation ? *Paléo* 3, 15-41.

**Cochard, D.**, 2004. *Les Léporidés dans la subsistance Paléolithique du Sud de la France*. Thèse de doctorat, Université Bordeaux 1, Talence.

**Costamagno, S.**, 1999. Coudoulous II : Taphonomie d'un aven-piège. Contribution des accumulations d'origine naturelle à l'interprétation des archéofaunes du Paléolithique moyen. *Anthropozoologica* 29, 13-32.

Site : **Cueva Antón** (Mula, Murcia, Espagne)

Coordonnées : 38° 03' 52" Nord, 1° 29' 47" Ouest

Taxon étudié : *Oryctolagus cuniculus* (NISP = 212 ; NMI = 29)

*Lepus granatensis* (NISP = 1 ; NMI = 1)

Unité stratigraphique étudiée : couches II-u et II-k/l

Nature de l'accumulation : rapace (hibou Grand-duc)

Période : Pléistocène supérieur

Datation : ≈ 47 ka BP (couche II-u) ; 39,7 ± 0,5 ka BP (couche II-k/l)

Culture Paléolithique : Moustérien

Conservation : Musée de Préhistoire, Valence

Référence :

**Sanchis, A.**, 2012. *Los lagomorfos del Paleolítico medio en la vertiente mediterránea ibérica : Humanos y otros predadores como agentes de aporte y alteración de los restos óseos en yacimientos arqueológicos*. Serie de Trabajos varios 115. Servicio de Investigación prehistórica - Museo de Prehistoria de Valencia, Valencia.

**Zilhão, J., Ajas, A., Badal, E., Burawf, C., Kehl, M., López-Sáez, J.A., Pimenta, C., Preece, R.C., Sanchis Serra, A., Sanz, M., Weniger, G.-C., White, D., Wood, R., Angelucci, D.E., Villaverde, V., Zapata, J.**, 2015. Cueva Antón: A multi-proxy MIS 3 to MIS 5a paleoenvironmental record for SE Iberia. *Quaternary Science Reviews* 146, 251-273.

Site : **Lapa do Picareiro** (Serra de Aire, Santarém, Portugal)

Coordonnées : 39° 30' 43" Nord, 8° 47' 59" Ouest

Taxon étudié : *Oryctolagus cuniculus* (NISP = 212 ; NMI = 29)

Unité stratigraphique étudiée : Couches BB à FF, Y-Z, U et F

Nature de l'accumulation : anthropique

Période : Pléistocène supérieur

Datation : 41 – 30 ka BP (couches BB à FF) ; 26 – 22 ka BP (couches Y-Z à U) ; 12,3 – 11,8 ka BP (couche F)

Culture Paléolithique : du Moustérien au Magdalénien

Conservation : Université de l'Algarve, Faro

Référence :

**Bicho, N.F., Haws, J., Gibaja, J.F., Hockett, B.**, 2009. Lapa do Picareiro, un asentamiento de caza magdaleniense en la Estremadura portuguesa/Lapa do Picareiro: a Magdalenian hunting site in Portuguese Estremadura. *Complutum* 20, 71-82

**Bicho, N., Marreiros, J., Cascalheira, J., Pereira, T., Haws, J.**, 2015. Bayesian modeling and the chronology of the Portuguese Gravettian. *Quaternary International* 359-360, 499-509.

**Hockett, B.S., Bicho, N.F.**, 2000. The Rabbits of Picareiro Cave: Small Mammal Hunting During the Late Upper Palaeolithic in the Portuguese Estremadura. *Journal of Archaeological Science* 27, 715-723.

## Annexe 1 : Détail des sites étudiés

Site : **Terrasses de la Riera dels Canyars** (Gavà, Barcelone, Espagne)

Coordonnées : 41° 17' 46" Nord, 1° 58' 47" Est

Taxon étudié : *Oryctolagus cuniculus* (NISP = 1183 ; NMI = 101)

*Lepus granatensis* (NISP = 1 ; NMI = 1)

Unité stratigraphique étudiée : couche I

Nature de l'accumulation : petit carnivore terrestre (lynx)

Période : Pléistocène supérieur

Datation : 35 ± 0,4 – 33,8 ± 0,4 ka BP

Culture Paléolithique : Aurignacien

Conservation : Université de Barcelone

Référence :

**Daura, J., Sanz, M., García, N., Allué, E., Vaquero, M., Fierro, E., Carrión, J.S., López-García, J.M., Blain, H.A., Sánchez-Marco, A., Valls, C., Albert, R.M., Fornós, J.J., Julià, R., Fullola, J.M., Zilhão, J., 2013.** Terrasses de la Riera dels Canyars (Gavà, Barcelona): the landscape of Heinrich Stadial 4 north of the "Ebro frontier" and implications for modern human dispersal into Iberia. *Quaternary Science Reviews* 60, 26-48.

**Rosado-Méndez, N.Y., Lloveras, L., Daura, J., Nadal, J., Sanz, M., 2015.** Predator Agents and Leporid Accumulations: the Case of Terrasses de la Riera dels Canyars (Gavà, Barcelona, Spain). *Journal of Archaeological Method and Theory* 22, 980-1005.

Site : **Regourdou** (Montignac-sur-Vézère, France)

Coordonnées : 45° 03' 19" Nord, 1° 10' 45" Est

Taxon étudié : *Oryctolagus cuniculus* (NISP = 268 ; NMI = 38)

*Lepus timidus* (NISP = 349 ; NMI = 22)

Nature de l'accumulation : accidentelle (*L. timidus*, couche 2) ; attritionnelle (*O. cuniculus*, post-dépôt)

Période : Pléistocène supérieur

Datation : stade isotopique 4 (couche 2) ; 38,6 – 29,5 ka BP (post-dépôt)

Culture Paléolithique : Moustérien

Conservation : Musée National de Préhistoire, Les Eyzies-de-Tayac-Sireuil

Référence :

**Bonifay, E., 1964.** *La Grotte du Regourdou, Montignac-sur- Vézère (Dordogne)*. Rapport pour la direction des Antiquités préhistoriques.

**Cavanhié, N., 2010.** L'ours qui a vu l'homme ? Étude archéozoologique et taphonomique du site paléolithique moyen de Regourdou (Montignac, Dordogne, France). *Paléo* 21, 39-63.

**Maureille, B., Holliday, T.W., Royer, A., Pelletier, M., Madelaine, S., Lacrampe-Cuyaubère, F., Muth, X., Le Guet, E., Couture-Veschambre, C., Gomez-Olivencia, A., Discamps, E., Texier, J.-P., Turq, A., Lahaye, C., 2015.** Importance des données de terrain pour la compréhension d'un potentiel dépôt funéraire moustérien : le cas du squelette de Regourdou 1 (Montignac-sur-Vézère, Dordogne, France). *Paléo* 26, 139-159.

**Pelletier, M., Royer, A., Holliday, T.W., Maureille, B., 2015.** Lièvre et lapin à Regourdou (Montignac-sur-Vézère, Dordogne) : Etudes paléontologique et taphonomique de deux accumulations osseuses d'origine naturelle. *Paléo* 26, 161-183.

**Pelletier, M., Royer, A., Holliday, T.W., Discamps, E., Madelaine, S., Maureille, B., 2017.** Rabbits in the grave! Consequences of bioturbation on the Neandertal "burial" at Regourdou (Montignac-sur-Vézère, Dordogne). *Journal of Human Evolution* 110, 1-17.

**Simard, S., 1968.** Etude paléontologique et paléoclimatique de la microfaune du Régourdou (Montignac, Dordogne, France). *Naturaliste canadien* 95, 1435-1457.

## Annexe 1 : Détail des sites étudiés

Site : **Cueva de les Malladetes** (Barx, Valence, Espagne)

Coordonnées : 39° 00' 52" Nord, 0° 18' 06" Ouest

Taxon étudié : *Oryctolagus cuniculus* (NISP = 116 ; NMI = 15)

Unité stratigraphique étudiée : couche XII

Nature de l'accumulation : anthropique

Période : Pléistocène supérieur

Datation : 29,6 ± 0,5 ka BP

Culture Paléolithique : Aurignacien

Conservation : Musée de Préhistoire, Valence

Référence :

**Dupré, M.**, 1980. Análisis polínico de sedimentos arqueológicos de la Cueva de las Malladetes (Barx, Valencia). *Cuadernos de Geografía* 26, 1-22.

**Fortea, J., Jordà, F.**, 1976. La Cueva de Les Mallaetes y los Problemas del Paleolítico Superior del Mediterráneo Español. *Zephyrus* 26-27, 131-166.

**Fumana, M.P., Dupré, M.**, 1983. Schéma paléoclimatique et chrono-stratigraphique d'une séquence du Paléolithique supérieur de la région de Valence (Espagne). *Bulletin de l'Association française pour l'étude du Quaternaire* 20, 39-46.

**Sanchis, A., Real, C., Pérez Ripoll, M., Villaverde, V.**, 2016. El conejo en la subsistencia humana del Paleolítico superior inicial en la zona central del Mediterráneo ibérico. In : Lloveras, L., Rissech, C., Nadal, J., Fullola, J.M. (Eds.), *What bones tell us / El que ens expliquen els ossos*. Universitat de Barcelona, Barcelona, pp. 145-156.

**Villaverde, V., Martínez Valle, R., Roman, D., Iborra, M.P., Pérez Ripoll, M.**, 2008. El Gravetiense de la vertiente mediterránea ibérica: Reflexiones a partir de la secuencia de la cova de Les Cendres (Moraira, Alicante). *Veleia* 24-25, 445-468.

Site : **Grotte de Jaurens** (Nespouls, Corrèze, France)

Coordonnées : 45° 03' 02" Nord, 1° 30' 12" Est

Taxon étudié : *Lepus timidus* (NISP = 24 ; NMI = 3)

Nature de l'accumulation : accidentelle ?

Période : Pléistocène supérieur

Datation : 32,6 – 29,3 ka BP

Conservation : Université Claude Bernard, Lyon I

Référence :

**Guérin, C., Philippe, M., Vilain, R.**, 1979. Le gisement Pléistocène supérieur de la grotte de Jaurens à Nespouls, Corrèze, France : Historique et Généralités. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon* 17, 11-16.

**López-Martínez, N.**, 1980 - Les lagomorphes du Pléistocène supérieur de Jaurens. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon* 18, 5-16.

Site : **Cova de les Cendres** (Moraira, Alicante, Espagne)

Coordonnées : 38° 41' 17" Nord, 0° 08' 04" Est

Taxon étudié : *Oryctolagus cuniculus* (NISP = 413 ; NMI = 46)

*Lepus granatensis* (NISP = 8 ; NMI = 3)

Unité stratigraphique étudiée : couche XVI

Nature de l'accumulation : anthropique

Période : Pléistocène supérieur

Datation : 24,0 – 23,8 ka BP

Culture Paléolithique : Gravettien

## Annexe 1 : Détail des sites étudiés

Conservation : Université de Valence

Référence :

**Pérez Ripoll, M.**, 2004. La consommation humaine des lapins pendant le Paléolithique dans la région de Valencia (Espagne) et l'étude des niveaux gravettiens de La Cova de les Cendres (Alicante). In : Brugal, J.-P., Desse, J. (Eds.), *Petits animaux et sociétés humaines. Du complément alimentaire aux ressources utilitaires*, APDCA, Antibes, p. 191-206.

**Real, C.**, 2013. Patrones de procesado y consumo antrópico de la fauna magdaleniense de la Cova de les Cendres (Teulada-Moraira, Alicante). *Animals i arqueologia hui. I Jornades d'arqueozoologia, Museu de Prehistòria de València*, 95-108.

**Sanchis, A., Real, C., Pérez Ripoll, M., Villaverde, V.**, 2016. El conejo en la subsistencia humana del Paleolítico superior inicial en la zona central del Mediterráneo ibérico. In : Lloveras, L., Rissech, C., Nadal, J., Fullola, J.M. (Eds.), *What bones tell us / El que ens expliquen els ossos*. Universitat de Barcelona, Barcelona, pp. 145-156.

**Villaverde, V., Martinez Valle, R., Badal, E., Guillem, P.M., Garcia, R., Menargues, L.**, 1999. El Paleolítico superior de la Cova de les Cendres (Teulada-Moraira, Alicante), Datos proporcionados por el sondeo efectuado en los cuadros A/B-17. *Archivo de Prehistoria Levantina* 23, 9-65.

Site : **Igue du Gral** (Sauliac-sur-Célé, Lot, France)

Coordonnées : 44° 31' 05" Nord, 1° 43' 22" Est

Taxon étudié : *Oryctolagus cuniculus* (NISP = 66 ; NMI = 11)

*Lepus timidus* (NISP = 326 ; NMI = 26)

Unité stratigraphique étudiée : Ensembles 4 à 2

Nature de l'accumulation : accidentelle

Période : Pléistocène supérieur

Datation : 19,5 ± 0,1 – 19,3 ± 0,1 ka BP (ens. 4) ; 17,9 ± 0,1 – 15,4 ± 0,1 ka BP (ens. 3) ; 13,0 – 10,2 ka BP (ens. 2)

Conservation : De la Préhistoire à l'Actuel, Culture, Environnement et Anthropologie, Bordeaux

Référence :

**Castel, J.-C., Coumont, M.-P., Brugal, J.-P., Laroulandie, V., Camus, H., Chauvière, F.-X., Cochard, D., Guadelli, J.-L., Kuntz, D., Martin, H., Mourre, V.**, 2008. La fin du Paléolithique supérieur en Quercy : l'apport de l'Igue du Gral (Sauliac-sur-Célé, Lot). In : Jaubert, J., Ortega, I., Bordes, J.-G. (Eds.), *Les sociétés du Paléolithique dans un Grand Sud-Ouest : nouveaux gisements, nouveaux résultats, nouvelles méthodes*. Mémoire de la Société Préhistorique Française 47, p. 335-353.

Mallye, J.-B., Pelletier, M., en préparation. Les léporidés de l'Igue du Gral. In : Castel, J.-C., Boudadi-Maligne, M. (Eds.), *L'Igue du Gral (Sauliac-sur-Célé, Lot) : histoire d'un piège naturel au Pléistocène supérieur*. Revue de Paléobiologie.

Site : **Coulet des Roches** (Monieux, Vaucluse, France)

Coordonnées : 44° 04' 05" Nord, 5° 21' 35" Est

Taxon étudié : *Oryctolagus cuniculus* (NISP = 17 ; NMI = 4)

*Lepus timidus* (NISP = 531 ; NMI = 43)

Unité stratigraphique étudiée : US3

Nature de l'accumulation : accidentelle

Période : Pléistocène supérieur

Datation : 24,0 – 23,8 ka BP

Conservation : Musée Requien, Avignon

Référence :

**Crégut-Bonnoure, E., Argant, J., Bailon, S., Boulbes, N., Bouville, C., Buisson-Catil, J., Debard, E., Desclaux, E., Fietzke, J., Fourvel, J.-B., Frèrebeau, N., Kuntz, D., Krzpekowska, J., Laudet, F., Lachenal, T., Lateur, N., Manzano, A., Marciszak, A., Margarit, X., Mourer-Chauviré, C., Oppliger, J., Roger, T., Teacher, A.G.F., Thion, M.**, 2014. The karst of the Vaucluse, an exceptional record for the Last Glacial Maximum (LGM) and the Late-glacial period palaeoenvironment of southeastern France. *Quaternary International* 339-340, 41-61.



## Annexe 1 : Détail des sites étudiés

Site : **Aven des Planes** (Monieux, Vaucluse, France)

Coordonnées : 44° 04' 05" Nord, 5° 21' 35" Est

Taxon étudié : *Oryctolagus cuniculus* (NISP = 71 ; NMI = 9)

*Lepus timidus / Lepus europaeus* (NISP = 309 ; NMI = 32)

Unité stratigraphique étudiée : Unités E et C

Nature de l'accumulation : accidentelle

Période : Pléistocène supérieur

Datation : 13,4 – 12,7 ka BP (couche E) ; 3,3 ka BP (couche C)

Conservation : Musée Requien, Avignon

Référence :

**Aujard-Catot, R.**, 1973. Chronique archéologique. II: l'aven des Planes. *Bulletin de la Société spéléologique d'Avignon* 10, 27-36.

**Crégut-Bonnoure, E., Argant, J., Bailon, S., Boulbes, N., Bouville, C., Buisson-Catil, J., Debard, E., Desclaux, E., Fietzke, J., Fourvel, J.-B., Frèrebeau, N., Kuntz, D., Krzpekowska, J., Laudet, F., Lachenal, T., Lateur, N., Manzano, A., Marciszak, A., Margarit, X., Mourer-Chauviré, C., Oppliger, J., Roger, T., Teacher, A.G.F., Thinon, M.**, 2014. The karst of the Vaucluse, an exceptional record for the Last Glacial Maximum (LGM) and the Late-glacial period palaeoenvironment of southeastern France. *Quaternary International* 339-340, 41-61.

Site : **Cueva de Murciélagos** (Vilamarxant, Valence, Espagne)

Coordonnées : 39° 34' 00" Nord, 0° 37' 00" Ouest

Taxon étudié : *Oryctolagus cuniculus* (NISP = 326 ; NMI = 35)

*Lepus granatensis* (NISP = 8 ; NMI = 1)

Nature de l'accumulation : anthropique

Période : Pléistocène supérieur

Datation : fin du stade isotopique 2

Culture Paléolithique : Magdalénien

Conservation : Musée de Préhistoire, Valence

Référence :

**Sarrion, I., Aura, E., Pascual Benito, J.L., Tiffagom, M., Sanchis, A.**, 2008. Primeros datos acerca de la ocupación prehistórica de la cueva de los Murciélagos. In : *Les Rodanes, un paraje de cuevas y simas*. Vilamarxant, València, p. 139-141.

**Sanchis-Serra, A.**, 2010. *Los Lagomorphos del Paleolítico Medio de la region central y suboriental del Mediterraneo Ibérico, Caracterización tafonomica y taxonómica*. Thèse de doctorat, Université de Valence, Valence.

Site : **Moulin du Roc** (Saint-Chamassy, Dordogne, France)

Coordonnées : 44° 52' 25" Nord, 0° 55' 42" Est

Taxon étudié : *Oryctolagus cuniculus* (NISP = 308 ; NMI = 36)

Unité stratigraphique étudiée : couche brune

Nature de l'accumulation : anthropique

Période : Pléistocène supérieur

Datation : 12,9 – 11,9 ka BP

Culture Paléolithique : Magdalénien

Conservation : Musée National de Préhistoire, Les Eyzies-de-Tayac-Sireuil

## Annexe 1 : Détail des sites étudiés

### Référence :

**Costamagno, S., Barshay-Szmidt, C., Kuntz, D., Laroulandie, V., Pétilion, J.-M., Boudadi-Maligne, M., Langlais, M., Mallye, J.-B., Chevallier, A.,** 2016. Reexamining the timing of reindeer disappearance in southwestern France in the larger context of late glacial faunal turnover. *Quaternary International* 414, 34-61.

**Delpech, F.,** 1983. *Les faunes du Paléolithique supérieur dans le sud-ouest de la France*. Edition du CNRS, Cahier du Quaternaire 6, Paris.

**Detrain, L., Guillon, M., Kervazo, B., Madelaine, S., Morala, A., Turq, A.,** 1996. Le Moulin du Roc à Saint-Chamassy (Dordogne): résultats préliminaires. *Bulletin de la Société Préhistorique Française* 93, 43-48.

**Jones, E.L.,** 2006. Prey choice, mass collecting, and the wild European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *Journal of Anthropological Archaeology* 25, 275-289.

Site : **Abri du Morin** (Pessac-sur-Dordogne, Gironde, France)

Coordonnées : 44° 49' 18" Nord, 0° 04' 46" Est

Taxon étudié : *Oryctolagus cuniculus* (NISP = 167 ; NMI = 20)

*Lepus timidus* (NISP = 11 ; NMI = 3)

Unité stratigraphique étudiée : Ensemble A

Nature de l'accumulation : anthropique

Période : Pléistocène supérieur

Datation : 12,6 – 12,2 ka BP

Culture Paléolithique : Magdalénien final

Conservation : De la Préhistoire à l'Actuel, Culture, Environnement et Anthropologie, Bordeaux

### Référence :

**Boudadi-Maligne, M., Mallye, J.-B., Langlais, M., Barshay-Szmidt, C.,** 2012. Des restes de chiens magdaléniens à l'abri du Morin (Gironde, France). Implications socio-économiques d'une innovation zootechnique. *Paléo* 23, 39-54.

**Costamagno, S., Barshay-Szmidt, C., Kuntz, D., Laroulandie, V., Pétilion, J.-M., Boudadi-Maligne, M., Langlais, M., Mallye, J.-B., Chevallier, A.,** 2016. Reexamining the timing of reindeer disappearance in southwestern France in the larger context of late glacial faunal turnover. *Quaternary International* 414, 34-61.

**Delpech, F.,** 1967. *Recherches paléontologiques concernant quelques gisements du Magdalénien VI : stations de la Gare de Couze (Dordogne), du Morin (Gironde) et de Duruthy (Landes)*. Thèse de doctorat, Université Bordeaux, Talence.

**Delpech, F.,** 1983. *Les faunes du Paléolithique supérieur dans le sud-ouest de la France*. Edition du CNRS, Cahier du Quaternaire 6, Paris.

**Donard, E.,** 1982. *Recherches sur les léporinés quaternaires (Pléistocène moyen et supérieur, Holocène)*. Thèse de doctorat, Université Bordeaux 1, Talence.

**Langlais, M., Costamagno, S., Laroulandie, V., Pétilion, J.-M., Discamps, E., Mallye, J.-B., Cochard, D., Kuntz, D.,** 2012. The evolution of Magdalenian societies in South-West France between 18,000 and 14,000 calBP: Changing environments, changing tool kits. *Quaternary International* 272-273, 138-149.

Site : **Pont d'Ambon** (Bourdeilles, Dordogne, France)

Coordonnées : 45° 19' 22" Nord, 0° 35' 16" Est

Taxon étudié : *Oryctolagus cuniculus* (NISP = 37 ; NMI = 16)

*Lepus timidus* (NISP = 6 ; NMI = 4)

Unité stratigraphique étudiée : Couches 4, 3 et 2

Nature de l'accumulation : anthropique

Période : Pléistocène supérieur

Datation : 12,8 – 9,6 ka BP

Culture Paléolithique : Magdalénien final, Azilien

## Annexe 1 : Détail des sites étudiés

Conservation : Musée National de Préhistoire, Les Eyzies-de-Tayac-Sireuil

Référence :

**Celerier, G.**, 1998. L'abri sous roche de Pont d'Ambon à Bourdeilles (Dordogne, France). *Paléo* 10, 233-264.

**Costamagno, S., Barshay-Szmidt, C., Kuntz, D., Laroulandie, V., Pétilion, J.-M., Boudadi-Maligne, M., Langlais, M., Mallye, J.-B., Chevallier, A.**, 2016. Reexamining the timing of reindeer disappearance in southwestern France in the larger context of late glacial faunal turnover. *Quaternary International* 414, 34-61.

**Jones, E.L.**, 2006. Prey choice, mass collecting, and the wild European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *Journal of Anthropological Archaeology* 25, 275-289.

Site : **Abri Murat** (Rocamadour, Lot, France)

Coordonnées : 44° 48' 01" Nord, 1° 37' 07" Est

Taxon étudié : *Oryctolagus cuniculus* (NISP = 135 ; NMI = 31)

*Lepus timidus* (NISP = 2 ; NMI = 2)

Unité stratigraphique étudiée : Couche IV, III et II

Nature de l'accumulation : anthropique

Période : Pléistocène supérieur

Datation : 12,5 – 11,7 ka BP

Culture Paléolithique : Magdalénien final, Azilien

Conservation : De la Préhistoire à l'Actuel, Culture, Environnement et Anthropologie, Bordeaux

Référence :

**Costamagno, S., Barshay-Szmidt, C., Kuntz, D., Laroulandie, V., Pétilion, J.-M., Boudadi-Maligne, M., Langlais, M., Mallye, J.-B., Chevallier, A.**, 2016. Reexamining the timing of reindeer disappearance in southwestern France in the larger context of late glacial faunal turnover. *Quaternary International* 414, 34-61.

**Langlais, M., Costamagno, S., Laroulandie, V., Pétilion, J.-M., Discamps, E., Mallye, J.-B., Cochard, D., Kuntz, D.**, 2012. The evolution of Magdalenian societies in South-West France between 18,000 and 14,000 calBP: Changing environments, changing tool kits. *Quaternary International* 272-273, 138-149.

**Lorblanchet, M.**, 1989. De l'art naturaliste des chasseurs de rennes à l'art géométrique du Mésolithique dans le Sud de la France. *Revista de Cultura* 7, 95-124.



## Annexe 2

# Photogrammétrie rapprochée, morphométrie géométrique et archéozoologie : une combinaison d'avenir ?

Allowen Evin<sup>a,b</sup>, Maxime Pelletier<sup>c</sup>, Anaïs Dortel<sup>a</sup>, Julie Daujat<sup>d</sup>

<sup>a</sup> Institut des Sciences de l'Évolution, Université de Montpellier, CNRS, IRD, EPHE;  
2 Place Eugène Ba-taillon, 34095 Montpellier cedex 05, France.

<sup>b</sup> Department of Archaeology, Classics and Egyptology, University of Liverpool,  
12-14 Abercromby Square, Liverpool L69 7WZ, UK.

<sup>c</sup> Aix Marseille Univ, CNRS, Minist Culture, LAMPEA, Aix-en-Provence, France

<sup>d</sup> Department of Classics and Archaeology, University of Nottingham, UK

### 1. Introduction

À la croisée de l'archéologie et de la zoologie, l'archéozoologie s'intéresse aux restes fauniques (e.g., os, dents, bois/cornes, poils, griffes/sabots, etc...) dans le but d'étudier les relations passées entre les sociétés humaines et les populations animales (e.g., (Chaix et Méniel, 2001 ; Arbogast *et al.*, 2005 ; Binford, 1981; Lyman, 1994)). Les thèmes abordés par l'archéozoologie sont nombreux et incluent, par exemple, l'exploitation des ressources et les régimes alimentaires, les phénomènes de migrations et de translocations animales dans le cadre de déplacements de populations humaines ou d'échanges commerciaux, ou encore le processus de domestication. La discipline n'a cessé d'évoluer grâce aux avancées technologiques, notamment numériques, qui permettent d'étudier toujours plus en détails les restes archéozoologiques.

Parmi les méthodes employées, la morphométrie (de morphê la forme et metron la mesure) correspond aux méthodes utilisées pour la description et la quantification de la variation morphologique des objets. Entre les années 1980/1990, s'est développé la morphométrie dite 'géométrique' (Rohlf et Marcus, 1993) qui a révolutionné les études morphométriques en se basant non plus sur des mesures de distance, d'angle ou de ratio comme la morphométrie dite 'traditionnelle' (Marcus, 1990), mais sur des coordonnées de points. Ces approches, qui permettent une meilleure quantification et visualisation des différences morphologiques que les approches traditionnelles, sont maintenant utilisées de plus en plus fréquemment en archéozoologie (Cucchi *et al.*, 2015). Ces analyses peuvent être menées soit en deux dimensions (2D), généralement à partir de photographies, ou en trois dimensions (3D), directement sur le spécimen avec des systèmes de mesures 3D directement sur le spécimen (e.g., MicroScribe (<http://www.3d-microscribe.com/>)) ou bien à partir de modèles numériques obtenus par exemple à l'aide de scanners. Les approches 2D, plus rapide et moins coûteuses en équipement et en temps sont particulièrement adaptées aux surfaces planes (e.g., ailes d'insectes, mandibules) alors que les approches 3D seront préférées pour l'étude des structures géométriquement plus complexes telles que, par exemple, les crânes ou les extrémités des os long.

Le développement des outils informatiques a permis notamment la généralisation de la modélisation tridimensionnelle, qui permet l'obtention de modèles numériques en 3D. Bien que ceux-ci soient majoritairement utilisés dans le jeu vidéo ou le cinéma d'animation, ils peuvent aussi être utilisés à des fins scientifiques, lorsque les modèles obtenus traduisent le plus fidèlement possible la géométrie, la couleur et la texture des objets étudiés. De nombreuses méthodes de reconstruction de modèles 3D d'objets existent tels que l'utilisation de scanners surfaciques, la tomodensitométrie, le rayonnement synchrotron ou encore la photogrammétrie. Ces méthodes sont en constantes évolutions que ce soit en termes de précision (e.g. qualité de la reconstruction) ou de performance (e.g., rapidité d'exécution).

La photogrammétrie, qui nous intéresse ici, est définie comme la « *Science et art dont le sujet d'étude est la photographie dans l'intention de recueillir des données conduisant à des restitutions dimensionnelles et de déterminer la forme et la position d'un objet dans l'espace* » (Conseil International de la Langue Française, 1997). Autrement dit, le principe de cette méthode est d'acquérir des images d'une scène ou d'un objet



prises selon des points de vue différents, afin de réaliser des mesures de dimensions ou de volume. Une des applications de la photogrammétrie est la réalisation de modèles 3D qui sont des copies numériques de l'objet réel, réalisées sans contact direct avec ce dernier et de manière totalement non destructive.

Les débuts de la photogrammétrie datent de la fin du XIX<sup>e</sup> siècle avec la première application d'un relevé photogrammétrique datant de 1849 sur la façade de l'hôtel des Invalides à Paris, par le scientifique français Aimé Laussedat (1819-1907). Il existe plusieurs types de relevés photogrammétriques définis en fonction de la position et de la distance à l'objet : la photogrammétrie satellite (à partir d'images satellites), la photogrammétrie aérienne (à partir de photos aériennes obtenues e.g., d'avion, ballons captifs, drones, etc...), la photogrammétrie terrestre (à partir de photos obtenus d'un point fixe au sol), la photogrammétrie rapprochée, dont on va parler ici, lorsqu'un objet est photographié à une distance maximale de quelques centaines de mètres, et enfin, la photogrammétrie Macro (à partir d'images obtenues au microscope) (Luhmann *et al.*, 2011). Il existe cependant de nombreuses autres catégories possibles pour décrire les analyses photogrammétriques en fonction par exemple du nombre de photographies utilisées (1, 2, >2), des méthodes d'acquisition et de reconstruction employées (e.g. analogiques/digitales) ou des applications (e.g., architecture, industrie, etc...) (Luhmann *et al.*, 2011).

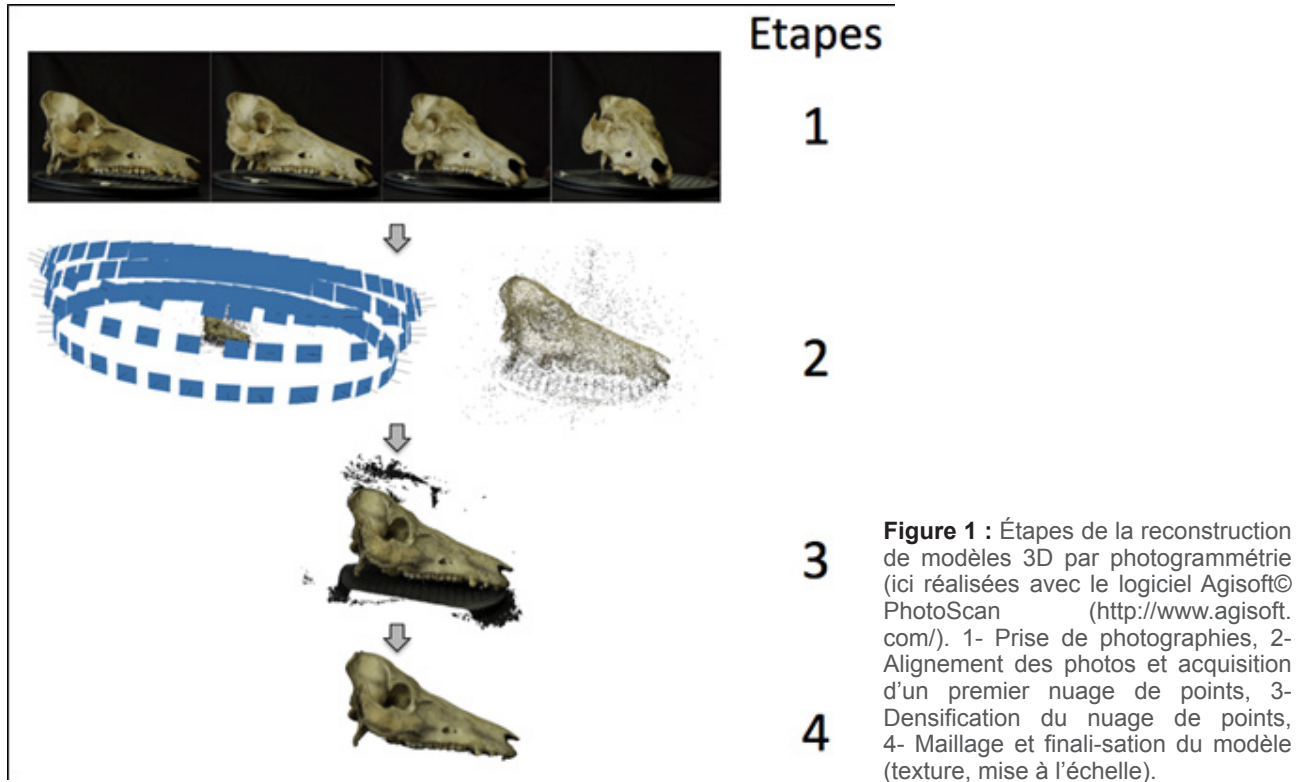
Les progrès récents de l'informatique et des technologies numériques ont permis de révolutionner la photogrammétrie et de la rendre accessible au plus grand nombre avec un minimum d'équipement. Il est maintenant possible de réaliser des modèles 3D avec un simple Smartphone, et même d'en commander une impression 3D via internet. Si la qualité de la reconstruction n'est pas toujours suffisante pour répondre aux exigences scientifiques, de telles possibilités attestent d'une large vulgarisation de ces approches. En archéologie, la photogrammétrie est aujourd'hui communément utilisée pour reconstruire des modèles numériques de terrain (e.g., (Discamps *et al.*, 2016 ; Falkingham, Bates, et Farlow 2014 ; Grün, Remondino, et Zhang, 2004)), la visualisation de statues ou d'objets (e.g., (Barreau *et al.*, 2014 ; Kersten et Lindstaedt, 2012 ; Koutsoudis, Vidmar, et Arnaoutoglou, 2013 ; Porter, Roussel, et Soressi, 2016 ; Sumner et Riddle, 2008)), et plus récemment la réalisation de modèles 3D d'éléments squelettiques (crânes, dents, os longs, etc...).

Les avantages de l'utilisation de modèles 3D en archéozoologie sont nombreux, en particulier ceux liés à l'accès aux collections. Dans ce cas, les modèles 3D constituent des archives numériques qui peuvent être facilement partagés entre utilisateurs. En outre, ils offrent la possibilité de réaliser des observations ou mesures sur ces mêmes modèles à des fins d'études scientifiques. Il existe maintenant des sites internet visant à rendre disponibles librement les modèles 3D utilisés dans les articles scientifiques (e.g., MorphoMuseum <http://morphomuseum.com/>).

Dans le cadre d'études morphométriques, le modèle 3D doit correspondre le plus fidèlement possible à l'objet réel étudié, en particulier en terme de géométrie. Plusieurs études ont démontré la possibilité d'obtenir des modèles 3D à partir des approches de photogrammétrie respectant la géométrie des objets (e.g., (Evin *et al.*, 2016 ; Friess, 2012 ; Fau, Cornette, et Houssaye, 2016 ; Muñoz-Muñoz, Quinto-Sánchez, et González-José, 2016)). La photogrammétrie constitue une alternative efficace aux scanners surfaciques traditionnels, qui a en outre l'avantage d'être peu coûteuse, facile à transporter et à mettre en œuvre (e.g., (Falkingham, 2012)). Avec un minimum d'équipement (un appareil photo), il est donc possible d'obtenir des modèles 3D fiables pour la réalisation d'études morphométriques. Les projets de recherche combinant à la fois la photogrammétrie et les études morphométriques, pour répondre à des questions d'archéozoologie, sont encore peu nombreux et peu publiés (e.g., (Arriaza *et al.*, 2017 ; Yravedra *et al.*, 2017)). Cependant, plusieurs études en cours permettent de mieux appréhender différents protocoles possibles, adaptés à divers types de restes osseux (voir plus loin).

## 2. Présentation générale de la photogrammétrie

La construction de modèles 3D en photogrammétrie repose sur une série d'étapes (Figure 1) que de nombreux tutoriels et sites internet expliquent en détails (e.g., [http://www.agisoft.com/pdf/photoscan-pro\\_1\\_3\\_en.pdf](http://www.agisoft.com/pdf/photoscan-pro_1_3_en.pdf)).



## 2.1 Acquisition des photographies.

Si en théorie, il n'est pas indispensable d'avoir de bonnes connaissances en photographie pour réaliser des photos utilisables en photogrammétrie, la connaissance de plusieurs notions de base peuvent permettre d'améliorer les photos et par la même les modèles 3D. Trois paramètres interdépendants sont particulièrement importants et concernent l'exposition de la photo : le temps de pose ou vitesse d'obturation qui permet de contrôler la durée pendant laquelle la lumière va atteindre le capteur de l'appareil, le diamètre d'ouverture du diaphragme de l'appareil qui va faire varier la profondeur de champ (zone de netteté), et la sensibilité (les ISO) qui correspond à la capacité du capteur à enregistrer plus ou moins la lumière.

Ces trois paramètres ont des effets sur la luminosité, la netteté de l'image et le bruit et vont être fortement influencés par l'appareil photographique et l'objectif utilisés, l'objet photographié et l'environnement de travail. Il est donc difficile, voir impossible, de proposer des règles strictes à appliquer.

Les photographies peuvent être prises avec n'importe quel appareil photo numérique ayant de préférence une résolution d'au moins 5 Méga pixels. Les objectifs grands angles ou fisheye doivent être évités, tout comme les zooms, au profit d'une distance focale fixe de ~ 50 mm. Les ISO doivent être réglés sur des valeurs basses, l'ouverture sur des valeurs hautes et la vitesse d'obturation ne doit pas être trop lente pour ne pas entraîner de flou. Les formats de l'image préférés sont souvent le RAW ou le TIFF, mais de nombreux logiciels utilisent aussi les JPG, format compressé mais qui a l'avantage d'être lu par un plus grand nombre de logiciels de visualisation ou de traitement d'images.

En théorie, ces photographies peuvent être réalisées à main levée, sans protocole standardisé, du moment qu'un nombre suffisant de photographies soient prises, pour couvrir la totalité de l'objet étudié. Cependant, si plusieurs objets du même type sont photographiés, il sera plus intéressant d'établir un protocole standardisé d'acquisition des photos (voir plus loin).

Tout type d'objet peut être photographié, mais ceux brillants, de texture (arrangement spatial de couleurs ou d'intensités) homogène (e.g., surface trop lisse sans aspérités), réfléchissants ou transparents seront particulièrement difficiles à modéliser. Deux grandes approches peuvent être utilisées pour acquérir les photos : 1/ soit le photographe tourne autour de l'objet, et dans ce cas, il faudra veiller à disposer d'assez d'espace pour pouvoir se déplacer librement autour de celui-ci, à la fois au sol et en hauteur, et à ne pas déplacer l'objet

au cours de la capture ; 2/ soit le photographe reste fixe et c'est l'objet qui doit être pivoté sur lui-même, soit de manière manuelle, soit de manière automatisée (voir plus loin). Pour de petits objets, la seconde approche sera privilégiée pour sa plus grande rapidité d'exécution, et sa plus grande facilité de mise en œuvre. Dans ce cas, il faudra utiliser un arrière-plan uni non réfléchissant et sans aspérités.

La photogrammétrie repose sur la reconnaissance de points homologues entre plusieurs images. Un point de l'objet va pouvoir être reconstruit s'il est visible sur au moins deux photos (ou plus en fonction des logiciels et paramètres de reconstruction). Ainsi, il faut bien veiller à ce que toutes les parties de l'objet soient photographiées. En outre, plus un objet sera complexe plus il nécessitera un nombre élevé de photographies pour obtenir un modèle complet.

Afin de pouvoir faire des mesures sur le modèle, il sera indispensable d'inclure une échelle photographique à côté de l'objet à photographier.

Certains logiciels (comme PhotoScan) permettent de vérifier la qualité des images avant la reconstruction, ce qui peut permettre de gagner beaucoup de temps pour les étapes suivantes. En effet, une grande qualité d'image est très importante pour la reconstruction du modèle, au risque que celui-ci soit incomplet ou de mauvaise qualité.

Une liste du matériel permettant de réaliser des photographies pour la reconstruction d'un modèle 3D par photogrammétrie est présentée Table 1.

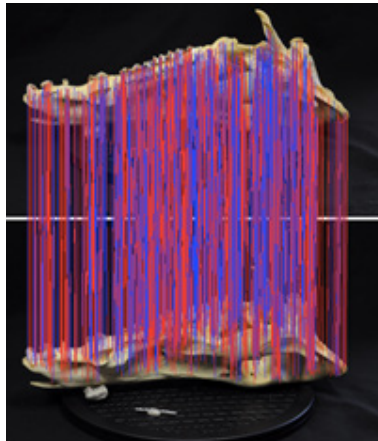
Matériel	Nécessité	Commentaire
Appareil photo + Objectif	+++	L'élément le plus important, il faudra veiller en particulier à l'objectif utilisé (voir texte).
Échelle	+++	Indispensable si l'on veut faire des mesures sur le modèle.
Ordinateur relativement puissant	+++	Plus l'ordinateur sera puissant (en terme de RAM, CPU et GPU) moins le temps de reconstruction des modèles sera long.
Logiciel de photogrammétrie	++	Un vaste choix existe, certains sites internet proposent de réaliser des reconstructions de modèles en ligne. Attention, toutefois dans ce cas, il est possible que les droits du modèle n'appartiennent pas à l'utilisateur mais à la société qui détient l'application (e.g., 123D <i>catch online</i> ).
Bras ou trépied	++	Le support d'appareil photo va apporter de la stabilité, mais il est également possible de travailler à main levée.
Plaque tournante	++	Elle peut être manuelle, tournant en continue ou contrôlée et synchronisée avec la prise de photo (détails dans le ' <i>Supplemtray material</i> ' de (Evin <i>et al.</i> , 2016)).
Fond uni non réfléchissant	.	Non indispensable, il est souvent possible de trouver un mur uni devant lequel travailler.
Câble permettant de connecter l'appareil photo à l'ordinateur ainsi qu'un logiciel de contrôle de l'appareil photo ( <i>tethered shooting</i> )	.	Non indispensable, mais permet de gagner du temps pour le transfert et l'organisation des photos.
Alimentation d'appareil photo ou plusieurs batteries	.	Non indispensable, mais facilite grandement les longues sessions de travail.

**Table 1** : Liste du matériel permettant de réaliser des photographies dans le but de reconstruire un modèle 3D par photogrammétrie. La nécessité de l'outil est classé : '+++' indispensable, '++' recom-mandé, '.' Non indispensable mais utile.

## 2.2 Alignement des photographies et obtention d'un premier nuage de points (*sparse cloud*).

Au cours de cette étape, le logiciel va calculer la position et l'orientation de l'appareil photo au moment de la prise de chaque photo, et va construire un premier nuage de points dit 'clairsemé' (*'Sparse cloud'* en anglais) . Il est alors possible d'inspecter la qualité de l'alignement, et d'éliminer les photos mal positionnées et éventuellement de les ré-aligner sur les photos conservées. Il est aussi possible d'inspecter les correspondances entre les photos prises deux à deux (Figure 2). Si lors de l'alignement le logiciel reconstruit préférentiellement

le fond et non l'objet, il est possible d'enlever ce fond soit sur chacune des photos à l'aide d'un logiciel d'image (e.g., Photoshop qui a l'avantage de permettre de faire des traitements par lot), soit certains logiciels (e.g., PhotoScan) permettent d'importer un fond qui sera sous-traité à toutes les images avant l'alignement.



**Figure 2** : Correspondance entre deux photos d'un crâne de sanglier. (PhotoScan)

### **2.3 Densification du nuage de points et construction d'un nuage dense (*dense cloud*).**

À partir de l'alignement précédemment obtenu, un nuage de points dense est calculé par le logiciel. Cette étape est généralement la plus longue du processus de reconstruction 3D d'un objet. Selon le nombre de photos, de la taille de celles-ci, de la puissance de l'ordinateur et/ou la qualité du modèle final recherchée, cela peut durer de quelques minutes à plusieurs heures.

### **2.4 Réalisation d'un maillage (*mesh*).**

Les points sont reliés afin de créer des polygones et donc un modèle 3D. Il sera par la suite possible de mettre le modèle à l'échelle et d'ajouter une texture, c'est-à-dire d'appliquer à la surface du maillage tridimensionnel la/les couleur(s) de l'objet original de telle sorte que l'objet 3D reproduise le plus fidèlement possible l'apparence de l'objet réel. L'étape de mise à l'échelle est indispensable si le but de l'acquisition des modèles est de réaliser des études morpho-métriques.

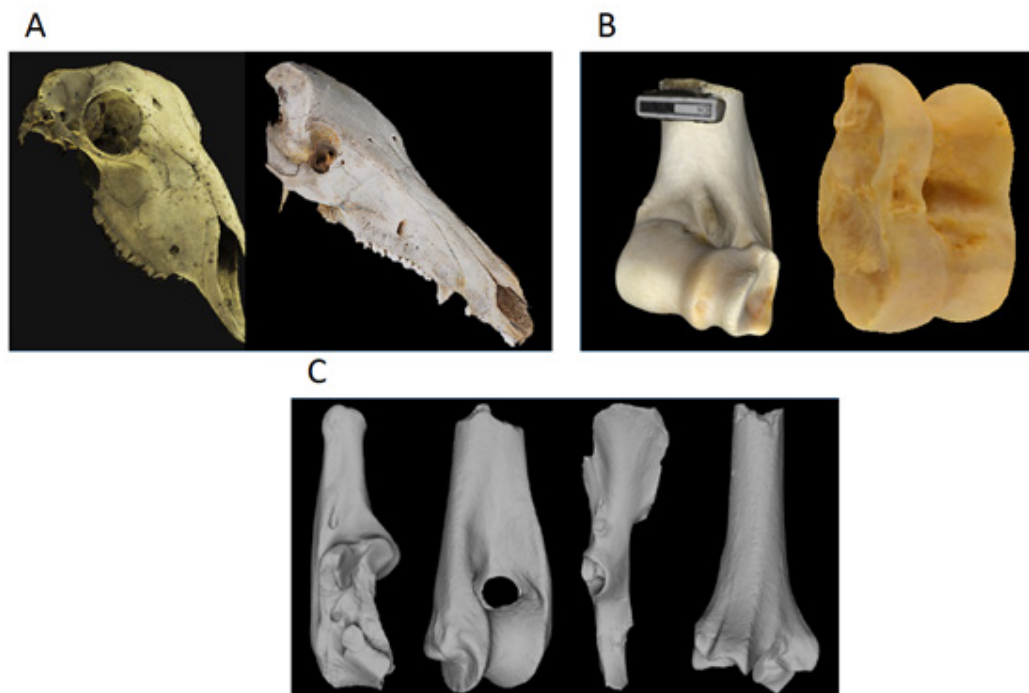
Ces quatre étapes permettent d'obtenir un modèle 3D et constituent la base des reconstructions photogrammétriques. Certains logiciels permettent de réaliser de manière automatique et en série ces étapes (*batch process*), ce qui peut être un gain de temps considérable lors de la reconstruction d'une série de modèles. Les modèles 3D obtenus peuvent ensuite être exportés. De nombreux formats existent, les plus courants étant certainement STL et PLY. De nombreux logiciels permettant de visualiser et manipuler les objets 3D sont disponibles, parmi lesquels les logiciels gratuits MeshLab (<http://www.meshlab.net/>) et Meshtools (<http://morphomuseum.com/Pages/meshtools>).

Il existe un grand nombre de logiciels de photogrammétrie, qui présentent tous des spécificités différentes. Une liste est disponible à l'adresse suivante : [https://en.wikipedia.org/wiki/Comparison\\_of\\_photogrammetry\\_software](https://en.wikipedia.org/wiki/Comparison_of_photogrammetry_software). Le logiciel le plus communément utilisé actuellement semble être Agisoft© PhotoScan (<http://www.agisoft.com/>), comme en témoigne le nombre important de tutoriels en-ligne ainsi qu'une communauté d'utilisateurs très active. Ce logiciel est payant (les licences éducation sont de l'ordre de ~ 460 euros pour la version Professionnelle et ~ 50 euros pour la version Standard), mais particulièrement facile d'utilisation tout en fournissant des résultats de bonne qualité (e.g., Fau, Cornette, et Houssaye, 2016).

## **3. Cas d'étude**

Trois études portant sur différents taxons et différents os vont être détaillées ici, afin de présenter un panel de protocoles d'acquisition des modèles 3D à des fins d'étude morphométrique en archéozoologie. Ces trois

études ont pour objectifs de combiner photogrammétrie rapprochée et morphométrie géométrique. Elles portent sur les crânes de mammifères (Cas N°1), l'humérus et le talus de daim (Cas N°2) et sur le calcanéus, l'humérus, le coxal et le tibia de lièvres et lapins (Cas N°3) (Figure 3).



**Figure 3** : Illustration des modèles. A : un crâne de mouton, *Ovis aries* (gauche) et de sanglier, *Sus scrofa* (droite). B : Un humérus (gauche) et un talus (droite) de daim, *Dama dama dama*. C, de gauche à droite : un calcanéus, un humérus, un os coxal et un tibia de lièvre variable, *Lepus timidus*. Les modèles ne sont pas à l'échelle

### 3.1 Cas N°1 : Étude des changements morphologiques associés à la domestication en comparant les conformations crâniennes des formes sauvages et domestiques de différents mammifères (A. Evin et A. Dortel (Dortel, 2017)).

Les modèles 3D des crânes (Figure 2) sont obtenus à partir d'un reflex Nikon D90 couplé à un objectif 60 mm (AF-S Micro NIKKOR 60 mm), monté sur bras (Manfrotto 244RC). Les spécimens sont positionnés sur une plaque tournante non électrique (type plaque TV tournante à 360°) ou sur une plaque électrique tournant en continu (type bijouterie). L'appareil photo est connecté à un ordinateur et commandé à l'aide du logiciel DCamCapture (version 0.9.7.0, de nombreuses alternatives gratuites sont disponibles) qui permet de prendre des photos toutes les 2 secondes, de les stocker et de les renommer directement sur l'ordinateur.

Il n'est pas possible de prendre des photos tout autour d'un crâne sans modifier sa position. De fait, l'acquisition des photos se fait en deux temps, 108 photos sont prises pour reconstruire la face ventrale du crâne, puis celui-ci est retourné et 108 photos sont prises pour la face dorsale (soit un total de 216 photos par crâne). Pour chaque face, les photos sont prises en suivant le protocole détaillé dans (Evin *et al.*, 2016) : une photo est prise tous les 10° (soit 36 pour couvrir les 360°) selon 3 angles (inclinaisons) différents (environ 0°, 15° et 40°). Le crâne à photographier est posé sur un plateau tournant électrique (tournant en continu), lequel est placé devant un fond noir uni, constitué d'un tissu tendu non réfléchissant. Le spécimen est éclairé, si besoin, à l'aide d'une lampe de bureau placée dans l'alignement de l'appareil photo afin de réduire les ombres portées. La mise au point est faite manuellement au niveau de l'orbite du crâne et les réglages de l'appareil sont modifiés de manière à obtenir des clichés nets malgré le mouvement du support. L'acquisition d'un modèle complet de crâne a nécessité 9 étapes : les étapes 1 à 4 décrites précédemment (Figure 1), réalisées séparément pour les faces ventrales et dorsales du crâne. Ensuite, un masque est édité à partir de chaque héli-modèle afin de ne conserver que la partie du modèle comprenant le crâne, en supprimant le support (ici la plaque tournante). Les 216 photos masquées sont ensuite combinées et ré-alignées toutes ensemble, et les étapes de densification du nuage de points et de maillage sont également effectués. Le modèle 3D ainsi obtenu est ensuite texturé et mis à l'échelle.



### **3.2 Cas N°2 : Étude des changements morphologiques du daim d'Europe (*Dama dama dama*) et du daim de Mésopotamie (*D. d. mesopotamica*) en Eurasie occidentale associés à leur relation complexe avec l'Homme (J. Daujat).**

Cette étude se base sur la reconstruction des modèles 3D du talus (~ 5 cm) et de l'extrémité distale de l'humérus (~ 18-24 cm) (Figure 3.B). Les photographies sont réalisées à l'aide d'un reflex Nikon D5200 couplé à un objectif macro 60 mm (Nikon AF-S Micro NIKKOR 60 mm f/2.8G ED), monté sur bras (Manfrotto 244RC). Les spécimens sont fixés sur une plaque tournante non électrique (type plaque TV tournante à 360°) à l'aide d'un petit fourreau en mousse pour le talus et dans un pot pour l'humérus (Figure 4.B). La plaque tournante est recouverte d'un motif coloré qui contient une graduation tous les 10°, un quadrillage qui fournit l'échelle et un patron coloré facilitant l'alignement des photos (le fond est téléchargeable librement sur le blog de S. T. Porter <http://www.stporter.com/resources/>). Les photos sont réalisées avec uniquement l'éclairage ambiant (naturel et/ou artificiel de la pièce) sans lumière directe additionnelle. L'appareil photo est connecté à un ordinateur et commandé à l'aide du logiciel Sofortbild version 1.5b11 (spécifique à Nikon et développé pour Mac uniquement). Ce logiciel permet d'automatiser la prise de photos toutes les 2 secondes, de les renommer et de les stocker directement sur l'ordinateur.

Pour le talus, 144 photos sont prises par os, dont 72 couvrent la partie dorsale et 72 la partie ventrale. Les photos sont prises selon un protocole similaire à celui détaillé dans (Evin *et al.*, 2016) avec une photo prise tous les 10° selon deux angles d'inclinaison : ~ 6° pour le premier et un deuxième angle impérativement égal ou légèrement supérieur à 25°. La mise au point est manuelle et faite au milieu du talus.

Pour l'humérus, seule la partie distale est étudiée. L'os est positionné, partie distale vers le haut et immergé à moitié, dans un pot contenant des haricots (Figure 4.B ; du riz, des perles ou du sable peuvent également convenir). Pour chaque humérus, 108 photos sont prises selon trois angles (-35°, 0°, et 25°). La mise au point, manuelle, est faite au milieu de la partie distale de l'os pour l'angle -35° et 0°, et légèrement au-delà du milieu (en profondeur de champs), pour l'angle à 25°.

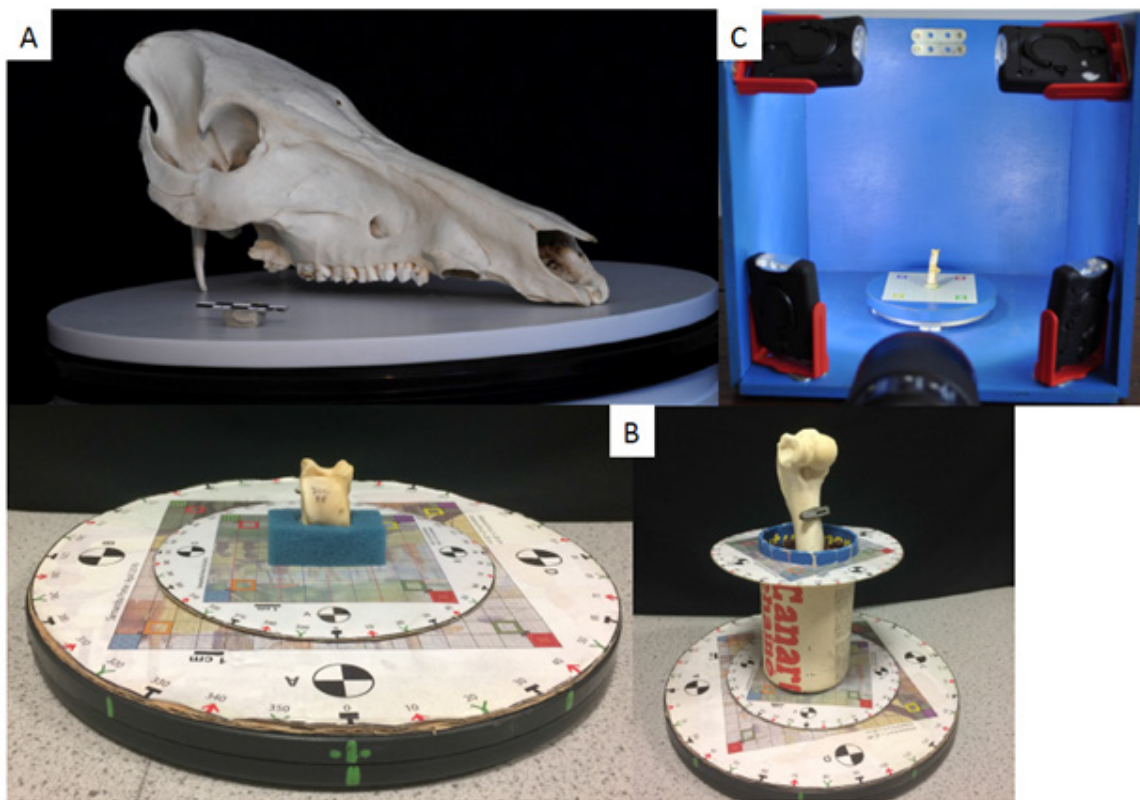
L'acquisition d'un modèle complet de talus nécessite d'en un premier temps d'obtenir les deux hémimodèles correspondant aux vues ventrales et dorsales : les étapes 1 à 4 (Figure 1) sont réalisées séparément pour chaque face. Les masques correspondant aux deux hémimodèles sont ensuite obtenus, les deux hémimodèles combinés et les étapes 2 à 4 sont alors réalisées sur l'ensemble des photographies masquées.

Pour l'humérus, pour lequel uniquement la partie distale est étudiée, les étapes 2 à 4 sont directement réalisées sur l'ensemble des photographies.

### **3.3 Cas N°3 : Étude des changements morphologiques des différentes populations de lapin (genre *Oryctolagus*) et de lièvre (genre *Lepus*) sur le pourtour méditerranéen durant le Pléistocène (M. Pelletier).**

Cette étude porte sur quatre os : le calcanéus (1,5-4 cm de long), l'humérus (~ 5-7 cm), l'os coxal (~ 6-9 cm), et le tibia (~ 7-20 cm) (Figure 3.C). Les photographies ont été réalisées à partir d'un reflex Canon EOS 70D couplé à un objectif macro 100 mm (Canon EF 100 mm f/2.8 L IS USM Macro), d'un trépied photo (Walimex FW-3970), d'une télécommande (Canon RS-60E3) et d'un plateau tournant de fabrication artisanale en contreplaqué (Figure 4.C). Les prises de vue, ainsi que le stockage informatique des images, sont effectués manuellement. Les objets sont positionnés au centre d'un mini studio photo de couleur uni bleu non réfléchissant (Figure 4.C). L'éclairage utilisé est fixe à l'aide de quatre mini-torches au socle aimanté (XanLite LP1072, 23 LED). Les objets sont positionnés verticalement au centre du plateau tournant à l'aide d'une gomme tackante, où figure également du papier millimétré facilitant l'étape de mise à l'échelle. Ici, le système d'éclairage et le fond uni permettent entre autre de standardiser le protocole de prise de vue, peu importe le lieu de réalisation. Ici, les réglages ont été fixés en fonction de ce protocole adaptés aux très petits objets, ainsi qu'avec un objectif macro permettant une bonne définition des images. Pour chaque os, 60 photos sont réalisées en trois étapes : 20 photos prises perpendiculairement à l'objet (vue de face) correspondant à une photo prise tous les 18° ; 20 photos selon un angle d'inclinaison d'environ 20° ; puis enfin 20 photos selon le

même angle d'inclinaison après avoir tourné verticalement l'objet de 180° afin de reconstituer les extrémités proximales et distales.



**Figure 4** : Systèmes de prises de photographies pour (A) les crânes de mammifères (sanglier), (B) le talus (à gauche) et l'humérus (à droite) de daims et (C) le calcanéus, l'humérus, l'os coxal et le tibia de lapins/lièvres.

#### 4. Acquisition et traitement de données morphométriques à partir de modèles 3D

Une fois les modèles obtenus et mis à l'échelle, il est possible de réaliser des mesures traditionnelles, telles que des angles ou des distances, mais également d'appliquer des approches de morphométrie géométrique. Pour ce faire, les coordonnées de points (en 3D : x, y, et z) doivent être collectés sur les modèles. Ces points peuvent correspondre à des points repères homologues (*landmarks*), des points le long de courbes appelés points glissants (*sliding semi-landmarks*) ou de contours (*outlines*), ou encore des points glissants positionnés sur des surfaces. La morphométrie géométrique permet d'étudier en détail les variations de taille et de conformations. Les conformations, proportions des différentes parties d'un objet, est l'information géométrique indépendante des effets de localisation, d'orientation et d'échelle (Kendall, 1977).

Il existe peu d'article en français détaillant les approches de morphométrie géométrique, parmi lesquels on peut noter (Baylac, 1996) et plus récemment (Cucchi *et al.*, 2015), spécifiquement dédiés aux concepts, méthodes et applications de la morphométrie géométrique en archéozoologie. En anglais, les références sont nombreuses, mais on peut noter le livre '*Geometric morphometrics for Biologists: a primer*' (Zelditch *et al.*, 2004) et le volume spécial '*Virtual Morphology and Evolutionary Morphometrics in the new millenium*' de la revue *Hystrix* (Cardini et Loy., 2013).

Certains logiciels de photogrammétrie intègre la possibilité de récupérer les coordonnées de points (comme PhotoScan Edition Professionnelle), mais il existe des logiciels dédiés à la manipulation de modèles 3D comme MeshLab (<http://www.meshlab.net/>), MeshTool (<http://morphomuseum.com/meshtools>), ou Avizo Standard Edition 7.1 (<http://www.vsg3d.com/>).

Une fois les coordonnées acquises, celles-ci vont pouvoir être analysées grâce à des logiciels dédiés aux analyses de morphométrie géométrique tels que MorphoJ ([http://www.flywings.org.uk/morphoj\\_page.htm](http://www.flywings.org.uk/morphoj_page.htm)), soit via le langage R (<https://cran.r-project.org>) qui offre la plus grande étendue d'analyses possibles. Plusieurs

librairies dédiées aux analyses de morphométrie géométrique sont disponibles parmi lesquelles 'Geomorph' (Adams et Otárola-Castillo, 2013), 'Shape' (Soetaert, 2015), 'Momocs' (Bonhomme et Claude, 2014) et 'Morpho' (Schlager, 2017). Le livre 'Morphometrics with R' (Claude, 2008) contient également toutes les bases afin d'utiliser le langage R pour les analyses de morphométrie géométrique. Le site internet <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>, contient également un grand nombre de ressources pour les approches en morphométrie géométrique (glossaire (Slice *et al.*, 1996), logiciels, tutoriels, etc..).

## 5. Avantages et limites de la photogrammétrie pour les études archéozoologiques

Tout comme les autres techniques d'acquisition de modèles 3D (e.g., scanner surfacique), la photogrammétrie permet de disposer d'archives numériques des objets étudiés. Il n'est donc plus nécessaire de se rendre physiquement dans les collections pour réaliser une grande diversité d'études.

La photogrammétrie dispose en outre de nombreux avantages par rapport aux scanners surfaciques :

- Dans sa mise en œuvre la plus simple, la photogrammétrie ne nécessite pas plus qu'un appareil photo, maintenant devenu un équipement incontournable de laboratoire, et même dans sa mise en œuvre plus sophistiquée, le matériel nécessaire reste peu lourd et peu encombrant (Table 1), et donc particulièrement transportable ;

- Un autre avantage du matériel utilisé est qu'il est facilement remplaçable puisque l'outil de base de la photogrammétrie est un appareil photo ;

- En outre, le matériel utilisé est relativement peu coûteux en comparaison de beaucoup de scanners surfaciques ;

- Il est également possible de travailler sans électricité (au moins pour un certain temps), ce qui peut être utile dans certaines collections archéologiques, ou sur le terrain ;

- Le temps d'acquisition des photographies peut être relativement court, de quelques minutes pour une extrémité d'os long au quart d'heure pour une structure plus complexe comme un crâne, ce qui limite le temps passé dans les collections ou à l'inverse permet l'étude d'un plus grand nombre de spécimens quand le temps passé dans les collections est limité ;

- Au niveau des objets étudiés, la photogrammétrie a l'avantage de pouvoir s'adapter à tout type de taille d'objet, du plus grand au plus petit, du moment que des photos de bonnes qualités et couvrant l'ensemble de l'objet peuvent être obtenues ;

- En outre, les objets brillants, comme de l'émail dentaire par exemple, seront plus facilement recons-truits par photogrammétrie que par la plupart des scanners surfaciques.

Quelques limites à la méthode peuvent néanmoins être notées :

- À l'inverse des scanners surfaciques, il ne sera souvent pas possible d'avoir le modèle 3D prêt à être analysé dès la fin de la prise de photographies. La reconstruction du modèle pourra prendre un temps relativement long, de quelques minutes à plusieurs heures en fonction de la complexité de l'objet étudié, de la résolution et du nombre des photos et des capacités de calcul de l'ordinateur utilisé ;

- La photogrammétrie, comme les scanners surfaciques, ne permettent que de reconstruire la surface externe des objets, contrairement aux modèles 3D réalisée à partir d'un tomographe à rayons X (CT-scan), d'un synchrotron, ou d'un IRM qui permettent aussi d'accéder à la structure interne des objets. Ces approches sont néanmoins souvent beaucoup plus onéreuses et nettement moins transportable que la photogrammétrie.

Au regard des avantages et des limites de la photogrammétrie par rapport aux scanners surfaciques, la photogrammétrie, de par son moindre coût et sa transportabilité, est un outil particulièrement adapté pour les études archéozoologiques.

## 6. Verrous technologiques et méthodologiques

Les progrès informatiques des dernières décennies ont rendu l'acquisition de modèles 3D particulièrement facile. Cependant, les appareils photos offrent des résolutions toujours plus grandes, rendant les besoins en termes de calcul de plus en plus importants. De fait, la reconstruction de modèles 3D par photogrammétrie peut nécessiter plusieurs heures par spécimens. Si ce temps de calcul correspond d'avantage à du temps de machine que du temps humain, des ordinateurs toujours plus puissants sont nécessaires.

L'utilisation combinée de la photogrammétrie et de la morphométrie géométrique est encore très peu répandue en particulier en archéozoologie. De fait, il est souvent nécessaire d'utiliser deux logiciels distincts pour réaliser les différentes étapes, un pour l'acquisition du modèle 3D, le second pour réaliser l'étude morphométrique. Il sera utile à l'avenir de rechercher, soit une meilleure connexion entre les logiciels, soit une intégration des outils de mesures morphométriques aux logiciels de photogrammétrie eux-mêmes. Certains logiciels (*e.g.*, PhotoScan Professional Edition) intègrent déjà la possibilité de mesurer des coordonnées de points repères et peuvent donc être utilisés dans ce but, à condition que les modèles aient été construits à l'aide de ce même logiciel.

Un des défis des prochaines années reposera sur le partage de données. Dans le cadre d'études de morphométrie géométrique, les données sont le plus souvent partagées, soit directement sous la forme de coordonnées de points (en 2D ou 3D), soit à partir de données brutes comme des photos ou des modèles 3D (sur lesquels les coordonnées des points peuvent ensuite être mesurées). L'acquisition des photos ou des modèles, ainsi que la prise de mesure, sont deux étapes pouvant potentiellement entraîner des biais (différentes méthodes d'acquisition utilisées ou différents opérateurs). Ces biais sont très rarement testés. En comparant des mesures de points-repères 3D obtenus par un même opérateur sur des modèles de crânes de loups, à l'aide d'un scanner surfacique et par photogrammétrie (Evin *et al.*, 2016), il a été mis en évidence le même degré d'erreur de mesure entre les deux approches (~ 2 %) avec seulement 6.3 % de la variation totale résultant de la méthode d'acquisition. Une autre étude a comparé des données de coordonnées de points 3D, entre deux scanners laser et la photogrammétrie, sur des crânes de marsupiaux (Fruciano *et al.*, 2017), en prenant en compte plusieurs manipulateurs pour effectuer les mesures. Cette étude a mis en évidence une plus grande variation dans les données entre les opérateurs qu'entre les méthodes d'acquisition des modèles. Ces deux études suggèrent donc, qu'il semble préférable que le partage des données est lieu au niveau des modèles, qu'ils aient été acquis à l'aide de scanner surfacique ou par photogrammétrie, et qu'un seul opérateur réalise les mesures de points repères 3D. Cependant, ces résultats obtenus, uniquement sur des crânes et sur seulement deux jeux de données, devront être complétés afin de confirmer (ou non) leur généralisation. Il sera également important de tester la combinaison de données issues d'autres technologies pour l'acquisition des modèles 3D (*e.g.*, CT-scan), et de comparer des mesures réalisées à partir de modèles 3D ou directement sur l'objet à l'aide d'appareils tels qu'un bras de mesure (*e.g.* microscribe (<http://www.3d-microscribe.com/>)).

## 7. Conclusion/Perspectives

De par son faible coût et ses facilités de déplacement et de mise en œuvre, la photogrammétrie est certainement en train de devenir LA méthode d'acquisition la plus en vogue pour obtenir des modèles 3D de restes osseux de bonnes qualités, fiables géométriquement et pouvant ensuite être utilisés pour des analyses de morphométrie géométrique. Les modèles obtenus grâce à la photogrammétrie permettent également de disposer d'archives numériques d'objets pouvant être partagés, consultables loin des collections et sans les problèmes liés à la manipulation d'objets fragiles. Ces données informatiques permettent de revenir facilement sur le spécimen, d'observer de nouveaux caractères, qu'ils soient discrets ou continus, biologiques ou d'ordre taphonomique par exemple. Il est également possible d'imprimer ces modèles et de disposer ainsi d'un objet physique manipulable. Les impressions 3D peuvent désormais servir de collection de référence, en particulier pour les espèces pour lesquelles il est difficile de disposer de squelettes (*e.g.*, espèces rares ou protégées). La combinaison de la morphométrie géométrique et de la photogrammétrie correspond réellement à une combinaison d'avenir qui devrait se démocratiser rapidement dans les prochaines années.



## Références

- Adams, Dean C., and Erik Otárola-Castillo. 2013. "Geomorph: An R Package for the Collection and Analysis of Geometric Morphometric Shape Data." *Methods in Ecology and Evolution* 4 (4): 393-399.
- Arbogast, Rose-Marie, Marie-Pierre Horard-Herbin, Patrice Méniel, and Jean-Denis Vigne. 2005. *Animaux, Environnements et Sociétés*. Edited by Marie-Pierre Horard-Herbin and Jean-Denis Vigne. Editions. Paris.
- Arriaza, Mari Carmen, José Yravedra, Manuel Domínguez-Rodrigo, Miguel Ángel Mate-González, Elena García Vargas, Juan Francisco Palomeque-González, Julia Aramendi, Diego González-Aguilera, and Enrique Baquedano. 2017. "On Applications of Micro-Photogrammetry and Geometric Morphometrics to Studies of Tooth Mark Morphology: The Modern Olduvai Carnivore Site (Tanzania)." *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 488: 103-112.
- Barreau, Jean-Baptiste, Théophile Nicolas, G Bruniaux, E Petit, Q Petit, Y Bernard, Ronan Gaugne, and Valérie Gouranton. 2014. "Ceramics Fragments Digitization by Photogrammetry, Reconstructions and Applications." *International Conference on Cultural Heritage*. EuroMed, 2014, Nov 2014, Lemessos, Cyprus, 2-9.
- Baylac, Michel. 1996. "Morphométrie Géométrique et Systématique." *Biosystema* 14.
- Binford, Lewis R. 1981. *Bones: Ancient Men and Modern Myths*. Edited by Academic Press Inc. New York.
- Bonhomme, Vincent, and Julien Claude. 2014. "Momocs : Outline Analysis Using R" 56 (13).
- Cardini, Andrea, and Anna Loy. 2013. *Virtual Morphology and Evolutionary Morphometrics in the New Millennium*, *Hystrix the Italian Journal of Mammalogy*, Volume 24. Rome.
- Chaix, Louis, and Patrice Méniel. 2001. *Archéozoologie. Les Animaux et L'archéologie*. Collection. Paris: Errance.
- Claude, Julien. 2008. *Morphometrics with R*. New York: Springer.
- Conseil International de la Langue Française. 1997. *Terminologie de Télédétection et Photogrammétrie*. Conseil In. Paris. <http://fr.calameo.com/read/0009039478fa82b8cd21c>.
- Cucchi, Thomas, Michel Baylac, Allowen Evin, Olivier Bignon-Lau, and Jean-Denis Vigne. 2015. "Morphométrie Géométrique et Archéozoologie : Concepts, Méthodes et Applications." In *Messages D'os: Archéométrie Du Squelette Animal et Humain*, edited by Marie Balasse, Jean-Philip Brugal, Yannicke Dauphin, Eva-Maria Geigl, Christine Oberlin, Ina Reiche, and Messages, Éditions d, 197–216. Paris.
- Discamps, Emmanuel, Xavier Muth, Brad Gravina, François Lacrampe-Cuyaubère, Jean Pierre Chadelle, Jean Philippe Faivre, and Bruno Maureille. 2016. "Photogrammetry as a Tool for Integrating Archival Data in Archaeological Fieldwork: Examples from the Middle Palaeolithic Sites of Combe-Grenal, Le Moustier, and Regourdou." *Journal of Archaeological Science: Reports* 8. Elsevier Ltd: 268–76. doi:10.1016/j.jasrep.2016.06.004.
- Evin, Allowen, Thibaud Souter, Ardern Hulme-Beaman, Carly Ameen, Richard Allen, Pietro Viacava, Greger Larson, Thomas Cucchi, and Keith Dobney. 2016. "The Use of Close-Range Photogrammetry in Zooarchaeology: Creating Accurate 3D Models of Wolf Crania to Study Dog Domestication." *Journal of Archaeological Science: Reports* 9. The Authors: 87–93. doi:10.1016/j.jasrep.2016.06.028.
- Falkingham, Peter L. 2012. "Acquisition of High Resolution Three-Dimensional Models Using Free, Open-Source, Photogrammetric Software." *Palaeontologia Electronica* 15 (1): 1T:15p.
- Falkingham, Peter L., Karl T. Bates, and James O. Farlow. 2014. "Historical Photogrammetry: Bird's Paluxy River Dinosaur Chase Sequence Digitally Reconstructed as It Was prior to Excavation 70 Years Ago." *PLoS ONE* 9 (4): 1–5. doi:10.1371/journal.pone.0093247.
- Fau, Marine, Raphaël Cornette, and Alexandra Houssaye. 2016. "Photogrammetry for 3D Digitizing Bones of Mounted Skeletons: Potential and Limits." *Comptes Rendus Palevol* 15 (8). Académie des sciences: 968–77. doi:10.1016/j.crpv.2016.08.003.
- Friess, Martin. 2012. "Scratching the Surface? The Use of Surface Scanning in Physical and Paleoanthropology." *Journal of Anthropological Sciences* 90 (January): 7–31. doi:10.4436/jass.90004.
- Fruciano, Carmelo, Mélina A. Celik, Kaylene Butler, Tom Dooley, Vera Weisbecker, and Matthew J. Phillips. 2017.



“Sharing Is Caring? Measurement Error and the Issues Arising from Combining 3D Morphometric Datasets.” *Ecology and Evolution*, no. June: 1–13. doi:10.1002/ece3.3256.

Grün, Armin, Fabio Remondino, and L. I. Zhang. 2004. “Photogrammetric Reconstruction of the Great Buddha of Bamiyan, Afghanistan.” *Photogrammetric Record* 19 (107): 177–99. doi:10.1111/j.0031-868X.2004.00278.x.

Kendall, D. G. 1977. “The Diffusion of Shape.” *Advances in Applied Probability* 9 (3): 428. doi:10.2307/1426091.

Kersten, Thomas P., and Maren Lindstaedt. 2012. “Image-Based Low-Cost Systems for Automatic 3D Recording and Modelling of Archaeological Finds and Objects.” *Lecture Notes in Computer Science (Including Subseries Lecture Notes in Artificial Intelligence and Lecture Notes in Bioinformatics)* 7616 LNCS: 1–10. doi:10.1007/978-3-642-34234-9\_1.

Koutsoudis, Anestis, Blaž Vidmar, and Fotis Arnaoutoglou. 2013. “Performance Evaluation of a Multi-Image 3D Reconstruction Software on a Low-Feature Artefact.” *Journal of Archaeological Science* 40 (12): 4450–56. doi:10.1016/j.jas.2013.07.007.

Luhmann, T., S. Robson, S. Kyle, and I. Harley. 2011. *Close Range Photogrammetry: Principles, Techniques and Applications*. Edited by Whittles Publishing. Dunbeath. <http://trid.trb.org/view.aspx?id=814766>.

Lyman, R. Lee. 1994. *Vertebrate Taphonomy (Cambridge Manuals in Archaeology)*. Edited by Cambridge University Press. Cambridge.

Marcus, L. F. 1990. “Traditional Morphometrics.” *Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop 2*: 77–122.

Muñoz-Muñoz, Francesc, Mirsha Quinto-Sánchez, and Rolando González-José. 2016. “Photogrammetry: A Useful Tool for Three-Dimensional Morphometric Analysis of Small Mammals.” *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 54 (4): 318–25. doi:10.1111/jzs.12137.

Porter, Samantha Thi, Morgan Roussel, and Marie Soressi. 2016. “A Simple Photogrammetry Rig for the Reliable Creation of 3D Artifact Models in the Field Lithic Examples from the Early Upper Paleolithic Sequence of Les Cottés (France).” *Advances in Archaeological Practice* 4 (1): 71–86. doi:10.7183/2326-3768.4.1.71.

Rohlf, James F., and Leslie F. L.F. Marcus. 1993. “A Revolution in Morphometrics.” *Trends in Ecology & Evolution* 8 (4). Elsevier: 129–32. <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/016953479390024J>.

Schlager, Stefan. 2017. “Morpho and Rvcg -- Shape Analysis in {R}.” In *Statistical Shape and Deformation Analysis*, edited by Guoyan Zheng, Shuo Li, and Gabor Szekely, 217–56. Academic Press.

Slice, Dennis, Fred L. Bookstein, Leslie F. Marcus, and James F. Rohlf. 1996. “A Glossary of Geometric Morphometrics.” In *Advances in Morphometrics*, edited by Plenum Press, NATO ASI S, 284:531D551. New York.

Soetaert, Karline. 2015. “Package ‘Shape .’” Version 1.4.2.

Sumner, T. Alexandra, and Andrew T. R. Riddle. 2008. “A Virtual Paleolithic: Assays in Photogrammetric Three-Dimensional Artifact Modelling.” *PaleoAnthropology*, 158–69.

Yravedra, José, Elena García-Vargas, Miguel Ángel Maté-González, Julia Aramendi, Juan Francisco Palomeque-González, Javier Vallés-Iriso, Jorge Matesanz-Vicente, Diego González-Aguilera, and Manuel Domínguez-Rodrigo. 2017. “The Use of Micro-Photogrammetry and Geometric Morphometrics for Identifying Carnivore Agency in Bone Assemblages.” *Journal of Archaeological Science: Reports* 14 (January). Elsevier: 106–15. doi:10.1016/j.jasrep.2017.05.043.

Zelditch, M, Donald L. Swiderski, H David Sheets, and William L. Fink. 2004. *Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer*. San Diego, London: Elsevier Academic Press.



# Annexe3

## Données ostéométriques

Site		p3		P2		Mandibule			Scapula	
Taxon		DMD	DVL	DMD	DVL	DI	SDI	HM	DCG	DAP
<b>Las Lomas</b> (actuel) <i>O. cuniculus</i>	n	40	40	40	40	40	40	40	40	40
	m	3,02	2,88	1,51	2,93	14,92	14,31	13,39	6,46	4,04
	s	0,16	0,17	0,09	0,18	0,67	0,50	0,50	0,26	0,22
	min	2,69	2,57	1,26	2,56	13,81	13,45	12,42	5,97	3,65
	max	3,33	3,33	1,67	3,35	17,07	15,51	14,55	7,05	4,51
<b>Santarem</b> (actuel) <i>O. cuniculus</i>	n	46	46	46	46	46	46	46	46	46
	m	2,98	2,87	1,49	2,95	15,32	14,35	13,53	6,75	4,17
	s	0,12	0,16	0,10	0,20	0,72	0,44	0,55	0,26	0,26
	min	2,70	2,55	1,28	2,50	13,97	13,47	12,43	6,28	3,61
	max	3,25	3,25	1,72	3,47	17,90	15,26	14,95	7,21	4,76
<b>Navarre</b> (actuel) <i>O. cuniculus</i>	n	32	32	32	32	32	32	32	32	32
	m	2,96	2,86	1,54	2,97	15,82	14,19	13,88	7,15	4,41
	s	0,15	0,13	0,08	0,17	0,96	0,45	0,57	0,22	0,25
	min	2,60	2,62	1,35	2,38	13,41	13,30	12,95	6,77	3,74
	max	3,25	3,10	1,73	3,28	17,73	14,93	15,22	7,57	4,76
<b>Tour du Valat</b> (actuel) <i>O. cuniculus</i>	n	20	20	20	20	20	20	20	19	19
	m	3,02	2,88	1,39	2,90	16,01	14,35	13,62	7,07	4,35
	s	0,11	0,16	0,09	0,20	0,82	0,68	0,55	0,40	0,39
	min	2,84	2,55	1,26	2,45	14,22	13,24	12,15	5,92	3,41
	max	3,28	3,25	1,65	3,29	18,10	15,70	14,21	7,71	5,27
<b>Les Six Chemins</b> (actuel) <i>O. cuniculus</i>	n	10	10	4	4	9	9	9	10	10
	m	3,06	2,88	1,54	3,15	17,95	14,74	15,26	7,77	4,87
	s	0,20	0,20	0,07	0,08	0,96	0,62	0,82	0,39	0,44
	min	2,79	2,64	1,46	3,06	16,88	13,69	13,51	7,01	4,02
	max	3,29	3,27	1,62	3,22	19,56	15,56	16,09	8,18	5,65
<b>Île de Riou</b> (actuel) <i>O. cuniculus</i>	n	51	51	-	-	83	86	89	52	52
	m	2,97	2,86	-	-	16,56	14,55	14,33	7,224	4,603
	s	0,15	0,19	-	-	1,01	0,60	0,89	0,377	0,318
	min	2,61	2,51	-	-	14,62	13,18	12,63	6,28	3,88
	max	3,44	3,55	-	-	19,56	15,99	18,00	7,94	5,53
<b>Île de Zembra</b> (actuel) <i>O. cuniculus</i>	n	35	35	31	31	43	44	44	30	30
	m	3,03	2,91	1,60	2,89	15,34	14,34	13,16	6,71	4,16
	s	0,12	0,17	0,10	0,16	0,69	0,51	0,67	0,30	0,32
	min	2,80	2,57	1,44	2,58	13,88	13,05	11,43	6,09	3,60
	max	3,24	3,40	1,88	3,29	17,61	15,54	14,61	7,37	4,82

Humérus		Os coxal		Fémur		Tibia			Calcaneús	
DTd	L troc	DAP	DT	DTp	DTd	DTp	DTd	DAPd	L tot	Larg
40	40	40	40	39	40	40	40	40	40	40
7,72	3,58	7,16	6,61	13,14	11,89	12,46	10,27	5,38	19,50	7,88
0,25	0,18	0,31	0,28	0,51	0,47	0,43	0,41	0,22	0,73	0,29
7,35	3,20	6,31	6,05	12,19	11,03	11,72	9,51	4,61	17,85	7,27
8,33	4,03	7,81	7,28	14,50	12,90	13,75	11,15	5,78	20,85	8,66
46	46	46	46	46	46	46	46	46	46	46
7,79	3,63	7,20	6,68	13,41	12,06	12,77	10,28	5,58	19,74	7,91
0,33	0,20	0,22	0,22	0,43	0,33	0,42	0,37	0,30	0,77	0,30
7,13	3,19	6,65	6,34	12,37	11,23	11,95	9,57	4,47	17,97	7,37
8,46	4,07	7,65	7,19	14,34	12,79	13,59	10,98	6,24	21,20	8,72
32	32	32	32	32	32	31	31	31	34	34
8,43	3,88	7,68	7,14	14,34	12,78	13,33	11,08	5,92	21,46	8,47
0,29	0,17	0,28	0,31	0,50	0,41	0,41	0,37	0,18	0,66	0,29
7,76	3,32	7,06	6,59	13,07	12,22	12,65	10,41	5,49	19,86	7,78
9,07	4,23	8,41	8,10	15,23	13,60	14,12	12,05	6,22	23,07	9,01
20	20	19	19	20	20	20	20	20	18	18
8,49	4,04	7,83	7,39	14,39	12,88	13,25	11,45	5,87	21,41	8,90
0,20	0,17	0,23	0,25	0,58	0,45	0,57	0,56	0,20	0,73	0,40
8,14	3,68	7,20	6,75	12,78	11,94	11,61	10,35	5,49	19,92	8,01
8,81	4,33	8,12	7,81	15,52	13,67	14,02	12,19	6,22	23,07	9,44
12	12	21	21	18	17	13	24	24	11	11
8,99	4,24	8,13	7,63	15,27	13,50	14,28	12,09	6,21	22,86	8,93
0,55	0,24	0,38	0,34	0,73	0,51	0,74	0,68	0,35	0,89	0,38
8,14	3,89	7,40	7,15	13,55	12,71	13,21	10,50	5,70	21,75	8,38
10,01	4,60	9,01	8,33	16,56	14,74	15,56	13,48	7,04	25,06	9,96
79	78	133	133	67	82	66	82	81	38	38
8,90	4,21	7,87	7,44	14,62	13,41	13,84	11,65	6,09	22,85	8,91
0,34	0,15	0,26	0,26	0,52	0,39	0,40	0,42	0,30	0,67	0,28
8,00	3,90	7,18	6,78	13,47	12,51	12,80	10,52	4,71	20,58	8,02
9,96	4,72	8,61	8,18	15,90	14,31	15,05	12,52	6,77	24,53	9,62
44	44	44	44	47	47	47	46	46	37	37
8,24	3,74	7,59	7,16	13,57	12,41	12,87	10,85	5,95	20,75	8,23
0,27	0,17	0,28	0,34	0,65	0,49	0,48	0,44	0,38	0,62	0,31
7,68	3,41	6,67	6,37	12,16	11,51	11,85	9,91	5,37	19,15	7,47
8,70	4,07	8,20	7,82	15,19	13,52	13,83	11,88	7,78	22,27	9,03

Populations actuelles

## Annexe 3 : Données ostéométriques

Site		p3		P2		Mandibule			Scapula	
Taxon		DMD	DVL	DMD	DVL	DI	SDI	HM	DCG	DAP
<b>Perrier</b> <i>O. lacosti</i>	n	1	1	3	3	-	1	1	-	-
	m	3,91	3,79	1,883	3,807	-	16,82	15,43	-	-
	s	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	min	-	-	1,7	3,51	-	-	-	-	-
	max	-	-	2,03	4,01	-	-	-	-	-
<b>Saint-Vallier</b> <i>O. lacosti</i>	n	2	2	-	-	-	-	-	-	-
	m	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	s	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	min	3,87	3,43	-	-	-	-	-	-	-
	max	3,89	3,79	-	-	-	-	-	-	-
<b>Xàbia II</b> <i>Oryctolagus sp.</i>	n	3	3	-	-	3	4	2	4	6
	m	2,82	2,72	-	-	16,56	13,72	13,76	7,61	4,76
	s	-	-	-	-	0,45	0,44	0,18	0,19	0,27
	min	2,57	2,50	-	-	16,15	13,27	13,63	7,45	4,46
	max	3,07	2,95	-	-	17,04	14,30	13,88	7,88	5,21
<b>Pirro Nord 13</b> (couches C/D) <i>O. valdarnensis</i>	n	62	62	9	9	8	8	4	46	44
	m	3,31	3,14	1,76	3,29	18,23	16,18	15,50	8,54	5,39
	s	0,16	0,15	0,09	0,14	0,60	0,59	0,35	0,30	0,25
	min	2,75	2,72	1,66	3,15	17,40	15,51	15,05	7,81	4,89
	max	3,60	3,46	1,91	3,50	18,90	16,85	15,85	9,28	6,06
<b>Pirro Nord 13</b> (couches C/D) <i>Lepus sp.</i>	n	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	m	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	s	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	min	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	max	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Vallonnet</b> <i>O. giberti</i>	n	9	9	8	8	2	-	-	3	3
	m	3,08	2,92	1,65	3,27	-	-	-	8,43	5,69
	s	0,28	0,27	0,10	0,14	-	-	-	-	-
	min	2,48	2,39	1,47	3,07	18,78	-	-	8,33	5,21
	max	3,36	3,26	1,78	3,45	18,86	-	-	8,60	5,94
<b>Vallonnet</b> <i>Lepus sp.</i>	n	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	m	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	s	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	min	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	max	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Bois-de-Riquet</b> (US2) <i>O. giberti</i>	n	23	23	4	4	2	3	-	3	-
	m	3,03	2,91	1,67	3,11	-	14,02	-	7,29	-
	s	0,21	0,19	0,12	0,12	-	-	-	0,56	-
	min	2,58	2,57	1,61	2,94	17,26	13,43	-	6,95	-
	max	3,31	3,25	1,85	3,21	17,59	14,33	-	7,94	-
<b>Bois-de-Riquet</b> (US2) <i>Lepus sp.</i>	n	1	1	2	2	-	-	-	1	1
	m	3,3	2,95	-	-	-	-	-	10,2	7,03
	s	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	min	-	-	1,94	3,77	-	-	-	-	-
	max	-	-	2,13	4,15	-	-	-	-	-



Humérus		Os coxal		Fémur		Tibia			Calcaneus	
DTd	L troc	DAP	DT	DTp	DTd	DTp	DTd	DAPd	L tot	Larg
1	1	2	2	-	-	-	1	1	-	-
11,68	5,56	-	-	-	-	-	13,85	7,79	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	9,46	9,21	-	-	-	-	-	-	-
-	-	10,41	9,34	-	-	-	-	-	-	-
1	1	-	-	1	-	1	1	1	-	2
12,56	5,8	-	-	21,29	-	19,72	14,72	8,9	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9,73
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12,08
22	22	8	7	4	3	2	13	14	11	13
9,18	4,32	8,37	7,66	16,38	14,89	-	11,83	6,49	24,19	9,32
0,31	0,23	0,25	0,24	0,71	1,56	-	0,58	0,27	1,05	0,48
8,68	3,96	8,03	7,25	15,84	13,86	16,00	10,95	6,03	23,08	8,36
9,86	4,74	8,81	8,00	17,40	16,68	16,01	12,63	7,18	26,51	10,09
60	52	24	21	6	12	5	32	30	62	59
9,79	4,68	8,84	8,23	18,41	15,53	16,66	12,36	6,93	25,72	10,43
0,33	0,19	0,27	0,23	0,37	0,48	0,62	0,38	0,32	0,84	0,45
9,03	4,25	8,18	7,79	17,85	14,80	15,95	11,50	6,06	23,50	9,46
10,45	5,06	9,25	8,63	18,91	16,32	17,40	13,06	7,65	27,31	11,48
-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-
-	-	10,3	9,7	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3	3	1	1	1	2	-	2	2	6	5
10,01	4,51	8,91	8,49	17,53	-	-	-	-	25,49	10,32
-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,01	0,38
9,66	4,32	-	-	-	15,52	-	13,5	7,35	24,25	9,93
10,28	4,62	-	-	-	15,95	-	13,82	7,54	26,85	10,86
-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
-	-	-	-	-	-	-	-	-	35,74	13,57
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
6	6	4	4	-	1	-	4	4	4	8
9,04	4,41	7,94	7,42	-	13,94	-	11,89	6,84	24,21	9,68
0,29	0,24	0,27	0,22	-	-	-	0,51	0,42	0,97	0,37
8,78	4,11	7,62	7,22	-	-	-	11,40	6,51	23,02	9,20
9,59	4,75	8,21	7,63	-	-	-	12,61	7,44	25,21	10,18
1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
11,15	5,45	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

## Annexe 3 : Données ostéométriques

Site		p3		P2		Mandibule			Scapula	
Taxon		DMD	DVL	DMD	DVL	DI	SDI	HM	DCG	DAP
<b>Cueva Victoria</b> <i>O. giberti</i>	n	5	5	1	1	3	5	5	-	-
	m	3,00	2,85	1,71	3,37	16,85	14,06	13,90	-	-
	s	0,20	0,14	-	-	1,67	1,04	0,77	-	-
	min	2,79	2,69	-	-	15,79	12,80	12,95	-	-
	max	3,27	3,00	-	-	18,77	15,16	14,66	-	-
<b>Balaruc 1</b> <i>O. cuniculus</i>	n	3	3	1	1	-	-	-	-	-
	m	3,26	3,04	1,72	3,21	-	-	-	-	-
	s	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	min	3,21	2,88	-	-	-	-	-	-	-
	max	3,30	3,19	-	-	-	-	-	-	-
<b>Benisants</b> <i>O. cuniculus</i>	n	8	8	-	-	-	-	-	1	1
	m	3,20	3,03	-	-	-	-	-	8,26	5,11
	s	0,18	0,08	-	-	-	-	-	-	-
	min	3,02	2,94	-	-	-	-	-	-	-
	max	3,52	3,18	-	-	-	-	-	-	-
<b>L'Escaie</b> (ensemble 3) <i>O. cuniculus</i>	n	11	11	2	2	4	3	1	5	5
	m	3,24	3,12	-	-	18,25	15,57	13,76	8,43	5,30
	s	0,31	0,29	-	-	2,01	-	-	0,29	0,23
	min	2,69	2,65	1,65	3,3	16,16	14,52	-	8,14	4,95
	max	3,63	3,61	1,73	3,37	19,98	16,11	-	8,83	5,59
<b>Caune de l'Arago</b> (couches K à Q) <i>O. cuniculus</i>	n	19	19	8	8	1	2	1	2	3
	m	3,17	2,97	1,58	3,29	16,81	-	14,63	-	5,17
	s	0,22	0,25	0,06	0,20	-	-	-	-	-
	min	2,70	2,60	1,52	2,96	-	14,90	-	7,60	4,48
	max	3,52	3,75	1,67	3,57	-	15,15	-	8,19	5,99
<b>Caune de l'Arago</b> (couches H à J) <i>O. cuniculus</i>	n	15	15	4	4	1	0	0	2	1
	m	3,19	3,12	1,55	3,19	17,10	-	-	-	4,90
	s	0,14	0,16	0,05	0,13	-	-	-	-	-
	min	2,87	2,79	1,51	3,04	-	-	-	8,04	-
	max	3,49	3,34	1,61	3,32	-	-	-	8,58	-
<b>Caune de l'Arago</b> (couches D à G) <i>O. cuniculus</i>	n	83	83	13	13	10	14	7	37	34
	m	3,25	3,13	1,606	3,33	17,92	14,78	14,58	8,05	5,19
	s	0,16	0,18	0,117	0,170	0,80	0,40	0,31	0,44	0,33
	min	2,91	2,81	1,48	3,1	16,51	14,07	14,13	7,30	4,48
	max	3,64	3,86	1,9	3,66	18,67	15,77	15,02	9,11	6,10
<b>Caune de l'Arago</b> (couches D à G) <i>L. timidus</i>	n	4	4	-	-	-	-	-	-	-
	m	4,133	3,595	-	-	-	-	-	-	-
	s	0,105	0,145	-	-	-	-	-	-	-
	min	4,01	3,43	-	-	-	-	-	-	-
	max	4,22	3,78	-	-	-	-	-	-	-
<b>Camp de Peyre</b> (ensemble moyen) <i>L. timidus</i>	n	3	3	2	2	3	-	-	2	3
	m	3,90	3,47	-	-	20,99	-	-	-	7,99
	s	0,24	0,02	-	-	1,33	-	-	-	-
	min	3,64	3,45	2,06	4,25	20,08	-	-	11,25	7,82
	max	4,12	3,48	2,13	4,42	22,52	-	-	12,59	8,18

Humérus		Os coxal		Fémur		Tibia			Calcaneus	
DTd	L troc	DAP	DT	DTp	DTd	DTp	DTd	DAPd	L tot	Larg
3	3	4	3	2	2	3	3	3	3	3
9,40	4,44	8,30	7,72	-	-	14,77	12,06	6,59	23,68	9,50
0,63	0,43	0,57	0,55	-	-	-	-	-	-	-
8,67	3,96	7,67	7,11	15,48	13,83	14,50	11,63	6,26	22,49	9,18
9,76	4,78	8,91	8,19	15,64	13,95	15,12	12,80	6,94	24,62	9,79
-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-
-	-	8,58	7,78	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5	5	5	4	1	6	-	7	7	4	2
9,39	4,24	8,52	7,76	17,97	14,83	-	11,81	6,49	24,41	-
0,46	0,26	0,45	0,61	-	0,78	-	1,25	0,67	1,13	-
8,76	3,96	8,22	7,33	-	13,75	-	10,00	5,65	22,87	9,31
9,87	4,66	9,26	8,67	-	15,71	-	13,76	7,46	25,60	9,57
8	8	10	10	8	4	4	7	7	7	7
9,84	4,49	8,89	7,97	16,94	14,83	16,41	12,64	6,93	25,87	10,14
0,38	0,27	0,25	0,20	0,57	0,96	0,56	0,52	0,38	0,54	0,20
8,98	4,14	8,45	7,77	15,84	13,80	15,58	12,17	6,41	25,23	9,84
10,27	5,00	9,10	8,31	17,53	16,11	16,80	13,52	7,43	26,85	10,44
3	3	1	1	-	1	-	1	1	6	5
9,19	4,19	8,15	7,66	-	14,35	-	11,84	6,5	23,87	10,14
-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,42	0,92
9,14	4,17	-	-	-	-	-	-	-	22,10	8,80
9,25	4,21	-	-	-	-	-	-	-	25,42	11,20
3	3	4	4	1	3	2	1	1	2	2
9,06	4,38	8,35	7,57	16,5	14,61	-	11,9	6,47	-	-
-	-	0,36	0,28	-	-	-	-	-	-	-
8,61	4,18	7,82	7,20	-	14,02	15,32	-	-	24,47	9,72
9,53	4,68	8,63	7,84	-	15,53	17,08	-	-	25,75	9,91
38	37	18	15,00	1	7	4	20	19	27	27
9,27	4,33	8,44	7,62	16,7	14,61	14,95	11,86	6,52	24,48	9,80
0,45	0,26	0,34	0,33	-	0,53	1,03	0,51	0,36	1,08	0,48
8,22	3,89	7,94	7,14	-	14,02	13,50	11,06	5,88	22,80	8,71
10,40	5,00	9,07	8,22	-	15,53	15,79	13,00	7,43	27,01	10,64
-	-	-	-	-	-	-	2	2	1	1
-	-	-	-	-	-	-	-	-	30,83	11,88
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	15	8,77	-	-
-	-	-	-	-	-	-	15,86	8,78	-	-
8	8	7	5	2	3	6	9	8	9	11
11,94	5,56	11,61	10,43	-	18,7	19,62	14,98	9,10	33,49	12,67
0,71	0,34	0,45	0,35	-	-	0,41	0,61	0,46	0,60	0,74
11,19	5,18	10,96	10,16	25,53	17,93	19,03	14,12	8,50	32,49	11,07
13,10	6,00	12,25	10,96	25,68	19,15	20,23	15,99	9,85	34,57	13,34

## Annexe 3 : Données ostéométriques

Site		p3		P2		Mandibule			Scapula	
Taxon		DMD	DVL	DMD	DVL	DI	SDI	HM	DCG	DAP
<b>Camp de Peyre</b> <i>O. cuniculus</i>	n	13	13	-	-	2	1	1	-	-
	m	3,18	3,06	-	-	-	14,99	14,43	-	-
	s	0,19	0,17	-	-	-	-	-	-	-
	min	2,87	2,70	-	-	15,38	-	-	-	-
	max	3,50	3,32	-	-	16,48	-	-	-	-
<b>Galeria Pesada</b> (couche J) <i>O. cuniculus</i>	n	20	20	4	4	4	-	-	19	16
	m	2,985	2,816	1,57	3,22	15,74	-	-	7,49	4,58
	s	0,141	0,104	0,10	0,32	1,91	-	-	0,36	0,45
	min	2,660	2,600	1,44	2,85	12,94	-	-	6,90	3,87
	max	3,250	3,020	1,66	3,50	17,15	-	-	8,43	5,70
<b>Galeria Pesada</b> (couche C) <i>O. cuniculus</i>	n	10	10	1	1	7	-	-	11	10
	m	3,08	2,98	1,65	3,27	17,21	-	-	7,45	4,54
	s	0,12	0,35	-	-	0,89	-	-	0,34	0,29
	min	2,88	2,70	-	-	16,39	-	-	6,65	4,00
	max	3,23	3,94	-	-	18,48	-	-	8,28	5,08
<b>Sant Llorenç</b> <i>O. cuniculus</i>	n	10	10	-	-	3	4	2	4	6
	m	3,07	2,94	-	-	17,44	13,85	-	7,51	4,61
	s	0,16	0,17	-	-	-	0,91	-	0,28	0,35
	min	2,83	2,75	-	-	16,63	12,56	13,38	7,18	4,25
	max	3,26	3,28	-	-	17,93	15,12	14,31	7,84	5,01
<b>Terra Amata</b> <i>O. cuniculus</i>	n	20	20	5	5	4	1	-	13	13
	m	3,40	3,23	1,65	3,31	18,52	16,00	-	8,33	5,23
	s	0,16	0,17	0,06	0,15	0,62	-	-	0,34	0,34
	min	3,03	2,78	1,57	3,16	17,76	-	-	7,90	4,42
	max	3,66	3,53	1,71	3,54	19,23	-	-	9,11	5,64
<b>Lunel-Viel I</b> (couches 6 à 9) <i>O. cuniculus</i>	n	77	77	11	11	41	37	34	13	13
	m	3,21	3,07	1,63	3,15	16,28	14,89	14,75	7,30	4,54
	s	0,23	0,22	0,14	0,23	1,01	0,74	0,62	0,28	0,28
	min	2,59	2,49	1,40	2,76	14,23	13,35	13,61	6,65	4,13
	max	3,80	3,55	1,88	3,44	18,37	16,84	15,91	7,71	4,88
<b>Igue des Rameaux</b> (secteur aval) <i>O. cuniculus</i>	n	32	32	-	-	33	27	25	22	21
	m	3,15	3,02	-	-	17,90	14,63	15,12	8,23	5,35
	s	0,13	0,15	-	-	0,92	0,43	0,53	0,37	0,28
	min	2,85	2,55	-	-	15,96	13,90	13,62	7,75	4,52
	max	3,50	3,27	-	-	19,80	15,41	15,92	8,92	5,75
<b>Igue des Rameaux</b> (secteur amont) <i>O. cuniculus</i>	n	30	30	-	-	15	14	13	17	15
	m	3,23	3,12	-	-	17,83	14,69	15,35	8,34	5,27
	s	0,21	0,19	-	-	1,06	0,75	0,71	0,31	0,25
	min	2,96	2,75	-	-	15,52	13,21	13,84	7,60	4,90
	max	3,90	3,69	-	-	19,05	16,16	16,20	8,81	5,71
<b>Igue des Rameaux</b> (secteur aval) <i>L. granatensis /</i> <i>L. timidus</i>	n	7	7	-	-	4	3	2	6	7
	m	3,99	3,43	-	-	22,09	18,57	-	12,00	7,50
	s	0,34	0,23	-	-	1,45	-	-	0,70	0,65
	min	3,35	2,92	-	-	20,80	18,39	17,21	11,29	6,97
	max	4,46	3,60	-	-	23,65	18,91	17,49	12,92	8,42

Humérus		Os coxal		Fémur		Tibia			Calcaneus	
DTd	L troc	DAP	DT	DTp	DTd	DTp	DTd	DAPd	L tot	Larg
1	1	-	-	-	-	1	-	-	-	1
10,58	5,05	-	-	-	-	17,09	-	-	-	10,71
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
20	19	16	14	4	13	6	21	23	26	22
8,60	3,98	7,97	7,29	15,53	13,97	14,77	11,59	6,25	22,60	9,12
0,46	0,24	0,25	0,21	0,69	0,68	0,53	0,38	0,26	0,67	0,40
7,70	3,62	7,49	7,00	14,80	12,96	14,33	10,72	5,65	21,24	8,27
9,50	4,57	8,31	7,83	16,45	15,31	15,69	12,24	6,89	23,57	9,95
11	9	16	13	4	11	5	22	21	17	16
8,42	4,07	8,14	7,32	15,42	13,83	14,92	11,55	6,30	23,07	9,26
0,29	0,23	0,24	0,30	0,37	0,54	0,34	0,50	0,25	0,44	0,28
7,89	3,75	7,68	6,84	15,04	12,81	14,52	10,78	5,64	22,36	8,89
9,03	4,41	8,48	7,92	15,75	14,54	15,40	12,46	6,61	24,00	9,90
18	18	13	11	2	3	2	6	5	9	7
8,96	4,27	8,39	7,56	-	14,14	-	11,75	6,52	24,31	9,46
0,50	0,24	0,23	0,26	-	-	-	0,75	0,40	1,14	0,47
8,25	3,82	8,01	7,18	16,69	13,89	15,01	10,86	5,94	22,38	8,84
10,35	4,78	8,72	8,15	17,08	14,39	15,26	12,83	7,05	25,57	10,28
12	12	2	1	-	-	7	7	8	12	10
9,81	4,73	-	8,51	-	-	16,02	12,73	7,25	25,42	10,01
0,46	0,26	-	-	-	-	0,66	0,49	0,19	1,25	0,36
9,17	4,39	8,95	-	-	-	15,10	12,10	6,83	22,90	9,40
10,65	5,09	9,3	-	-	-	16,97	13,39	7,48	27,13	10,44
32	32	49	49	12	9	13	63	63	39	39
8,70	4,08	8,16	7,58	14,86	13,36	14,61	11,72	6,29	22,58	9,18
0,40	0,24	0,35	0,31	0,59	0,47	0,59	0,49	0,28	0,90	0,39
7,74	3,64	7,16	6,95	13,86	12,83	13,69	10,50	5,85	20,98	8,29
9,40	4,66	9,00	8,33	15,60	14,40	15,40	13,37	7,32	25,80	10,30
48	48	40	38	40	46	33	44	47	27	32
9,56	4,45	8,63	7,91	16,56	15,15	15,69	12,28	6,78	24,99	9,93
0,37	0,21	0,42	0,37	0,80	0,55	0,74	0,71	0,29	0,86	0,49
8,65	4,10	8,01	7,01	14,90	13,75	14,32	11,10	6,04	23,62	8,96
10,40	4,95	9,91	8,68	18,61	16,62	17,46	13,61	7,38	26,70	10,70
23	23	22	23	5	10	21	29	30	7	7
9,59	4,44	8,54	7,83	16,72	15,00	15,69	12,19	6,77	25,06	9,63
0,33	0,19	0,37	0,30	0,68	0,33	0,79	0,69	0,34	0,45	0,45
8,98	4,21	7,77	7,15	15,55	14,51	14,15	11,15	6,10	24,60	9,20
10,26	4,94	9,23	8,25	17,34	15,45	16,85	13,51	7,50	25,66	10,27
9	9	4	4	2	3	2	4	4	7	8
12,45	5,76	11,86	10,87	-	20,9	-	15,86	10,07	34,69	13,01
0,58	0,25	0,37	0,40	-	-	-	0,57	0,23	0,60	0,30
11,55	5,49	11,30	10,32	23,5	20,6	20,32	15,43	9,75	32,49	12,53
13,22	6,24	12,07	11,18	26,84	21,05	21,09	16,70	10,24	34,57	13,45



Site		p3		P2		Mandibule			Scapula	
Taxon		DMD	DVL	DMD	DVL	DI	SDI	HM	DCG	DAP
<b>Igue des Rameaux</b> (secteur amont) <i>L. granatensis</i> / <i>L. timidus</i>	n	11	11	-	-	8	7	8	13	14
	m	4,05	3,54	-	-	21,835	18,557	16,771	11,36	7,35
	s	0,30	0,36	-	-	1,083	0,612	0,935	0,73	0,40
	min	3,23	2,63	-	-	19,52	17,26	15,59	10,25	6,54
	max	4,37	3,95	-	-	23,1	19,02	17,75	12,50	7,83
<b>Orgnac III</b> (couche 6) <i>O. cuniculus</i>	n	136	136	20	20	13	18	10	114	104
	m	3,38	3,21	1,65	3,39	18,60	15,34	15,22	8,32	5,30
	s	0,19	0,19	0,10	0,17	0,58	0,71	0,45	0,45	0,34
	min	2,90	2,82	1,51	3,10	17,68	14,50	14,40	7,25	4,56
	max	3,95	3,93	1,85	3,68	19,70	17,01	16,09	9,68	6,48
<b>Vaufrey</b> (couche VIII) <i>O. cuniculus</i>	n	19	19	4	4	3	2	1	5	5
	m	3,09	2,93	1,70	3,18	15,84	-	12,16	8,45	5,17
	s	0,17	0,20	0,10	0,15	-	-	-	0,27	0,48
	min	2,79	2,51	1,62	3,00	15,24	12,77	-	8,17	4,60
	max	3,45	3,32	1,84	3,36	16,30	14,15	-	8,85	5,90
<b>Vaufrey</b> (couche VIII) <i>L. timidus</i>	n	1	1	-	-	-	-	-	-	-
	m	4,18	3,45	-	-	-	-	-	-	-
	s	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	min	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	max	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Baume Bonne</b> (ensemble III) <i>O. cuniculus</i>	n	30	30	15	15	14	11	9	22	21
	m	3,32	3,16	1,645	3,327	17,38	14,78	14,67	8,18	5,18
	s	0,18	0,19	0,137	0,331	1,29	0,73	0,99	0,47	0,32
	min	2,90	2,81	1,46	2,65	14,81	13,79	12,84	7,40	4,59
	max	3,70	3,55	1,96	4,1	19,40	16,00	15,70	9,27	5,90
<b>Baume Bonne</b> (ensemble III) <i>L. timidus</i>	n	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	m	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	s	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	min	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	max	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Grotte Capi</b> <i>L. timidus</i>	n	2	2	-	-	1	2	2	2	2
	m	-	-	-	-	21,81	-	-	-	-
	s	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	min	3,90	3,17	-	-	-	17,50	16,24	10,70	7,02
	max	3,92	3,79	-	-	-	19,47	16,28	11,60	7,06
Grotte Capi <i>O. cuniculus</i>	n	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	m	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	s	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	min	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	max	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Aubais</b> <i>O. cuniculus</i>	n	3	3	-	-	-	-	-	-	-
	m	3,31	3,26	-	-	-	-	-	-	-
	s	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	min	3,29	3,17	-	-	-	-	-	-	-
	max	3,35	3,31	-	-	-	-	-	-	-

Humérus		Os coxal		Fémur		Tibia			Calcaneus	
DTd	L troc	DAP	DT	DTp	DTd	DTp	DTd	DAPd	L tot	Larg
15	15	5	5	2	8	8	11	12	13	16
12,12	5,63	11,12	10,35	-	19,37	19,47	15,88	9,30	33,75	13,02
0,42	0,18	0,28	0,14	-	0,54	0,64	0,50	0,33	1,10	0,22
11,15	5,27	10,78	10,10	23,15	18,38	18,60	14,97	8,90	31,95	12,66
12,84	5,89	11,45	10,45	23,6	20,26	20,20	16,70	9,90	35,30	13,36
116	114	25	19	-	14	1	31	32	39	36
10,07	4,72	8,99	8,21	-	15,37	15,25	12,84	6,95	25,56	10,31
0,43	0,26	0,37	0,38	-	0,86	-	0,72	0,32	1,43	0,53
9,05	4,20	8,14	7,40	-	13,50	-	11,00	6,31	22,00	9,02
11,32	5,42	9,65	9,00	-	16,82	-	14,01	7,54	27,95	11,49
14	14	4	5	-	-	1	7	7	5	10
9,08	4,15	8,34	7,81	-	-	16,09	12,54	6,60	24,93	9,86
0,36	0,16	0,18	0,15	-	-	-	0,61	0,40	0,72	0,66
8,50	3,90	8,11	7,60	-	-	-	11,70	6,02	24,17	8,94
9,56	4,37	8,50	7,99	-	-	-	13,55	7,30	26,08	10,74
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
25	25	12	13	6	11	6	16	16	17	16
9,67	4,46	8,43	7,76	15,83	14,67	14,83	12,46	6,71	24,62	9,71
0,51	0,28	0,53	0,45	0,89	0,87	1,53	1,03	0,65	1,13	0,55
8,72	3,90	7,46	6,91	14,35	13,02	12,96	10,91	5,81	22,91	9,12
10,62	5,09	9,10	8,39	16,65	15,69	17,15	14,20	8,12	26,95	10,98
-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
-	-	-	-	-	-	-	-	-	33,35	12,34
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3	3	2	2	2	2	-	3	2	-	-
11,57	5,58	-	-	-	-	-	14,23	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
11,52	5,46	10,60	9,43	22,4	17,65	-	13,80	8,04	-	-
11,60	5,70	11,05	10,00	23,45	18,55	-	14,68	8,33	-	-
-	-	1	1	-	1	1	1	1	-	-
-	-	7,31	6,89	-	11,85	11,95	10,65	5,81	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
8	9	4	4	-	-	1	22	28	17	14
9,32	4,18	9,05	8,24	-	-	15,57	12,26	6,65	24,64	9,84
0,25	0,10	0,44	0,43	-	-	-	0,31	0,21	0,96	0,30
9,01	4,05	8,78	7,98	-	-	-	11,75	6,30	23,42	9,31
9,70	4,38	9,71	8,88	-	-	-	13,15	7,10	26,70	10,40

Site		p3		P2		Mandibule			Scapula	
Taxon		DMD	DVL	DMD	DVL	DI	SDI	HM	DCG	DAP
<b>Aubais</b> <i>L. timidus</i>	n	1	1	1	1	1	-	-	1	1
	m	4,14	3,24	2,11	4,44	21,47	-	-	11,15	7,78
	s	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	min	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	max	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Lazaret</b> (locus 8) <i>O. cuniculus</i>	n	69	69	7	7	62	43	38	94	92
	m	3,27	3,05	1,53	3,19	17,53	15,12	14,95	8,14	5,19
	s	0,16	0,17	0,07	0,09	0,63	0,69	0,58	0,31	0,45
	min	2,73	2,52	1,45	3,08	16,31	13,60	13,74	7,55	4,22
	max	3,59	3,46	1,62	3,35	18,90	17,70	15,90	9,00	7,78
<b>Lazaret</b> (UA 25) <i>O. cuniculus</i>	n	39	39	7	7	23	19	15	-	-
	m	3,32	3,13	1,67	3,38	18,15	14,97	14,98	-	-
	s	0,12	0,15	0,06	0,25	0,73	0,62	0,67	-	-
	min	3,00	2,80	1,58	3,12	16,45	13,76	13,93	-	-
	max	3,59	3,58	1,77	3,79	19,23	16,46	16,26	-	-
<b>Coudoulous 1</b> (couches 6-7) <i>O. cuniculus</i>	n	65	65	33	33	6	3	4	54	45
	m	3,19	3,06	1,60	3,25	18,05	14,74	15,09	8,34	5,21
	s	0,19	0,22	0,10	0,17	0,80	-	0,85	0,46	0,31
	min	2,69	2,65	1,36	2,98	17,09	14,35	13,94	7,28	4,50
	max	3,62	3,98	1,79	3,58	19,39	14,96	15,95	9,82	5,91
<b>Coudoulous 1</b> (couches 6-7) <i>L. timidus</i>	n	5	5	1	1	2	1	1	2	1
	m	3,91	3,51	2,01	3,81	-	16,85	15,28	-	6,64
	s	0,40	0,31	-	-	-	-	-	-	-
	min	3,29	3,00	-	-	21,02	-	-	10,42	-
	max	4,26	3,74	-	-	21,13	-	-	11,99	-
<b>Grotte des Cèdres</b> (couches I à III) <i>O. cuniculus</i>	n	11	11	-	-	3	-	-	2	2
	m	3,09	2,69	-	-	16,58	-	-	-	-
	s	0,07	0,88	-	-	-	-	-	-	-
	min	2,98	0,05	-	-	16,10	-	-	7,69	5,15
	max	3,17	3,16	-	-	17,24	-	-	8,65	5,37
<b>Pech-de-l'Azé II</b> (couches 6/7) <i>O. cuniculus</i>	n	9	9	1	1	4	3	2	15	14
	m	3,40	3,20	1,71	3,59	18,99	16,15	-	8,63	5,47
	s	0,19	0,20	-	-	0,71	-	-	0,58	0,38
	min	3,11	2,97	-	-	18,17	15,63	15,9	7,74	4,77
	max	3,72	3,56	-	-	19,91	16,66	17,78	10,04	6,10
<b>Combe-Grenal</b> (couches 52-59) <i>O. cuniculus</i>	n	10	10	5	5	-	-	-	10	10
	m	3,64	3,58	1,79	3,52	-	-	-	8,28	5,16
	s	0,18	0,27	0,07	0,23	-	-	-	0,45	0,31
	min	2,52	0,05	1,72	3,22	-	-	-	7,65	4,65
	max	3,85	3,97	1,91	3,80	-	-	-	8,89	5,72
<b>Gavaudun</b> <i>O. cuniculus</i>	n	44	44	3	3	29	24	20	20	22
	m	3,31	3,12	1,677	3,35	17,64	15,27	15,77	8,31	5,30
	s	0,19	0,19	-	-	1,00	0,69	0,67	0,44	0,35
	min	2,88	2,71	1,59	3,18	15,90	13,72	14,31	7,44	4,55
	max	3,64	3,58	1,77	3,49	19,39	16,41	16,94	9,00	5,94

Humérus		Os coxal		Fémur		Tibia			Calcaneus	
DTd	L troc	DAP	DT	DTp	DTd	DTp	DTd	DAPd	L tot	Larg
1	1	-	-	-	-	1	-	1	1	1
13,25	6,05	-	-	-	-	21,08	-	8,67	32,6	13,65
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
58	57	100	87	18	29	22	32	30	58	50
9,79	4,48	8,56	7,96	16,81	15,52	16,07	12,73	6,92	24,88	10,02
0,34	0,19	0,26	0,25	0,57	0,58	0,42	0,44	0,27	0,67	0,41
8,73	4,04	7,81	7,24	15,78	14,04	15,30	11,89	6,40	23,55	8,27
10,64	4,91	9,10	8,57	17,60	16,66	16,73	13,97	7,51	26,73	10,80
95	90	60	53	21	33	19	65	64	34	28
9,83	4,56	8,84	8,02	16,85	15,54	16,31	12,79	7,03	25,23	10,12
0,31	0,17	0,26	0,23	0,58	0,44	0,70	0,53	0,34	0,75	0,36
8,85	4,21	8,31	7,34	15,92	14,97	15,15	11,70	6,21	23,93	9,54
10,76	4,92	9,34	8,52	18,25	16,67	17,69	13,93	7,80	27,55	11,13
44	45	7	7	3	1	1	10	10	12	15
9,54	4,47	8,36	7,72	16,00	12,99	15,17	12,51	6,79	24,24	9,65
0,57	0,26	0,15	0,22	-	-	-	0,81	0,48	1,49	0,66
8,45	4,03	8,21	7,46	14,45	-	-	11,33	6,10	19,60	7,76
10,60	5,13	8,67	8,10	17,84	-	-	14,20	7,58	28,24	12,08
2	2	2	2	3	3	-	1	1	4	5
-	-	-	-	24,15	-	-	14,40	9,03	32,46	12,02
-	-	-	-	-	-	-	-	-	3,72	0,91
11,90	5,55	11,38	10,24	23,75	-	-	-	-	27,00	11,07
12,50	6,11	11,85	10,77	24,50	-	-	-	-	35,35	13,17
3	3	19	17	1	2	3	30	31	41	41
9,40	4,32	8,76	8,08	19,16	-	16,11	12,74	7,06	26,08	10,38
-	-	0,35	0,29	-	-	1,22	0,54	0,32	1,10	0,57
9,10	4,10	7,69	7,15	-	15,95	14,82	11,54	6,44	23,37	9,25
9,60	4,50	9,22	8,40	-	16,12	17,25	13,69	7,67	28,24	11,43
22	22	11	10	6	6	2	7	7	27	29
9,83	4,56	9,18	8,14	17,19	15,64	-	12,92	7,05	26,27	10,26
0,42	0,25	0,73	0,59	0,45	1,11	-	0,72	0,34	0,96	0,51
9,07	4,11	7,82	7,04	16,65	14,08	15,75	12,07	6,45	24,30	8,88
10,78	5,07	10,09	9,15	17,88	17,44	16,8	14,10	7,54	27,89	11,00
14	14	6	7	3	4	2	15	16	21	27
9,70	4,65	9,00	8,30	16,73	15,58	-	12,74	7,04	25,23	10,01
0,41	0,19	0,27	0,23	0,97	0,53	-	0,44	0,18	1,18	0,48
8,85	4,36	8,75	8,02	15,77	14,79	15,3	11,90	6,73	22,70	8,86
10,44	5,00	9,35	8,64	17,70	15,93	16,02	13,47	7,35	27,29	11,01
37	35	15	13	2	8	6	14	14	22	21
9,80	4,72	8,88	8,18	-	15,92	16,06	13,06	7,01	25,29	10,33
0,38	0,24	0,27	0,22	-	0,45	0,52	0,64	0,36	0,87	0,28
9,20	4,27	8,38	7,83	16,67	15,04	15,36	12,23	6,48	23,13	9,79
10,76	5,25	9,32	8,57	18,33	16,53	16,86	14,44	7,59	26,82	10,80

Site		p3		P2		Mandibule			Scapula	
Taxon		DMD	DVL	DMD	DVL	DI	SDI	HM	DCG	DAP
<b>Gavaudun</b> <i>L. timidus</i>	n	22	22	2	2	6	7	6	4	4
	m	4,24	3,55	-	-	22,79	19,12	18,00	11,97	7,79
	s	0,20	0,21	-	-	0,82	0,79	0,60	0,35	0,28
	min	3,62	3,22	2,19	4,08	21,69	18,38	17,42	11,63	7,62
	max	4,59	3,95	2,28	4,39	23,87	20,66	18,94	12,34	8,21
<b>Rigabe</b> (couches F/G) <i>O. cuniculus</i>	n	22	22	-	-	12	11	4	42	38
	m	3,29	3,04	-	-	18,58	15,90	15,71	8,36	5,14
	s	0,11	0,16	-	-	0,85	0,64	0,93	0,36	0,31
	min	3,15	2,76	-	-	17,21	14,58	14,67	7,65	4,49
	max	3,52	3,26	-	-	19,75	16,97	16,90	9,52	5,82
<b>Barasses II</b> (US6) <i>L. timidus</i>	n	-	-	-	-	-	-	-	1	1
	m	-	-	-	-	-	-	-	13,4	8,37
	s	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	min	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	max	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Barasses II</b> (US6) <i>O. cuniculus</i>	n	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	m	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	s	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	min	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	max	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Moula-Guercy</b> (couche XV) <i>L. timidus</i>	n	-	-	1	1	-	-	-	-	-
	m	-	-	2,03	4,16	-	-	-	-	-
	s	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	min	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	max	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Moula-Guercy</b> (couche XV) <i>O. cuniculus</i>	n	1	1	-	-	-	-	-	-	-
	m	3,19	2,77	-	-	-	-	-	-	-
	s	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	min	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	max	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Ramandils</b> (ensembles III-IV) <i>O. cuniculus</i>	n	17	17	-	-	4	4	2	21	20
	m	3,27	2,99	-	-	17,23	14,90	-	7,98	4,83
	s	0,14	0,16	-	-	0,21	0,54	-	0,49	0,30
	min	2,95	2,74	-	-	17,01	14,44	14,87	7,00	4,25
	max	3,50	3,23	-	-	17,52	15,56	15,00	8,81	5,51
<b>Ramandils</b> (ensembles I-II) <i>O. cuniculus</i>	n	51	51	7	7	1	2	1	14	12
	m	3,37	3,06	1,71	3,42	17,77	-	15,43	8,07	4,82
	s	0,17	0,16	0,06	0,21	-	-	-	0,48	0,34
	min	2,98	2,70	1,59	3,09	-	14,92	-	7,20	4,21
	max	3,71	3,36	1,78	3,68	-	15,15	-	8,65	5,34
<b>Rinoceront</b> (unité 1) <i>O. cuniculus</i>	n	33	33	4	4	14	17	14	2	3
	m	3,36	3,10	1,74	3,33	17,86	14,84	15,23	-	5,12
	s	0,17	0,21	0,10	0,15	1,26	0,62	0,67	-	-
	min	3,02	2,45	1,62	3,12	15,58	13,58	14,11	7,13	4,75
	max	3,75	3,36	1,85	3,44	20,48	15,87	16,54	7,68	5,32



Humérus		Os coxal		Fémur		Tibia			Calcaneus	
DTd	L troc	DAP	DT	DTp	DTd	DTp	DTd	DAPd	L tot	Larg
2	2	2	2	1	2	2	2	2	5	5
-	-	-	-	23,66	-	-	-	-	34,69	13,18
-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,90	0,21
12,49	6,11	11,13	10,63	-	20,36	20,67	15,3	9,44	33,95	12,90
13,01	6,47	11,7	10,91	-	20,64	20,69	16,35	10,03	35,93	13,43
16	15	14	10	1	-	2	4	4	17	18
9,78	4,45	9,02	8,02	17,74	-	-	13,26	7,43	25,25	9,98
0,45	0,20	0,51	0,38	-	-	-	0,73	0,47	1,01	0,49
9,10	4,18	8,16	7,25	-	-	15,34	12,30	6,95	23,27	8,96
10,41	4,81	10,06	8,63	-	-	16,96	13,86	7,95	27,23	11,16
1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
13,86	6,06	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
9,7	4,32	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	2
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	35,09	13,23
-	-	-	-	-	-	-	-	-	35,55	13,36
-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
-	-	-	-	-	-	-	-	-	23,88	9,37
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
25	24	24	23	-	4	2	1	1	36	30
9,33	4,41	8,41	7,80	-	15,48	-	11,34	6,53	24,02	9,69
0,32	0,20	0,29	0,27	-	0,69	-	-	-	0,82	0,38
8,85	4,01	8,02	7,25	-	14,53	15,2	-	-	22,00	9,04
10,12	4,71	8,89	8,34	-	16,14	15,66	-	-	25,37	10,45
8	8	8	7	1	5	-	17	14	48	39
9,49	4,48	8,28	7,64	16,61	14,88	-	11,80	6,60	24,15	9,54
0,46	0,24	0,20	0,23	-	0,50	-	0,64	0,40	0,79	0,39
8,99	4,13	8,00	7,22	-	14,34	-	11,00	5,80	22,56	8,60
10,30	4,70	8,63	7,90	-	15,47	-	13,23	7,10	26,02	10,52
9	5	56	44	10	17	13	27	25	28	20
9,07	4,29	8,64	7,98	16,47	14,96	15,90	12,11	6,82	24,35	9,47
0,51	0,26	0,28	0,29	0,58	0,67	0,66	0,48	0,32	0,86	0,42
7,40	3,50	8,14	7,37	15,52	13,33	14,64	11,23	6,20	21,90	8,42
10,65	5,21	9,21	8,69	17,05	16,14	16,99	13,00	7,40	25,52	10,16

## Annexe 3 : Données ostéométriques

Site		p3		P2		Mandibule			Scapula	
Taxon		DMD	DVL	DMD	DVL	DI	SDI	HM	DCG	DAP
<b>Les Canalettes</b> (couche 4) <i>O. cuniculus</i>	n	65	65	5	5	46	21	23	59	59
	m	3,20	3,02	1,61	3,24	17,39	15,27	15,08	7,95	4,99
	s	0,18	0,19	0,10	0,21	0,95	0,48	0,64	0,38	0,27
	min	2,77	2,45	1,48	2,88	15,41	14,21	13,99	7,12	4,35
	max	3,60	3,57	1,75	3,43	20,00	16,12	16,12	8,97	5,66
<b>Les Canalettes</b> (couche 4) <i>L. timidus</i>	n	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	m	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	s	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	min	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	max	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Furninha</b> <i>O. cuniculus</i>	n	112	112	1	1	75	95	73	27	25
	m	3,17	2,95	1,65	3,00	17,47	14,22	14,52	7,46	4,52
	s	0,14	0,14	-	-	0,75	0,48	0,57	0,47	0,29
	min	2,84	2,65	-	-	14,38	13,21	13,25	6,63	4,04
	max	3,60	3,34	-	-	18,88	15,20	15,56	8,31	5,16
<b>Pié Lombard</b> (complexe moustérien) <i>O. cuniculus</i>	n	105	105	38	38	31	30	22	259	194
	m	3,38	3,22	1,71	3,49	17,93	15,60	15,83	8,47	5,35
	s	0,14	0,14	0,08	0,16	0,88	0,64	0,59	0,44	0,34
	min	3,05	2,81	1,53	3,15	15,63	14,17	14,50	7,50	4,41
	max	3,72	3,56	1,90	3,85	19,26	16,96	16,94	9,80	6,20
<b>Cova Negra</b> (couche IX) <i>O. cuniculus</i>	n	4	4	-	-	4	2	-	4	3
	m	3,02	2,82	-	-	18,28	-	-	7,85	4,52
	s	0,10	0,17	-	-	1,18	-	-	0,27	-
	min	2,89	2,68	-	-	17,05	14,28	-	7,59	4,07
	max	3,12	3,04	-	-	19,88	14,67	-	8,23	4,82
<b>La Combette</b> (unité inférieur) <i>O. cuniculus</i>	n	34	34	15	15	6	7	3	21	19
	m	3,30	3,09	1,62	3,24	18,65	15,46	15,44	8,20	5,03
	s	0,16	0,20	0,13	0,24	0,53	0,53	-	0,42	0,49
	min	3,00	2,66	1,26	2,46	17,98	14,69	15,27	7,29	4,28
	max	3,69	3,45	1,96	4,10	19,26	16,04	15,55	8,78	5,93
<b>San Antón</b> <i>O. cuniculus</i>	n	4	4	-	-	1	4	2	4	4
	m	3,12	2,97	-	-	17,43	14,75	-	7,63	4,83
	s	0,19	0,07	-	-	-	0,23	-	0,45	0,25
	min	2,95	2,91	-	-	-	14,51	14,58	7,10	4,47
	max	3,30	3,07	-	-	-	15,00	15,80	8,21	5,06
<b>Grotte Tournal</b> (couche D) <i>O. cuniculus</i>	n	7	7	-	-	3	2	2	8	8
	m	3,03	2,74	-	-	16,42	-	-	7,53	4,74
	s	0,18	0,16	-	-	-	-	-	0,38	0,45
	min	2,83	2,51	-	-	15,13	13,7	14,24	6,90	4,21
	max	3,26	2,98	-	-	17,47	14,27	14,31	8,48	6,16
<b>Grotte Tournal</b> (couche H) <i>O. cuniculus</i>	n	23	23	2	2	17	11	7	19	20
	m	3,08	2,84	-	-	16,36	13,38	13,91	7,63	4,82
	s	0,15	0,14	-	-	0,75	0,56	0,47	0,37	0,38
	min	2,76	2,54	1,54	2,85	15,13	12,26	13,34	6,90	4,21
	max	3,42	3,09	1,55	2,98	17,79	14,17	14,41	8,48	6,16

Humérus		Os coxal		Fémur		Tibia			Calcaneus	
DTd	L troc	DAP	DT	DTp	DTd	DTp	DTd	DAPd	L tot	Larg
21	21	23	23	1	-	4	8	8	18	24
9,06	4,35	8,29	7,50	15,6	-	15,42	12,16	6,75	24,35	9,64
0,46	0,19	0,42	0,56	-	-	0,43	0,85	0,40	0,81	0,50
8,40	4,04	7,64	6,07	-	-	14,85	11,10	6,22	22,94	8,66
9,89	4,80	9,18	8,30	-	-	15,89	13,44	7,41	25,51	10,64
2	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
11,92	6,02	-	-	-	-	-	-	-	-	-
12,56	6,04	-	-	-	-	-	-	-	-	-
93	93	57	58	50	79	49	78	75	34	34
8,84	4,21	7,77	7,20	15,32	13,82	14,53	11,44	6,26	22,73	9,25
0,38	0,22	0,38	0,37	0,80	0,58	0,55	0,53	0,31	1,03	0,38
8,10	3,73	7,12	6,47	13,78	12,42	13,18	10,24	5,64	20,16	8,15
9,95	4,73	9,07	8,19	16,64	15,83	15,83	13,00	7,43	24,67	10,19
254	256	-	-	5	34	25	128	128	210	192
9,97	4,59	-	-	17,68	16,05	16,62	13,07	7,14	25,70	10,28
0,39	0,21	-	-	0,56	0,58	0,71	0,54	0,38	0,78	0,40
9,10	4,04	-	-	16,81	14,80	14,65	11,80	6,45	23,74	9,15
11,29	5,10	-	-	18,34	16,97	18,46	14,45	9,98	27,35	11,20
3	3	7	6	-	3	2	1	1	4	4
8,60	4,18	8,05	7,47	-	14,78	-	11,77	6,51	24,67	9,56
-	-	0,14	0,21	-	-	-	-	-	0,51	0,43
8,33	4,11	7,88	7,20	-	14,12	15,87	-	-	24,00	8,95
8,85	4,30	8,19	7,72	-	15,91	16,66	-	-	25,18	9,97
41	42	11	11	2	2	2	10	9	11	11
9,55	4,34	8,82	8,15	-	-	-	12,73	6,86	25,06	10,18
0,40	0,18	0,40	0,28	-	-	-	0,53	0,41	1,08	0,30
8,70	3,94	8,11	7,70	16,19	14,30	15,5	11,87	6,30	22,91	9,82
10,41	4,71	9,35	8,52	16,34	15,75	16,66	13,35	7,38	26,35	10,80
4	4	23	17	2	3	2	19	17	10	9
9,32	4,33	8,28	7,58	-	14,14	-	12,24	6,65	24,29	9,38
0,26	0,14	0,32	0,27	-	-	-	0,79	0,52	0,93	0,43
9,02	4,13	7,36	7,00	16,69	13,89	14,95	9,57	4,71	23,02	8,56
9,58	4,47	8,65	8,00	17,08	14,39	15,2	14,72	9,98	25,25	10,09
1	1	6	6	1	3	-	2	2	-	-
8,24	3,99	8,15	7,44	15,86	13,50	-	-	-	-	-
-	-	0,31	0,26	-	-	-	-	-	-	-
-	-	7,80	7,14	-	12,95	-	11,63	5,94	-	-
-	-	8,50	7,79	-	14,25	-	11,72	6,16	-	-
13	12	12	10	1	4	4	5	5	10	11
8,86	4,32	7,99	7,48	14,55	14,10	14,84	11,62	6,27	22,95	9,12
0,49	0,27	0,30	0,29	-	0,20	0,54	0,50	0,40	0,86	0,39
8,20	3,88	7,59	7,00	-	13,94	14,16	10,97	5,69	20,84	8,48
9,80	4,64	8,44	8,00	-	14,37	15,29	12,34	6,72	24,04	9,67

Annexe 3 : Données ostéométriques

Site		p3		P2		Mandibule			Scapula	
Taxon		DMD	DVL	DMD	DVL	DI	SDI	HM	DCG	DAP
<b>Grotte Tournal</b> (couche H) <i>L. timidus</i>	n	9	8	2	2	3	4	4	18	18
	m	4,16	3,53	-	-	22,95	18,49	17,55	12,37	7,96
	s	0,22	0,25	-	-	-	0,65	0,67	0,75	0,34
	min	3,75	3,12	2,03	3,6	22,40	17,60	16,95	10,34	7,02
	max	4,49	3,76	2,06	3,7	23,58	19,12	18,51	14,05	8,38
<b>El Salt</b> (couche X) <i>O. cuniculus</i>	n	13	13	-	-	14	9	8	15	14
	m	3,09	2,90	-	-	17,40	14,10	14,78	7,87	4,68
	s	0,16	0,16	-	-	0,77	0,42	0,76	0,37	0,34
	min	2,65	2,57	-	-	15,71	13,60	13,70	7,05	4,08
	max	3,25	3,07	-	-	18,96	14,75	16,00	8,35	5,27
<b>El Salt</b> (couche V) <i>O. cuniculus</i>	n	-	-	-	-	-	-	-	3	4
	m	-	-	-	-	-	-	-	7,74	4,82
	s	-	-	-	-	-	-	-	0,57	0,42
	min	-	-	-	-	-	-	-	6,52	3,91
	max	-	-	-	-	-	-	-	9,28	6,16
<b>Coudoulous 2</b> (couche 4) <i>L. timidus</i>	n	28	28	11	11	12	10	8	16	16
	m	4,06	3,50	1,99	3,79	22,65	19,01	17,44	12,02	7,43
	s	0,23	0,23	0,15	0,25	0,90	0,39	0,94	0,37	0,28
	min	3,29	3,00	1,70	3,25	21,23	18,35	16,34	11,69	6,69
	max	4,48	4,04	2,21	4,23	24,15	19,54	18,55	13,14	7,94
<b>Cueva Antón</b> (couche II-k/l) <i>O. cuniculus</i>	n	45	45	24	24	5	4	3	18	15
	m	3,23	3,06	1,44	2,94	17,17	13,11	13,28	7,87	4,70
	s	0,22	0,24	0,11	0,24	1,07	0,54	-	0,35	0,31
	min	2,48	0,05	1,26	2,46	15,74	12,42	12,62	7,33	4,23
	max	3,95	3,98	1,68	3,47	18,71	13,70	13,80	8,53	5,29
<b>Cueva Antón</b> (couche II-u) <i>O. cuniculus</i>	n	5	5	-	-	-	-	-	-	-
	m	3,00	2,86	-	-	-	-	-	-	-
	s	0,22	0,23	-	-	-	-	-	-	-
	min	2,65	2,62	-	-	-	-	-	-	-
	max	3,23	3,23	-	-	-	-	-	-	-
<b>Cueva Antón</b> (couche II-k/l) <i>L. granatensis</i>	n	-	-	-	-	-	-	-	1	1
	m	-	-	-	-	-	-	-	9,45	6,12
	s	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	min	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	max	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Picareiro</b> (couches BB-FF) <i>O. cuniculus</i>	n	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	m	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	s	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	min	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	max	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Picareiro</b> (couches Y-Z) <i>O. cuniculus</i>	n	2	2	2	2	3	3	3	4	4
	m	-	-	-	-	17,25	14,27	14,19	7,59	5,04
	s	-	-	-	-	-	-	-	0,47	0,37
	min	3,13	2,84	1,45	2,8	16,12	14,04	14,02	6,98	4,57
	max	3,18	3,06	1,49	2,87	18,00	14,41	14,49	7,97	5,46

Humérus		Os coxal		Fémur		Tibia			Calcaneus	
DTd	L troc	DAP	DT	DTp	DTd	DTp	DTd	DAPd	L tot	Larg
9	9	15	16	-	2	5	4	5	7	8
12,65	6,17	11,66	10,78	-	-	20,71	15,81	9,56	33,61	13,04
0,54	0,34	0,36	0,32	-	-	0,86	0,57	0,17	0,93	0,41
11,61	5,64	11,04	10,21	-	18,98	19,84	15,24	9,40	32,73	12,51
13,49	6,83	12,50	11,22	-	20,40	21,83	16,59	9,77	35,08	13,84
20	20	23	24	4	20	11	25	22	17	17
8,81	4,22	8,31	7,68	16,56	14,66	15,73	12,21	6,71	24,19	9,51
0,44	0,21	0,34	0,37	0,61	0,75	0,59	0,61	0,28	0,65	0,46
8,01	3,91	7,60	6,91	15,75	13,06	14,40	11,10	6,21	22,50	8,68
9,63	4,66	9,09	8,41	17,07	16,68	16,49	13,35	7,19	25,41	10,36
8	8	2	2	-	2	1	6	6	7	9
8,69	4,23	-	-	-	-	15,34	12,53	6,80	23,93	9,22
0,20	0,14	-	-	-	-	-	0,35	0,26	0,75	0,26
8,34	4,05	8,09	7,56	-	13,72	-	12,02	6,32	23,10	8,79
9,00	4,47	8,17	7,77	-	15,01	-	12,93	7,02	25,20	9,70
32	32	11	11	2	10	3	6	6	32	34
12,56	5,91	12,20	11,14	-	20,41	20,14	15,65	9,62	34,43	13,03
0,48	0,20	0,43	0,36	-	0,96	-	0,69	0,06	1,01	0,51
11,49	5,50	11,79	10,59	25,6	19,34	19,65	14,95	9,58	32,50	12,12
13,55	6,34	13,12	11,83	29,25	22,80	20,71	16,91	9,73	36,35	13,99
17	17	16	13	3	19	11	22	20	19	24
8,42	4,15	8,36	7,65	16,17	13,93	15,49	12,03	6,63	24,28	9,44
0,27	0,16	0,19	0,19	0,90	0,39	0,45	0,60	0,38	0,86	0,38
7,80	3,87	7,85	7,32	15,18	13,28	14,70	10,70	5,93	22,72	8,61
8,83	4,43	8,69	7,94	16,95	14,76	16,02	13,33	7,12	26,03	10,40
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	24	25
-	-	-	-	-	-	-	-	-	22,54	8,98
-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,89	0,40
-	-	-	-	-	-	-	-	-	20,90	8,27
-	-	-	-	-	-	-	-	-	25,36	10,09
1	1	12	11	-	-	-	-	-	9	9
8,82	4,18	7,91	7,34	-	-	-	-	-	22,97	8,97
-	-	0,32	0,28	-	-	-	-	-	0,85	0,34
-	-	7,05	6,70	-	-	-	-	-	21,98	8,51
-	-	8,20	7,61	-	-	-	-	-	24,10	9,38



Site		p3		P2		Mandibule			Scapula	
Taxon		DMD	DVL	DMD	DVL	DI	SDI	HM	DCG	DAP
<b>Picareiro</b> (couche U) <i>O. cuniculus</i>	n	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	m	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	s	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	min	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	max	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Picareiro</b> (couche F) <i>O. cuniculus</i>	n	59	59	6	6	61	77	65	40	41
	m	3,04	2,84	1,55	3,11	16,96	14,26	14,20	7,29	4,75
	s	0,12	0,14	0,09	0,17	0,65	0,43	0,45	0,39	0,31
	min	2,72	2,53	1,44	2,85	15,00	13,27	13,31	6,52	4,13
	max	3,43	3,10	1,68	3,35	18,57	15,73	15,42	7,96	5,38
<b>Canyars</b> (couche I) <i>O. cuniculus</i>	n	185	185	41	41	134	155	146	86	89
	m	3,25	3,02	1,67	3,30	18,16	14,99	15,07	7,78	4,84
	s	0,17	0,19	0,08	0,17	0,79	0,57	0,66	0,32	0,31
	min	2,81	2,56	1,50	2,99	15,63	13,52	13,70	7,05	4,00
	max	3,66	3,80	1,88	3,71	19,92	16,48	16,47	8,65	5,47
<b>Canyars</b> (couche I) <i>L. granatensis</i>	n	1	1	-	-	-	-	-	-	-
	m	3,85	3,35	-	-	-	-	-	-	-
	s	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	min	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	max	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Regourdou</b> (post-dépôt) <i>O. cuniculus</i>	n	35	35	26	26	24	20	21	35	35
	m	3,50	3,38	1,80	3,41	18,05	16,20	15,85	8,46	5,15
	s	0,21	0,23	0,12	0,22	0,79	0,60	0,65	0,28	0,32
	min	2,98	2,67	1,62	3,03	15,65	14,51	14,60	7,75	4,55
	max	3,94	3,69	2,06	3,83	18,98	16,98	16,84	9,05	5,80
<b>Regourdou</b> (couche 2) <i>L. timidus</i>	n	26	26	8	8	18	18	17	21	21
	m	4,32	3,74	2,29	4,24	22,91	19,70	18,38	12,12	7,97
	s	0,20	0,17	0,11	0,20	0,84	0,71	0,89	0,47	0,38
	min	3,75	3,16	2,17	3,97	21,32	18,38	16,00	11,27	7,14
	max	4,64	4,01	2,45	4,60	24,30	20,71	19,80	12,85	8,53
<b>Malladetes</b> (couche XII) <i>O. cuniculus</i>	n	18	18	4	4	19	23	20	5	5
	m	3,06	2,87	1,57	3,12	17,49	13,81	14,00	7,57	4,76
	s	0,17	0,17	0,07	0,16	0,76	0,60	0,67	0,29	0,25
	min	2,82	2,57	1,46	2,89	16,36	12,65	12,65	7,32	4,45
	max	3,36	3,19	1,61	3,24	18,95	14,70	15,57	8,02	5,04
<b>Jaurens</b> <i>L. timidus</i>	n	3	3	-	-	1	2	2	2	3
	m	4,42	3,58	-	-	23,03	-	-	-	7,363
	s	0,20	0,28	-	-	-	-	-	-	-
	min	4,23	3,32	-	-	-	18,46	17,22	11,95	7,01
	max	4,63	3,87	-	-	-	18,69	17,74	13,11	8,06
<b>Les Cendres</b> (couche XVI) <i>O. cuniculus</i>	n	57	57	19	19	46	22	18	82	75
	m	2,97	2,81	1,58	3,20	17,39	13,98	14,30	7,59	4,63
	s	0,15	0,15	0,10	0,17	0,73	0,42	0,66	0,39	0,35
	min	2,66	2,56	1,41	2,91	15,77	12,98	12,84	6,86	4,07
	max	3,38	3,20	1,81	3,52	18,95	14,57	15,22	9,10	5,82

Humérus		Os coxal		Fémur		Tibia			Calcaneus	
DTd	L troc	DAP	DT	DTp	DTd	DTp	DTd	DAPd	L tot	Larg
-	-	-	-	-	-	-	-	-	163	159
-	-	-	-	-	-	-	-	-	22,85	9,11
-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,80	0,36
-	-	-	-	-	-	-	-	-	20,82	8,29
-	-	-	-	-	-	-	-	-	24,58	10,07
38	37	57	55	4	18	9	14	13	57	52
8,73	4,10	7,73	7,18	15,39	13,43	14,17	11,12	6,01	22,28	8,76
0,23	0,18	0,28	0,30	0,15	0,47	0,37	0,50	0,24	1,03	0,40
8,30	3,74	6,84	6,18	15,30	12,77	13,74	10,55	5,55	19,60	7,80
9,13	4,48	8,17	7,68	15,61	14,25	14,85	12,24	6,43	24,65	9,89
122	119	108	102	51	68	45	146	147	161	155
9,21	4,34	8,37	7,77	16,13	14,38	15,30	12,09	6,60	24,21	9,71
0,31	0,18	0,30	0,29	0,76	0,50	0,52	0,45	0,25	0,82	0,33
8,60	3,91	7,60	7,12	14,30	13,19	14,25	11,00	6,01	21,70	8,79
9,88	4,86	9,16	8,77	17,58	15,65	16,51	13,23	7,46	26,05	10,63
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
41	41	40	40	33	29	27	38	38	46	48
9,67	4,48	9,02	8,23	17,10	15,03	15,85	12,54	7,00	25,38	10,20
0,36	0,28	0,33	0,27	0,76	0,45	0,50	0,51	0,31	0,84	0,32
8,95	3,75	8,45	7,80	15,87	14,30	14,75	11,07	5,80	23,61	9,30
10,50	5,25	9,73	8,82	18,50	15,77	16,73	13,80	7,43	27,22	10,81
33	33	33	33	17	27	29	20	20	36	38
12,48	5,71	11,73	10,86	24,83	20,16	20,36	15,63	9,91	34,20	12,97
0,52	0,23	0,46	0,42	0,94	0,86	0,65	0,64	0,54	1,15	0,59
11,50	5,30	10,64	10,15	23,10	17,20	19,18	14,06	9,03	32,40	11,60
13,70	6,28	12,52	11,74	25,94	21,55	21,95	16,80	10,91	37,11	13,98
11	11	28	28	-	2	-	6	6	12	13
8,58	4,10	8,10	7,50	-	-	-	11,55	6,38	23,48	9,11
0,35	0,20	0,25	0,31	-	-	-	0,62	0,46	1,02	0,33
8,21	3,89	7,70	7,09	-	14,05	-	10,70	5,71	22,30	8,65
9,46	4,45	8,70	8,20	-	14,68	-	12,38	7,08	25,24	9,76
4	4	1	1	3	5	2	2	2	2	2
12,42	6,10	11,97	11,2	25,9	20,272	-	-	-	-	-
0,58	0,57	-	-	-	1,255	-	-	-	-	-
11,70	5,40	-	-	25,56	18,34	17,27	13,77	8,8	35,5	13,64
13,05	6,71	-	-	26,13	21,64	21,64	16,84	10,24	35,56	13,8
73	73	32	32	-	8	16	39	38	25	25
9,05	4,28	8,07	7,50	-	14,33	14,98	11,86	6,38	23,64	9,30
0,42	0,20	0,27	0,23	-	0,94	0,48	0,47	0,31	0,80	0,46
8,30	3,86	7,40	7,00	-	13,78	13,80	11,08	5,99	22,40	8,35
10,46	5,03	8,69	7,98	-	16,56	15,68	13,16	7,70	25,13	10,29

Site		p3		P2		Mandibule			Scapula	
Taxon		DMD	DVL	DMD	DVL	DI	SDI	HM	DCG	DAP
<b>Les Cendres</b> (couche XVI) <i>L. granatensis</i>	n	3	3	-	-	-	-	-	5	5
	m	3,61	3,26	-	-	-	-	-	10,3	6,0
	s	0,21	0,22	-	-	-	-	-	0,6	0,2
	min	3,37	3,00	-	-	-	-	-	9,8	5,8
	max	3,76	3,39	-	-	-	-	-	11,2	6,3
<b>Coulet des Roches</b> (US3) <i>L. timidus</i>	n	53	53	11	11	54	54	54	67	67
	m	3,97	3,33	2,00	3,77	21,51	18,26	16,47	11,36	7,25
	s	0,18	0,14	0,08	0,17	0,99	0,74	0,63	0,44	0,35
	min	3,66	3,04	1,87	3,53	19,05	16,91	14,85	10,55	6,60
	max	4,40	3,60	2,12	4,09	23,56	19,90	17,74	12,35	8,18
<b>Coulet des Roches</b> (US3) <i>O. cuniculus</i>	n	-	-	-	-	2	2	2	6	6
	m	-	-	-	-	-	-	-	7,40	4,64
	s	-	-	-	-	-	-	-	0,40	0,26
	min	-	-	-	-	15,07	12,95	11,91	7,00	4,25
	max	-	-	-	-	15,74	12,97	12,01	8,18	4,91
<b>Aven des Planes</b> (unités E) <i>L. timidus</i>	n	13	13	-	-	15	15	15	21	21
	m	3,90	3,32	-	-	21,47	18,21	16,49	11,03	7,06
	s	0,20	0,19	-	-	1,26	0,82	0,74	0,41	0,28
	min	3,59	3,04	-	-	18,31	16,51	15,17	10,32	6,52
	max	4,15	3,58	-	-	23,00	19,58	17,91	11,84	7,52
<b>Aven des Planes</b> (unités C) <i>L. europaeus</i>	n	5	5	-	-	5	5	5	10	10
	m	3,83	3,28	-	-	20,98	17,90	16,24	10,46	6,97
	s	0,11	0,10	-	-	0,76	0,48	0,67	0,45	0,28
	min	3,69	3,12	-	-	20,00	17,46	15,10	10,10	6,34
	max	3,98	3,38	-	-	21,92	18,65	16,76	11,63	7,37
<b>Aven des Planes</b> (unités E) <i>O. cuniculus</i>	n	5	5	-	-	4	5	5	3	3
	m	3,07	2,88	-	-	15,70	13,85	13,78	7,67	4,54
	s	0,12	0,07	-	-	0,58	0,33	0,12	0,19	0,24
	min	2,99	2,81	-	-	15,00	13,54	13,65	7,46	4,31
	max	3,28	2,97	-	-	16,40	14,30	13,96	7,84	4,78
<b>Murciélagos</b> <i>O. cuniculus</i>	n	27	27	-	-	64	59	48	46	47
	m	3,03	2,84	-	-	17,12	14,04	13,92	7,43	4,57
	s	0,13	0,11	-	-	0,72	0,48	0,54	0,36	0,29
	min	2,77	2,64	-	-	15,81	13,06	12,76	6,70	4,05
	max	3,29	3,05	-	-	18,97	15,19	15,11	8,31	5,15
<b>Murciélagos</b> <i>L. granatensis</i>	n	-	-	-	-	1	2	2	3	3
	m	-	-	-	-	19,36	-	-	9,54	5,78
	s	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	min	-	-	-	-	-	16,83	14,96	9,10	5,70
	max	-	-	-	-	-	16,94	15,89	9,76	5,82
<b>Moulin du Roc</b> (couche brune) <i>O. cuniculus</i>	n	57	57	5	5	35	23	22	64	61
	m	3,12	2,99	1,65	2,99	16,61	14,53	14,43	7,39	4,72
	s	0,13	0,13	0,02	0,10	0,88	0,48	0,70	0,36	0,26
	min	2,77	2,60	1,64	2,85	14,89	13,75	13,20	6,35	4,10
	max	3,35	3,28	1,68	3,09	18,66	15,41	16,57	8,10	5,24

Humérus		Os coxal		Fémur		Tibia			Calcaneus	
DTd	L troc	DAP	DT	DTp	DTd	DTp	DTd	DAPd	L tot	Larg
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
73	72	79	78	40	51	50	64	62	53	54
11,91	5,76	11,47	10,60	23,85	19,57	19,85	15,23	9,43	32,89	12,49
0,39	0,24	0,45	0,42	1,83	0,71	0,67	0,51	0,36	1,12	0,38
11,04	5,11	10,33	9,59	14,21	18,30	18,15	13,82	8,53	30,38	11,58
12,79	6,24	12,66	11,52	26,32	21,52	21,01	16,45	10,06	35,52	13,17
8	8	3	3	-	-	-	1	1	2	2
9,17	4,45	8,25	7,26	-	-	-	10,88	5,9	-	-
0,65	0,37	-	-	-	-	-	-	-	-	-
8,18	3,93	7,80	6,80	-	-	-	-	-	25,08	9,64
9,98	4,96	8,61	7,76	-	-	-	-	-	25,09	9,73
38	38	33	33	23	33	19	26	27	5	5
11,35	5,57	11,22	10,43	23,69	19,07	18,94	14,74	8,89	32,09	11,94
0,47	0,24	0,47	0,39	0,95	1,78	0,62	0,50	0,48	0,57	0,49
10,52	5,10	10,44	9,73	22,30	17,40	18,10	13,60	8,16	31,33	11,20
12,27	6,03	12,13	11,27	26,07	28,30	20,93	16,13	9,78	32,72	12,57
24	24	25	22	5	9	10	16	18	6	7
11,38	5,52	11,18	10,37	23,92	19,32	19,45	14,82	9,12	34,44	12,78
0,61	0,39	0,60	0,67	1,44	1,21	0,95	1,20	0,80	2,01	1,09
10,49	5,10	9,79	9,14	22,05	17,80	18,48	13,36	8,13	32,27	11,30
12,71	6,59	12,29	11,64	26,09	21,30	21,71	17,40	10,73	36,86	14,10
14	14	8	9	10	13	5	14	14	1	1
8,55	4,34	7,84	7,12	16,08	14,45	14,33	11,37	6,12	22,8	9,05
0,31	0,20	0,35	0,19	1,17	1,04	0,61	0,69	0,63	-	-
7,85	3,81	7,36	6,91	12,48	11,85	13,45	10,70	5,55	-	-
9,02	4,54	8,37	7,52	21,29	17,44	14,95	13,50	8,16	-	-
20	20	58	54	-	5	6	10	10	40	41
8,69	4,24	7,95	7,31	-	13,35	14,74	11,14	6,24	23,11	8,82
0,26	0,20	0,28	0,29	-	0,62	0,58	0,62	0,47	1,22	0,40
8,20	3,94	6,96	6,11	-	12,32	13,95	9,76	5,52	20,50	7,76
9,18	4,68	8,55	7,81	-	14,01	15,25	11,99	7,23	26,08	9,51
-	-	3	2	-	1	-	1	1	1	1
-	-	9,467	-	-	15,75	-	12,31	7,71	28,49	9,56
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	9,08	8,75	-	-	-	-	-	-	-
-	-	9,7	8,87	-	-	-	-	-	-	-
37	37	16	16	2	15	6	24	26	14	23
8,93	4,22	7,96	7,28	-	13,28	14,23	11,87	6,24	23,40	9,14
0,22	0,13	0,29	0,33	-	0,46	0,33	0,52	0,23	0,61	0,34
8,57	3,97	7,43	6,87	15,53	12,45	13,71	10,84	5,69	22,59	8,56
9,44	4,52	8,51	8,08	16,45	13,97	14,55	12,71	6,59	24,32	9,83

Site		p3		P2		Mandibule			Scapula	
Taxon		DMD	DVL	DMD	DVL	DI	SDI	HM	DCG	DAP
<b>Abri du Morin</b> (ensemble A) <i>O. cuniculus</i>	n	34	34	-	-	34	28	27	21	22
	m	3,07	2,88	-	-	16,56	14,34	14,07	7,46	4,68
	s	0,15	0,15	-	-	0,76	0,75	0,66	0,27	0,31
	min	2,64	2,41	-	-	15,26	12,15	12,48	7,02	4,18
	max	3,39	3,27	-	-	17,94	15,57	15,08	7,87	5,25
<b>Abri du Morin</b> (ensemble A) <i>L. timidus</i>	n	1	1	-	-	1	-	-	1	1
	m	4,15	3,44	-	-	23,38	-	-	12,23	7,65
	s	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	min	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	max	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Pont d'Ambon</b> (couche 4) <i>O. cuniculus</i>	n	28	28	1	1	2	-	-	1	-
	m	3,06	2,88	1,52	3,21	-	-	-	6,88	-
	s	0,12	0,14	-	-	-	-	-	-	-
	min	2,85	2,64	-	-	15,38	-	-	-	-
	max	3,34	3,22	-	-	15,39	-	-	-	-
<b>Pont d'Ambon</b> (couche 3) <i>O. cuniculus</i>	n	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	m	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	s	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	min	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	max	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Pont d'Ambon</b> (couche 2) <i>O. cuniculus</i>	n	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	m	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	s	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	min	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	max	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Pont d'Ambon</b> (couche 2) <i>L. timidus</i>	n	1	1	-	-	-	-	-	-	-
	m	4,12	3,48	-	-	-	-	-	-	-
	s	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	min	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	max	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Abri Murat</b> (couche II à IV) <i>O. cuniculus</i>	n	6	6	2	2	9	10	4	18	19
	m	3,12	2,99	-	-	15,97	14,20	13,90	7,34	4,91
	s	0,13	0,16	-	-	1,18	0,52	0,55	0,40	0,78
	min	2,96	2,72	1,52	2,9	14,04	13,41	13,39	6,85	4,04
	max	3,31	3,16	1,67	3,29	17,27	15,05	14,64	8,25	7,89
<b>Abri Murat</b> (couche IV) <i>L. timidus</i>	n	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	m	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	s	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	min	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	max	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Igue du Gral</b> (ensembles 4 à 2) <i>L. timidus</i>	n	45	45	36	36	14	11	14	30	30
	m	4,20	3,54	2,06	3,86	22,45	19,09	17,16	11,83	7,60
	s	0,18	0,16	0,13	0,21	0,93	0,69	0,88	0,67	0,50
	min	3,71	3,11	1,83	3,36	21,03	18,11	15,38	10,00	6,16
	max	4,45	3,95	2,27	4,39	23,78	20,45	19,19	12,81	8,58
<b>Igue du Gral</b> (ensemble 2) <i>O. cuniculus</i>	n	7	7	3	3	3	2	3	5	5
	m	3,07	2,95	1,61	3,02	16,107	14,86	13,62	7,50	4,66
	s	0,26	0,30	-	-	-	-	-	0,31	0,29
	min	2,73	2,46	1,47	2,82	15,49	14,61	13,15	7,06	4,42
	max	3,37	3,31	1,75	3,39	16,43	15,11	14,31	7,86	5,12



Humérus		Os coxal		Fémur		Tibia			Calcaneús	
DTd	L troc	DAP	DT	DTp	DTd	DTp	DTd	DAPd	L tot	Larg
28	29	22	22	1	5	2	3	3	5	5
8,80	4,22	8,02	7,30	16,43	13,36	-	11,54	6,29	22,95	8,85
0,23	0,17	0,35	0,31	-	0,28	-	-	-	0,98	0,40
8,33	3,98	7,36	6,66	-	13,13	13,89	11,28	6,05	21,95	8,15
9,48	4,56	8,66	8,04	-	13,81	14,17	11,95	6,49	23,99	9,16
6	6	2	2	-	-	-	-	-	4	2
13,00	6,32	11,92	-	-	-	-	-	-	34,31	-
0,61	0,20	-	-	-	-	-	-	-	0,67	-
11,90	6,10	-	10,93	-	-	-	-	-	33,51	12,96
13,65	6,66	-	11,54	-	-	-	-	-	35,14	13,52
2	2	2	2	-	-	-	1	1	7	7
-	-	-	-	-	-	-	11,73	5,8	22,57	8,94
-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,47	0,14
8,61	4,22	7,10	6,67	-	-	-	-	-	22,11	8,76
8,92	4,25	7,47	6,68	-	-	-	-	-	23,24	9,18
-	-	-	-	-	-	-	-	-	19	20
-	-	-	-	-	-	-	-	-	22,53	8,90
-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,96	0,49
-	-	-	-	-	-	-	-	-	21,31	7,91
-	-	-	-	-	-	-	-	-	24,46	9,74
-	-	-	-	-	-	-	-	-	11	14
-	-	-	-	-	-	-	-	-	22,39	8,83
-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,11	0,46
-	-	-	-	-	-	-	-	-	20,59	7,93
-	-	-	-	-	-	-	-	-	23,90	9,63
4	4	1	1	-	-	-	-	-	-	-
12,22	6,09	13,05	11,52	-	-	-	-	-	-	-
0,53	0,23	-	-	-	-	-	-	-	-	-
11,75	5,80	-	-	-	-	-	-	-	-	-
12,98	6,35	-	-	-	-	-	-	-	-	-
58	57	8	8	-	1	3	3	3	17	19
8,48	4,11	7,72	6,83	-	12,51	13,45	11,05	5,91	22,44	8,72
0,34	0,18	0,36	0,23	-	-	-	-	-	0,76	0,41
7,68	3,73	7,22	6,57	-	-	13,10	10,76	5,68	20,93	7,92
9,24	4,46	8,28	7,20	-	-	13,80	11,30	6,09	23,50	9,41
2	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	5,86	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
12,76	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
13,24	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
49	49	30	30	20	26	21	27	31	43	43
12,27	5,84	11,74	10,80	25,28	20,12	19,65	15,39	9,59	33,30	12,92
0,47	0,28	0,49	0,52	1,06	0,64	0,97	0,56	0,40	0,94	0,46
11,18	5,24	10,80	10,01	23,20	18,64	18,05	13,95	8,09	31,19	11,95
13,31	6,56	13,07	12,22	27,60	21,27	21,30	16,25	10,14	35,37	14,25
17	17	5	5	2	4	3	7	7	10	10
8,69	4,05	7,75	7,25	-	12,79	13,34	11,02	6,15	22,41	8,84
0,23	0,11	0,29	0,20	-	0,50	-	0,68	0,39	0,87	0,26
8,32	3,85	7,32	7,00	14,6	12,28	12,72	9,97	5,85	20,99	8,44
9,18	4,26	8,11	7,56	15,04	13,23	14,42	11,83	6,99	23,75	9,29



Contents lists available at [ScienceDirect](http://www.sciencedirect.com)

## Comptes Rendus Palevol

[www.sciencedirect.com](http://www.sciencedirect.com)

General Palaeontology, Systematics and Evolution (Vertebrate Palaeontology)

## Lower Pleistocene leporids (Lagomorpha, Mammalia) in Western Europe: New data from the Bois-de-Riquet (Lézignan-la-Cèbe, Hérault, France)



*Les léporidés (Lagomorpha, Mammalia) du Pléistocène inférieur d'Europe occidentale : l'apport du Bois-de-Riquet (Lézignan-la-Cèbe, Hérault, France)*

Maxime Pelletier<sup>a,\*</sup>, David Cochard<sup>b</sup>, Myriam Boudadi-Maligne<sup>b</sup>, Jean-Yves Crochet<sup>c</sup>, Laurence Bourguignon<sup>d</sup>

<sup>a</sup> Aix Marseille Université, CNRS, Ministère de la Culture et de la Communication, LAMPEA UMR 7269, 13094 Aix-en-Provence, France

<sup>b</sup> UMR 5199, PACEA/PPP, Bâtiment B8, Université de Bordeaux 1, avenue des Facultés, 33405 Talence cedex, France

<sup>c</sup> ASPROGEO, 138, ancien chemin du Triadou, 34270 Saint-Jean-de-Cuculles, France

<sup>d</sup> INRAP ANTET/ARSCAN, Pôle mixte de recherche, domaine de Château-Campagne, 24260 Campagne, France

## ARTICLE INFO

## Article history:

Received 4 November 2014

Accepted after revision 20 March 2015

Available online 13 June 2015

Handled by Lars van den Hoek Ostende

## Keywords:

Evolution

Biochronology

Systematic

*Oryctolagus cf. giberti**Lepus sp.*

2D geometric morphometry

## Mots clés :

Évolution

Biochronologie

Systématique

*Oryctolagus cf. giberti**Lepus sp.*

Morphométrie géométrique 2D

## ABSTRACT

Plio-Pleistocene climate oscillations in the different regions of Western Europe substantially influenced the evolutionary history of European leporids. Distinguishing rabbits (*Oryctolagus*) from hares (*Lepus*) in the archeological and palaeontological record of Pleistocene Europe is complicated due to the variability of their size and morphology. Here, we present the first description of two Pleistocene leporid species from Bois-de-Riquet (Lézignan-la-Cèbe, Hérault) in southern France. The first, *Oryctolagus cf. giberti*, exhibits similar characteristics to rabbit species documented in Spain and, thus, for the first time is recorded outside the Iberian Peninsula. The second leporid is a hare represented by very limited number of non-diagnostic remains, which, unfortunately, precludes an exact species identification. Already known from Lower Pleistocene deposits in Central Europe and Spain, the presence of *Lepus sp.* in southern France sheds new light on the geographic extension of these species. In this respect, Bois-de-Riquet is an important paleontological site that can further our understanding of the evolutionary history and expansion of European leporids.

© 2015 Académie des sciences. Published by Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

## R É S U M É

L'histoire évolutive des léporidés européens actuels dans les différentes régions de l'Europe occidentale a été fortement dépendante des oscillations climatiques du Plio-Pléistocène. La distinction entre les différentes espèces de lapins (*Oryctolagus*) et de lièvres (*Lepus*) dans les gisements archéologiques et paléontologiques pléistocènes constitue une tâche délicate, tant leurs morphologies et leurs tailles demeurent très variables. Dans ce travail, deux espèces de léporidés du Pléistocène inférieur ont été décrites, pour la première fois en France, à partir du matériel du Bois-de-Riquet (Lézignan-la-Cèbe, Hérault). La première est

\* Corresponding author.

E-mail address: [pelletiermaximus@gmail.com](mailto:pelletiermaximus@gmail.com) (M. Pelletier).

<http://dx.doi.org/10.1016/j.crpv.2015.03.009>

1631-0683/© 2015 Académie des sciences. Published by Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

une espèce de lapin, décrite comme *Oryctolagus* cf. *giberti*, présentant les caractères similaires à celle retrouvée en Espagne. Cela permet de mettre en évidence sa présence au-delà de la péninsule Ibérique à cette époque. Le second léporidé est un lièvre, dont la détermination spécifique n'a pas pu être effectuée en raison du très faible nombre de restes qui s'y rapportent et de leur caractère non diagnostique. Enregistré dans des gisements du Pléistocène inférieur d'Espagne et d'Europe centrale, la présence de *Lepus* sp. dans le Sud de la France permet de renouveler nos connaissances concernant leur extension géographique. À cet égard, le Bois-de-Riquet est un site paléontologique de première importance, permettant de discuter de l'histoire évolutive et de l'expansion des léporidés en Europe.

© 2015 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

## 1. Introduction

Leporidae are a family of small mammals currently divided into 11 genera and 16 species (Hoffmann and Smith, 2005), with European examples represented by hares (*Lepus*) and rabbits (*Oryctolagus*). Although species of both genera are abundant in palaeontological and archaeological sites across Western Europe, very little has been published concerning their evolutionary history. Moreover, they have too often been ignored in paleontological and palaeo-environmental studies because of their significant intra-group variability (De Marfà, 2009; López-Martínez, 1989) and capacity to adapt to environmental changes, respectively. Both of these leporids are also commonly left out of zooarchaeological studies due to their small size and low caloric value (Cochard, 2004a; Sanchis-Serra, 2010, 2012).

Modern rabbits and hares first appear in Europe during the Pleistocene, making it a key period for understanding their evolutionary history and phylogeny (Callou, 2003; De Marfà, 2009; Donard, 1982; El Guennouni, 2001; López-Martínez, 1989). However, the paucity of available data and the wide spatiotemporal distribution of these leporids has meant that both these aspects remain poorly understood. Prior to the Pliocene, several genera of leporids were already present in Europe, including *Alilepus*, *Hypolagus*, *Trischizolagus* and, more debatably, *Serengetilagus* (Flynn et al., 2014; López-Martínez, 2008). While *Alilepus* is currently considered the most probable common ancestor of numerous leporid genera, *Trischizolagus* is in all likelihood the most recent ancestor of both *Oryctolagus* and *Lepus* (López-Martínez, 2008; Patnaik, 2002). Furthermore, despite molecular data placing the divergence of *Oryctolagus* and *Lepus* between 12 and 11 Ma in Asia or North America (Ge et al., 2013; Matthee et al., 2004), this is not corroborated by what is currently known from the paleontological record. In fact, these two genera are only much later recorded in the fossil record, ~3.5 Ma for *Oryctolagus* in Western Europe and ~2.5 Ma for *Lepus* in North America (López-Martínez, 2008).

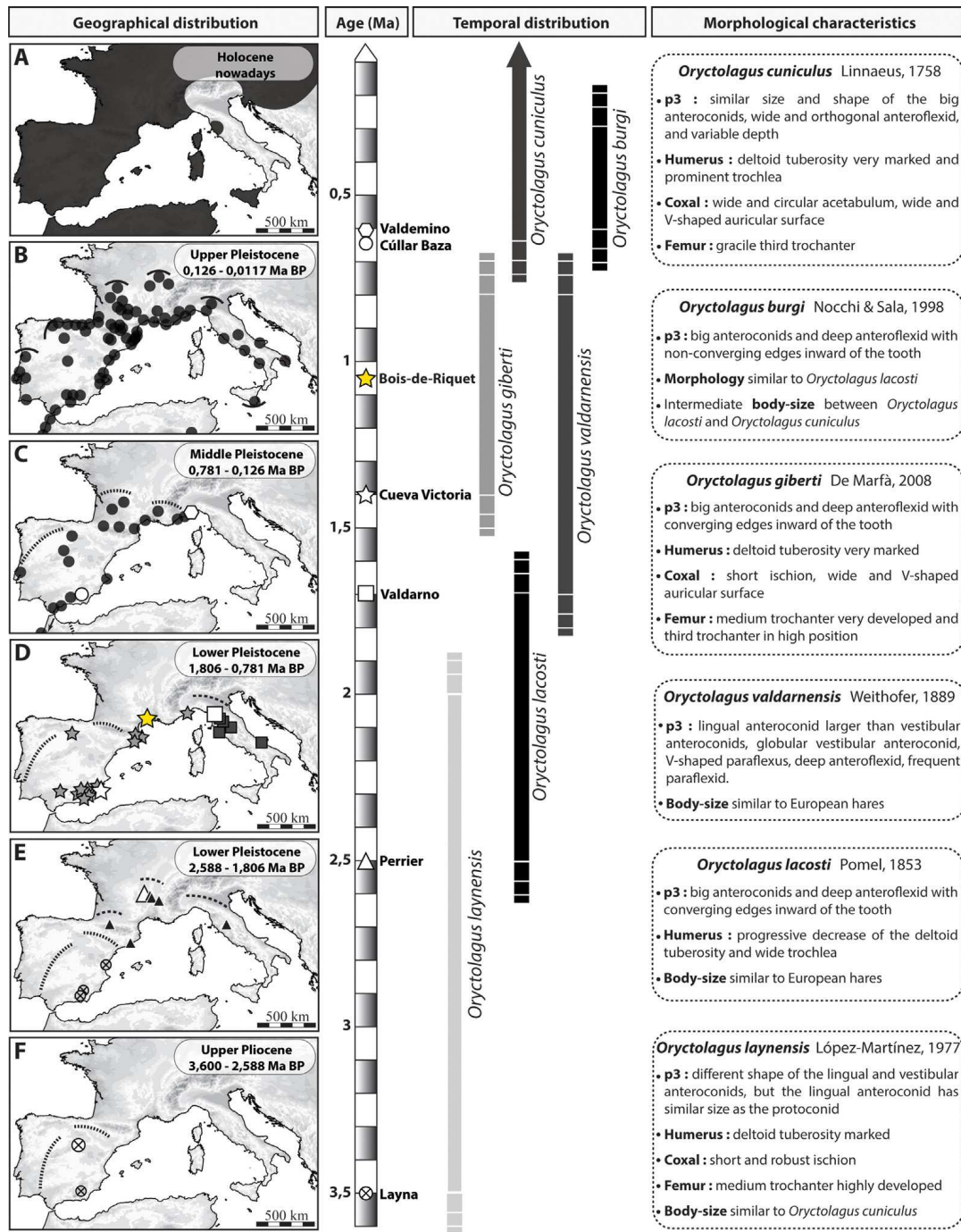
### 1.1. Origin and characteristics of European rabbits

The earliest rabbit species of the genus *Oryctolagus* has been identified from Pliocene deposits at Layna in Soria (Fig. 1F). This species, *Oryctolagus laynensis* (López-Martínez, 1977), was present in Spain between 3.5 and 2 Ma

(López-Martínez, 2008) and is characterized by archaic features, including a well-developed deltoid tuberosity, a short and robust ischium as well as a marked medial femoral trochanter.

The earliest rabbits known from France, *Oryctolagus lacosti* (Fig. 1E), date to the beginning of the Pleistocene (~2.5 Ma) and are known from Perrier in the Auvergne (De Marfà and Mein, 2007), Saint-Vallier in the Drôme (Guérin et al., 2004; Martín-Suárez and Mein, 2004) and Montoussé-5 in the Hautes-Pyrénées (Chaline et al., 2000; Clot, 1975). Their distribution expands around 2 Ma, when they first appear in Italy at Monte Peglia in the Umbria region (López-Martínez, 1980). However, the individuals from Monte Peglia were initially assigned to *Lepus* sp. (Van der Meulen, 1973). This species shares morphological characteristics typical of the genus *Oryctolagus*, such as a relatively closed coxal acetabular notch and a large mental foramen positioned in close proximity to the third lower premolar characterized by two large anteroconids and a deep anteroflexid with inwardly converging edges. This species stands out primarily due to its large size, which is similar to extant European hares (De Marfà and Mein, 2007). Although both emerged in the Pliocene and share a still unknown common ancestor, *Oryctolagus laynensis* and *O. lacosti* evolved independently of one another, initially in the Iberian Peninsula and then emerging in France and Italy, respectively (López-Martínez, 2008).

A new species, *Oryctolagus giberti*, has recently been identified in the Lower Pleistocene levels of Cueva Victoria in Murcia (Fig. 1D). Dated to around 1.4 Ma, it could represent a potential transitional species between *O. laynensis* and extant wild rabbits, *Oryctolagus cuniculus* (De Marfà, 2008). This species is present uniquely in the Iberian Peninsula until the early Middle Pleistocene (De Marfà, 2009). The only possible member of this species known beyond the Iberian Peninsula is an example from Vallonnet in the Alpes-Maritimes (*Oryctolagus* gr. *laynensis-cuniculus*). Unfortunately, the poorly preserved bones of this fossil rabbit precluded a precise species identification (Nocchi and Sala, 1997b). *Oryctolagus giberti* is smaller than extant rabbits but does share several modern characters, including a biometric relationship between the length of the palatal bridge and width of the choanas as well as a very similar p3 morphology to *O. cuniculus*. However, *O. giberti* retains a suite of ancestral morphological features of *O. laynensis* such as a pronounced deltoid tuberosity, a short and robust ischium and a heavily-developed medial femoral trochanter.



**Fig. 1.** (Color online.) Paleobiogeographic and temporal distribution of the genus *Oryctolagus* based on published data alongside the discriminant morphological characteristics of each species. A. Current distribution of European rabbit (from Flux, 1994, modified). B. Location of Upper Pleistocene deposits yielding *Oryctolagus cuniculus* remains (circles). Circular arcs represent the maximum distribution during this period (from Callou, 2003). C. Location of Middle Pleistocene deposits yielding *O. cuniculus* (circles) and *Oryctolagus burgi* (hexagon). D. Location of Lower Pleistocene deposits containing *Oryctolagus giberti* (stars) and *Oryctolagus valdarnensis* (squares). E. Location of Lower Pleistocene deposits containing *Oryctolagus lacosti* (triangles) and *Oryctolagus laymensis* (crossed circle). F. Location of Late Pliocene deposits with *O. laymensis* (crossed circle). In maps C to F, the dotted lines represent the likely limit of maximum distribution during each period. The white symbols indicate deposits where these species were first identified.

**Fig. 1.** (Couleur en ligne.) Distribution paléobiogéographique et temporelle du genre *Oryctolagus* à partir des données paléontologiques et caractéristiques morphologiques discriminantes de chaque espèce. A. Distribution actuelle du lapin européen (d'après Flux, 1994, modifié). B. Localisation des dépôts du Pléistocène supérieur fournissant des restes d'*Oryctolagus cuniculus* (cercles). Les arcs circulaires représentent la distribution maximum pendant cette période (d'après Callou, 2003). C. Localisation des dépôts du Pléistocène moyen fournissant *O. cuniculus* (cercles) et *Oryctolagus burgi* (hexagone). D. Localisation des dépôts du Pléistocène inférieur contenant *Oryctolagus giberti* (étoiles) et *Oryctolagus valdarnensis* (carrés). E. Localisation des dépôts du Pléistocène inférieur contenant *Oryctolagus lacosti* (triangles) et *Oryctolagus laymensis* (cercle avec croix). Sur les cartes C à F, les lignes en pointillé représentent la limite probable de distribution maximum au cours de chaque période. Les symboles blancs indiquent les gisements dans lesquels ces espèces ont été identifiées pour la première fois.

From Angelone and Rook, 2012; De Marfà, 2008; López-Martínez, 1977, 1989; Nocchi and Sala, 1997a; Pomel, 1853.



Another contemporaneous species, *Oryctolagus valdarnensis*, is present on the Italian Peninsula (Fig. 1D) at the sites of Valdarno (Angelone and Rook, 2012) and Montagnola Senese in Tuscany (Fondi, 1972), at Pietrafitta in the Umbria region (Argenti and Kotsakis, 2009) and Pirro Nord in the Apulia region (Angelone, 2013). This very large rabbit, similar to European hares, shows a “p3 with lingual anteroconid larger than lingual one, often globular labial anteroconid, V-shaped paraflexus, deep, U-shaped anteroflexid, frequent paraflexid” (Angelone and Rook, 2012: p. 167).

During the Middle Pleistocene, a new species, *Oryctolagus burgi*, appears at Valdemino in Liguria around 0.605 Ma (Fig. 1C; Nocchi and Sala, 1997a; Sala and Masini, 2007). Present between 0.8 and 0.1 Ma and limited to this region of the Italian peninsula (López-Martínez, 2008), this species, while morphologically similar to *O. lacosti*, was somewhat smaller but not as small as *O. cuniculus* (Fig. 1B). Characteristic of *O. burgi* is the morphology of the third lower premolar, which has similarly-sized anteroconids and an anteroflexid with parallel, non-convergent inward edges (Nocchi and Sala, 1997a).

The Middle Pleistocene also marks the appearance of the modern European rabbit, *O. cuniculus* (~0.6 Ma). First emerging in the southern Iberian Peninsula at Cúllar de Baza (Fig. 1C; López-Martínez, 1989), this adaptable species quickly spread throughout Mediterranean Western Europe and North Africa (Callou, 2003; El Guennoui, 2001; López-Martínez, 1989). Its current distribution and population differentiation (Fig. 1A), although influenced by Holocene climate patterns, is largely due to human-assisted transport and colonization during historic periods (Callou, 2003).

### 1.2. Origins of the European hares

The genus *Lepus* most likely emerged in North America around 2.5 Ma (Ge et al., 2013; López-Martínez, 2008), and Averianov and Tesakov (1997) suggest a direct phylogenetic link with the genus *Trischizolagus*, which went extinct during the Early Pleistocene. Hares are known from Lower Pleistocene contexts in Central Europe (Fladerer, 1987; Kretzoi, 1956; Paunović and Jambrešić, 1997), Germany (Maul, 2001), Italy (Van der Meulen, 1973) and Spain (De Marfà, 2009; Galobart et al., 2003; Mazo et al., 1985). The limited number of remains coupled with an incomplete speciation event (López-Martínez, 1980) has, however, complicated identifying distinct *Lepus* species during this period.

Different species of European hare gradually emerged from the Middle Pleistocene onwards. The Iberian hare (*Lepus granatensis*) was first documented at Cúllar de Baza (López-Martínez, 1989) and appears to be consistently present on the Iberian Peninsula (Sesé and Sevilla, 1996). The mountain hare (*Lepus timidus*) and European hare (*Lepus europaeus*) appeared almost simultaneously in both Western and Central Europe (Guérin and Patou-Mathis, 1996). Despite occupying different habitats, both species alternately inhabited Western Europe depending on climatic conditions (Donard, 1982) or the degree of interspecific competition (López-Martínez, 1980; Thulin,

2003). While Mountain hare are known from high Alpine contexts (Mitchell-Jones et al., 1999), they primarily occupy middle to high latitudes from Fennoscandia to Siberia as well as Ireland, Poland and the United Kingdom (Flux and Angermann, 1990). European hares, on the other hand, emerged sometime during the Holocene and evolved across much of continental Europe (Corbet, 1986; Fickel et al., 2008; Stamatis et al., 2009).

Alongside this broader-ranging species, Europe is home to two other hare species; the broom hare (*Lepus castroviejoi*) and Corsican hare (*L. corsicanus*), which are distributed in the central Cantabrian mountains (Palacios, 1976) and southern Italy (Palacios, 1996), respectively. These two geographically isolated species would have emerged from the endemic evolution of a common ancestor (Alves and Melo-Ferreira, 2007; Alves et al., 2008; Llorente-Rodríguez, 2010; Palacios, 1996), which likely occupied a large area of southwestern Europe during the Pleistocene prior to the expansion of *L. europaeus* (Palacios, 1996). Fossil finds of Corsican hares are known from the Upper Pleistocene levels of Romanelli Cave and Melpignano in the Apulia region of southern Italy (Trocchi and Riga, 2005).

Finally, the African hare (*Lepus capensis*) has been identified in several Pleistocene deposits in Spain (Alcalde et al., 1981; Altuna, 1990; Daura et al., 2005; Fa et al., 2013; Sanchis-Serra and Fernández-Peris, 2011) and may suggest, like in the case of *O. cuniculus*, a passage across the Strait of Gibraltar during the Pleistocene. However, the presence of African species in Spain warrants some caution as southern European hares, considered conspecific and assigned to *Lepus capensis* by Petter (1961), may actually represent *L. europaeus* or *L. granatensis*.

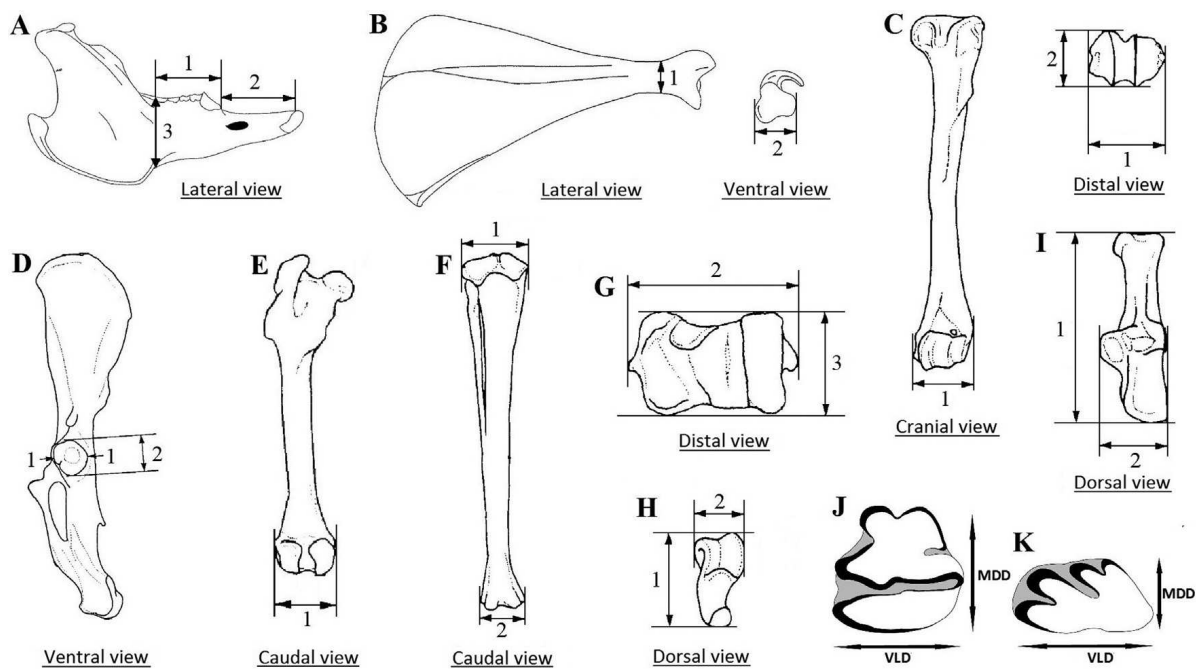
The lack of paleontological data complicates establishing a robust evolutionary history for the genus *Lepus* during the Pleistocene. Currently, only molecular studies of extant hares have succeeded in drawing clear phylogenetic relationships and reconstructing speciation events (Alves et al., 2003).

### 1.3. The Bois-de-Riquet leporids

It is now clear that both these leporid genera are absent from France during the second part of the Early Pleistocene (1.8 to 0.78 Ma BP). This hiatus may result from:

- the concentration of leporids in the Iberian and Italian peninsula as a function of paleoecological constraints;
- a lack of paleontological data from the rest of Western Europe, or at least the Mediterranean periphery, which is rich in leporid remains before and after this period.

The Bois-de-Riquet (Lézignan-la-Cèbe, Hérault) leporid assemblage is important for addressing at least part of this question, as palaeontological studies of both fossil micro-mammals and microfauna from the site date the bone accumulation to between 1.2 and 1 Ma (Bourguignon et al., submitted for publication). Furthermore, the large number of leporid remains from the site ( $n > 1280$ ) makes it one of the largest palaeontological collections of this family currently known in Western Europe.



**Fig. 2.** Selected measures for biometric analysis (from Donard, 1982, modified). **A.** Right mandible (1: length of the dental series; 2: length of diastema; 3: height of the mandible). **B.** Right scapula (1: DAP of the neck [Sca-SLC]; 2: DCG [Sca-BG]). **C.** Left humerus (1: DT distal [Hum-Bd]; 2: DAP distal). **D.** Left coxal (1: DT acetabulum; 2: DAP acetabulum). **E.** Left femur (1: DT distal [Fem-Bd]). **F.** Left tibia (1: DT proximal [Tib-Bp]; 2: DT distal [Tib-Bd]). **G.** Left tibia (2: DT distal [Tib-Bd]; 3: DAP distal [Tib-Dd]). **H.** Left talus (1: length [Tal-GL]; 2: DT trochlea). **I.** Left calcaneus (1: length [Cal-GL]; 2: DT [Cal-GB]). **J.** Left p3. **K.** Left P2. Codes used by Von Den Driesch (1976) are mentioned in square brackets.

**Fig. 2.** Mesures sélectionnées pour l'analyse biométrique (d'après Donard, 1982, modifié). **A.** Mandibule droite (1 : longueur de la série dentaire ; 2 : longueur du diastème ; 3 : hauteur de la mandibule). **B.** Scapula droite (1 : DAP du col [Sca-SLC] ; 2 : DCG [Sca-BG]). **C.** Humérus gauche (1 : DT distal [Hum-Bd] ; 2 : DAP distal). **D.** Coxal gauche (1 : DT acetabulum ; 2 : DAP acetabulum). **E.** Fémur gauche (1 : DT distal [Fem-Bd]). **F.** Tibia gauche (1 : DT proximal [Tib-Bp] ; 2 : DT distal [Tib-Bd]). **G.** Tibia gauche (2 : DT distal [Tib-Bd] ; 3 : DAP distal [Tib-Dd]). **H.** Talus gauche (1 : longueur [Tal-GL] ; 2 : DT cochlea). **I.** Calcaneus gauche (1 : longueur [Cal-GL] ; 2 : DT [Cal-GB]). **J.** p3 gauche. **K.** P2 gauche. Les codes utilisés par Von Den Driesch (1976) sont mentionnés entre crochets.

The significance of the Bois-de-Riquet material lies mainly in the fact that it is the first time that both *Oryctolagus* and *Lepus* have been documented in France from the second half of the Lower Pleistocene, with the possible exception of Vallonet (see above). The location of the site is also informative as it lies between the Iberian and Italian peninsulas, where the lineages of modern (*O. laynensis* – *O. giberti* – *O. cuniculus*), as well as French and Italian rabbits (*O. lacosti* – *O. valdarnensis* – *O. burgi*), first emerged and subsequently evolved. The same is true for the genus *Lepus*, as Bois-de-Riquet is positioned between the modern ranges of Iberian, central European and Italian hares. The Bois-de-Riquet assemblage is therefore ideal for exploring the dispersal dynamics of the genus *Lepus* in Europe.

## 2. Materials and method

Genus and, when possible, species attributions were determined for the Bois-de-Riquet leporids using three analyses commonly applied in palaeontology. Data for the western European fossil record comes primarily from the literature and covers the entire Pleistocene period (ca. 2.6 to 0.02 Ma). Comparisons with Holocene populations were limited as these likely underwent recent human-induced

changes (Callou, 2003). All dental and post-cranial skeletal elements have been described, measured and compared with previously published data (Fig. 2; Donard, 1982; Von Den Driesch, 1976), and the terminology employed for describing the post-cranial elements is that published by Barone (1986).

The morphology of skeletal remains and relevant characters were used to group similar populations. We also used two-dimensional geometric morphometrics based on the protocol established by De Marfà (2009) to analyze the third lower premolar (p3), the tooth showing the highest degree of morphological differentiation in leporids. Landmarked based geometric morphometrics is more robust than a simple two-dimensional method or descriptive analyses (Bookstein, 1991). Landmarks locations were digitized from photographs using the tpsDig2 software (thin plate splines; © 2005 Rohlf) and compiled with tpsUtil (© 2005 Rohlf). Principal Component Analysis (PCA) using the tpsRelw software (© 2005 Rohlf) was produced. In order to ensure reproducibility and standardize the photos, the p3 were fixed vertically with respect to the camera lens. The landmarks represent the points of maximum curvature for the (1) anteroflexid, (2) vestibular anteroconid, (3) protoflexid, (4) protoconid, (5) hypoconid, (6) entoconid, (7) paraflexid and (8) lingual anteroconid (Fig. 3).

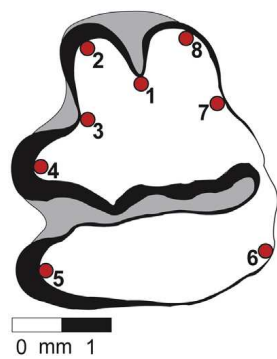


Fig. 3. (Color online.) Position of the eight landmarks.

Fig. 3. (Couleur en ligne.) Position des huit points repères.  
From De Marfà, 2009, modified.

Despite the relatively limited number of publications concerning leporids that use geometric morphometrics (De Marfà, 2009; Patnaik, 2002), the reliability of such analyses have been widely demonstrated for Pleistocene samples (e.g., Bignon et al., 2005; Boudadi-Maligne, 2010; Cucchi, 2005; De Marfà, 2009; Harvati, 2003). For example, De Marfà (2009) demonstrated the efficiency of the method for separating *Oryctolagus* and *Lepus*. However, unlike De Marfà, who based his reference collection on modern leporids, we chose to rely mainly on Pleistocene populations, integrating modern specimens only to compare their morphological variability with the fossil populations.

Our reference collection comprised 88 Pleistocene leporids held at the de la Préhistoire à l'Actuel: Culture, Environnement, Anthropologie (PACEA) and Laboratoire Méditerranéen de Préhistoire Europe–Afrique (LAMPEA) laboratories (Table 1). However, as no published photographs of the p3 from Lower Pleistocene specimens were available, this sample essentially informed the osteometric and morphological analysis to ensure reliability in species identification. Finally, prior to the palaeontological analysis and in order to better understand the leporid population represented in the Bois-de-Riquet assemblage, it was important to identify the origin of the accumulation and

**Table 1**

Detail of numbers used for 2D morphometric geometric. All individuals belong to *Oryctolagus cuniculus*, except for the Bois-de-Riquet.

**Tableau 1**

Détail des effectifs utilisés pour la géométrie morphométrique 2D. Tous les individus appartiennent à *Oryctolagus cuniculus*, excepté pour le Bois-de-Riquet.

Site, locality	Chronology	n
Abri Murat, Lot	0.011 Ma BP	4
Arbri Morin, Gironde	0.012 Ma BP	13
<b>Bois-de-Riquet, Hérault</b>	<b>1.000 Ma BP</b>	21
Coudoulous 1, Lot	0.140 Ma BP	22
Igue du Gral, Lot	0.013 Ma BP	3
Igue des Rameaux, Tarn-et-Garonne	0.150 Ma BP	5
Les Canalettes, Aveyron	0.075 Ma BP	23
Lunel-Viel 1, Hérault	0.500 Ma BP	18
PACEA laboratory	Modern populations	14

any taphonomic factors affecting its integrity (Bourguignon et al., 2012; Pelletier, 2013).

### 3. Results

#### 3.1. Taphonomy

The palaeontological study of the Bois-de-Riquet leporids included 1286 skeletal remains. All skeletal elements are present except for the carpal bones. Based on the number of p3s in the assemblage, at least 30 individuals are present. However, this assessment likely underestimates the true number as it does not take into account the stratigraphic subdivisions.

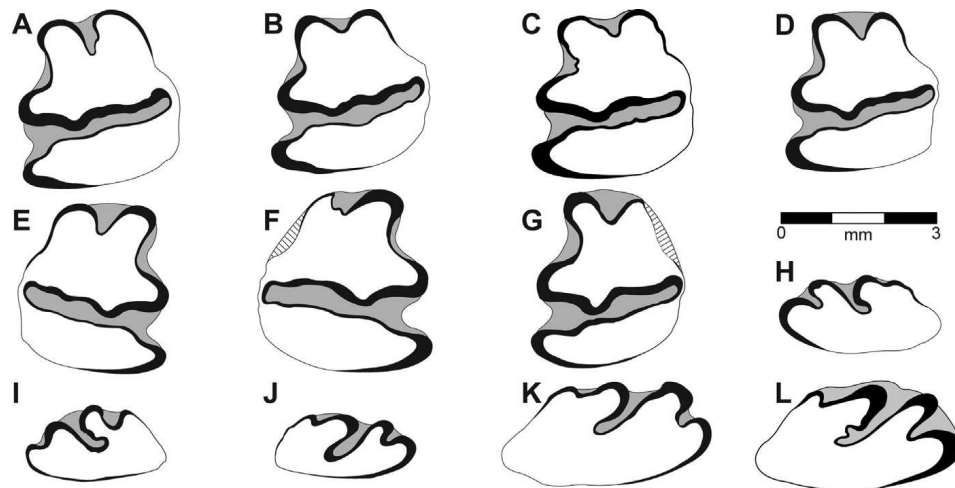
As body size generally limits prey selection (e.g., Blondel, 1967; Brugal and Fosse, 2004; Cochard, 2008; Denys et al., 1987; Dickman, 1988), the skeletal profile, percentage of complete bones and number of digested elements provide important information concerning the primary agents of accumulation (Blasco and Fernández-Peris, 2012; Cochard, 2004a,b,c, 2007, 2008; Cochard et al., 2012; Hockett, 1991; Lloveras et al., 2008a,b, 2009, 2010, 2012; Mallye et al., 2008; Sanchis-Serra, 2000). No skeletal elements were found in anatomical connection, and the relatively low percentage of complete bones (20.0%) combined with traces of digestion (13.8%) and tooth marks (5.4%) indicate a medium-sized carnivore (*Canis* or *Vulpes*) to be responsible for the Bois-de-Riquet leporid accumulation.

Moreover, the lack of a correlation between % nNRD (percentage of the remains determined) and bone density values for *O. cuniculus* (Pavao and Stahl, 1999) demonstrate the absence of a differential preservation due to sediment conditions and destructive chemical processes. Bones surface preservation and the skeletal part profile argue against the secondary transport of elements by water action (Dodson, 1973). Furthermore, it is more than likely that syndimentary processes, namely sediment compaction, may have affected some elements such as vertebrae and skull fragments.

Bone color is homogeneous for the entire leporid assemblage and is identical to that of the large mammals remains, such as *Pachycrocuta brevirostris*, *Bison* sp. and *Praemegaceros* sp. (Bourguignon et al., 2012, submitted for publication), species that first appear in Europe during the Plio-Pleistocene around 1 Ma (Guérin and Patou-Mathis, 1996). Overall, the Bois-de-Riquet assemblage has not been affected by bioturbation and the leporid accumulation can be securely associated with the Pleistocene fauna present in the deposit.

#### 3.2. Systematic palaeontology

Morphological and morphometric analyses of the leporid remains clearly demonstrate the majority presence of *Oryctolagus* ( $n = 350$ , MNI = 27), accompanied by much smaller numbers of elements attributable to *Lepus* ( $n = 18$ , MNI = 3). Rabbits and hares clearly differ both in terms of size and anatomical characteristics specific to each genus (Callou, 1997; Donard, 1982). The remaining 918 bones (molariform teeth other than P2 and p3, phalanges, ribs,



**Fig. 4.** Leporid teeth from Bois-de-Riquet. **A–D.** Left p3 of *Oryctolagus cf. giberti* (BRD10  $\alpha$ 7AB – MP0544; BDR12 X37A – MP1050; BDR10  $\alpha$ 7AB – MP0533; BDR12 Y36D – MP0421). **E.** Right p3 of *Oryctolagus cf. giberti* (BDR10  $\beta$ 7A – MP0474). **F.** Right p3 of *Lepus sp.* (BDR12 X37A – MP0829). **G.** Left p3 juvenile of *Lepus sp.* (BDR10  $\alpha$ 7AB – MP0229). **H–I.** Left P2 of *Oryctolagus cf. giberti* (BDR12 X36D – MP0864; BDR10 W33 – MP0066). **J.** Right P2 of *Oryctolagus cf. giberti* (BDR10  $\alpha$ 7AB – MP0232). **K–L.** Right P2 of *Lepus sp.* (BDR12 Z34A – MP0959; BDR12 Y36D – MP0700).

**Fig. 4.** Dessins des dents de léporidés du Bois-de-Riquet. **A–D.** p3 gauche d'*Oryctolagus cf. giberti* (BRD10 alpha7AB – MP0544; BDR12 X37A – MP1050; BDR10 alpha7AB – MP0533; BDR12 Y36D – MP0421). **E.** p3 droite d'*Oryctolagus cf. giberti* (BDR10 beta7A – MP0474). **F.** p3 droite de *Lepus sp.* (BDR12 X37A – MP0829). **G.** p3 gauche de *Lepus sp. juvénile* (BDR10 alpha7AB – MP0229). **H–I.** P2 gauche d'*Oryctolagus cf. giberti* (BDR12 X36D – MP0864; BDR10 W33 – MP0066). **J.** P2 droite d'*Oryctolagus cf. giberti* (BDR10 alpha7AB – MP0232). **K–L.** P2 droite de *Lepus sp.* (BDR12 Z34A – MP0959; BDR12 Y36D – MP0700).

vertebrae) could not be determined to species due to their fragmentary state or the lack of diagnostic elements and clear metrical differences.

### 3.2.1. *Oryctolagus cf. giberti*

Class MAMMALIA Linnaeus, 1758  
Order LAGOMORPHA Brandt, 1855  
Family LEPORIDAE Gray, 1821  
Genus *Oryctolagus* Lilljeborg, 1874  
Species *Oryctolagus cf. giberti* De Marfà, 2008

**3.2.1.1. Diagnostic elements.** The p3 have a subtriangular occlusal surface (Fig. 4A–E) with a relatively shallow anteroflexid compared to *O. burgi* and *O. cuniculus* (Fig. 5Ae–f) as well as inwardly converging edges. The elliptical vestibular anteroconid is generally smaller than the rectangular lingual anteroconid, as is the case in *O. valdarnensis* and *O. giberti* (Fig. 5Ac–d). The protoflexid forms an obtuse angle, and the protoconid is similar to the vestibular anteroconid and the hypoconid. The hypoflexid is deep and occupies almost the entire width of the tooth. It has two inflexions on its mesial edge that can be smooth or slightly undulating. The lingual edge has a well-developed paraflexid and distinct entoconid, reminiscent of *O. valdarnensis* and *O. giberti* (Fig. 5Ac–d).

In terms of size, these teeth fall outside the range of the *Oryctolagus* from Sima del Elefante, Caune de l'Arago, Lunel-Viel and Lazaret, and are closer to the *O. giberti* sample from Cueva Victoria and Fuente Nueva 3 (Table 2 and Fig. 6). The Bois-de-Riquet population tends to stand out from larger forms such as *O. lacosti* and *O. valdarnensis*.

Morphometric analysis of the p3 reveals differences between the Bois-de-Riquet population ( $n=21$ ) and the 102 other teeth in the reference collection of taxonomically

known fossil and modern populations. The PCA incorporated eight landmarks (Fig. 7) and shows a clear separation between the *O. cuniculus* populations from the end of the Late Pleistocene (Abri Morin, Abri Murat and Igue du Gral) and the early Late Pleistocene (Les Canalettes) and Middle Pleistocene (Igue des Rameaux, Coudoulous I and Lunel-Viel). The Bois-de-Riquet sample, while clearly

**Table 2**

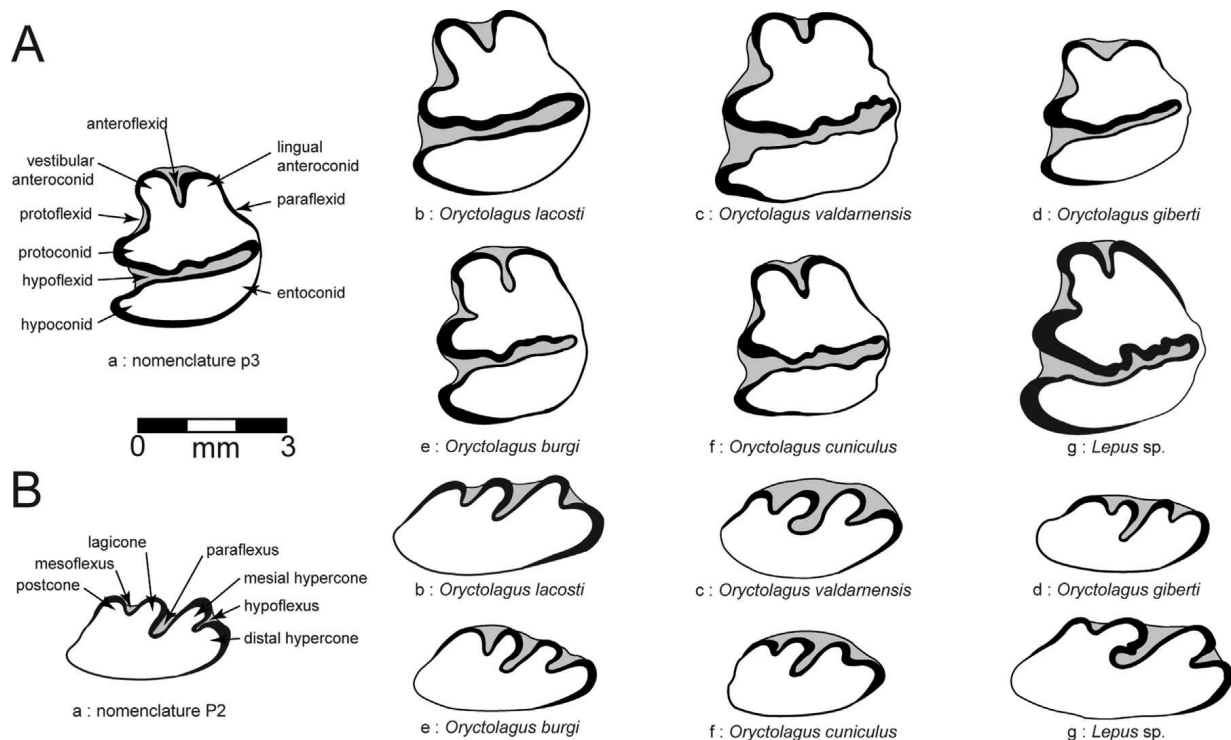
Measurements for *Oryctolagus* from Bois-de-Riquet. Number of elements ( $n$ ), minimum and maximum values of each measurement, and mean and standard deviations ( $\sigma$ ).

**Tableau 2**

Mesures réalisées sur les différentes parties anatomiques des *Oryctolagus* du Bois-de-Riquet. Sont figurés le nombre de mesures ( $n$ ), les valeurs minimums et maximums pour chaque mesure, la moyenne, ainsi que l'écart-type associé.

Measurements (mm)	$n$	Min	Max	Mean	$\sigma$
Dental series length	3	13.29	15.09	14.41	0.9773
Diastema length	3	15.14	18.40	17.00	1.6766
Height mandible	3	13.34	14.87	13.86	0.8720
DCG scapula	3	6.83	7.94	7.24	0.6092
DT distal humerus	7	8.86	9.79	9.27	0.3642
DAP distal humerus	8	5.24	7.08	6.38	0.6211
DAP acetabulum coxal	5	7.85	9.05	8.30	0.4646
DT acetabulum coxal	5	6.70	8.65	7.45	0.7491
DT distal femur	2	14.11	14.15	14.13	0.0283
DT proximal tibia	3	14.76	15.78	15.11	0.5832
DT distal tibia	7	10.01	12.71	11.14	0.9238
DAP distal tibia	7	6.18	7.52	6.75	0.4558
Calcaneus length	6	21.05	24.84	23.04	1.2606
DT calcaneus	9	8.79	9.95	9.34	0.5003
Talus length	4	11.39	12.41	12.03	0.4552
DT talus trochlea	4	5.11	6.38	5.77	0.5908
VLD p3	29	2.20	3.25	2.77	0.2655
MDD p3	29	2.30	3.45	2.90	0.3094
VLD P2	21	1.70	3.30	2.62	0.4833
MDD P2	21	0.95	1.80	1.37	0.2453





**Fig. 5.** Distinctive dental characteristics of different leporid species from Western Europe Pleistocene on left p3 (A) and right P2 (B), in occlusal view. **A–a:** p3 dental terminology (from Palacios and López-Martínez, 1980); **A–b:** *Oryctolagus lacosti* p3 of Perrier (FSL-211647, from De Marfà and Mein, 2007); **A–c:** *Oryctolagus valdarnensis* p3 of Valdarno (IGF 10129, from Angelone and Rook, 2012); **A–d:** *Oryctolagus giberti* p3 of Cueva Victoria (from De Marfà, 2008); **A–e:** *Oryctolagus burgi* p3 of Valdemino (Val 91 A/B, from Nocchi and Sala, 1997a); **A–f:** *Oryctolagus cuniculus* p3 of Pont d'Ambon c.3 (from Donard, 1982); **A–g:** *Lepus* sp. p3 of Sima del Elefante (from De Marfà, 2009); **B–a:** P2 dental terminology (from Palacios and López-Martínez, 1980); **B–b:** *Oryctolagus lacosti* P2 of Perrier (FSL-211646, from De Marfà and Mein, 2007); **B–c:** *Oryctolagus valdarnensis* P2 of Valdarno (IGF 10130, from Angelone and Rook, 2012); **B–d:** *O. giberti* P2 of Cueva Victoria (from De Marfà, 2008); **B–e:** *O. burgi* P2 of Valdemino (Val 91 A21/B/1, from Nocchi and Sala, 1997a); **B–f:** *O. cuniculus* P2 of Pont d'Ambon c.3 (from Donard, 1982); **B–g:** *Lepus* sp. P2 of Sima del Elefante (from De Marfà, 2009).

**Fig. 5.** Caractères dentaires distinctifs des différentes espèces de léporidés pléistocènes d'Europe occidentale, sur la p3 gauche (A) et la P2 droite (B) en vue occlusale. **A–a:** terminologie dentaire de la p3 (d'après Palacios et López-Martínez, 1980). **A–b:** p3 d'*Oryctolagus lacosti* de Perrier (FSL-211647, d'après De Marfà et Mein, 2007). **A–c:** p3 d'*Oryctolagus valdarnensis* de Valdarno (IGF 10129, d'après Angelone et Rook, 2012). **A–d:** p3 d'*Oryctolagus giberti* de la Cueva Victoria (d'après De Marfà, 2008). **A–e:** p3 d'*Oryctolagus burgi* de Valdemino (Val 91 A/B, d'après Nocchi et Sala, 1997a). **A–f:** p3 d'*Oryctolagus cuniculus* de Pont d'Ambon c.3 (d'après Donard, 1982). **A–g:** p3 de *Lepus* sp. de la Sima del Elefante (d'après De Marfà, 2009). **B–a:** terminologie dentaire de P2 (d'après Palacios et López-Martínez, 1980). **B–b:** P2 d'*O. lacosti* de Perrier (FSL-211646, d'après De Marfà et Mein, 2007). **B–c:** P2 d'*Oryctolagus valdarnensis* de Valdarno (IGF 10130, d'après Angelone et Rook, 2012). **B–d:** P2 d'*O. giberti* de la Cueva Victoria (d'après De Marfà, 2008). **B–e:** P2 d'*Oryctolagus burgi* de Valdemino (Val 91 A21/B/1, d'après Nocchi et Sala, 1997a). **B–f:** P2 d'*O. cuniculus* de Pont d'Ambon c.3 (d'après Donard, 1982). **B–g:** P2 de *Lepus* sp. de la Sima del Elefante (d'après De Marfà, 2009).

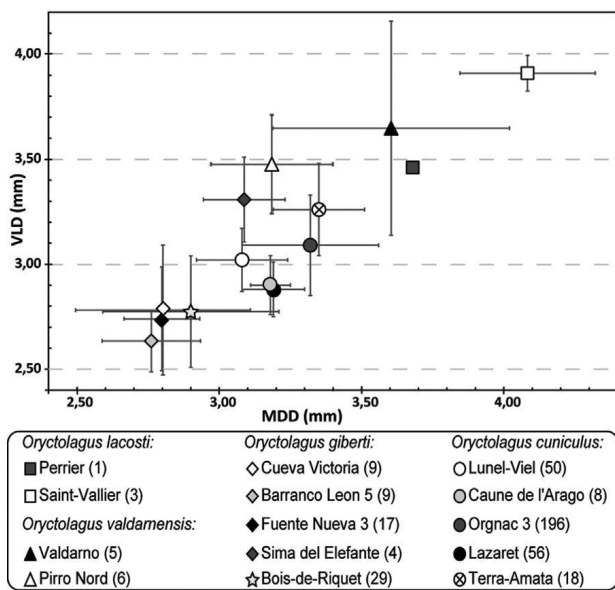
different from both modern rabbits and our Late Pleistocene sample, is more difficult to distinguish from the Middle Pleistocene *O. cuniculus* populations. The deformation grids show these differences are particularly well expressed at the paraflexid.

In terms of the post-cranial skeleton, the humerus has a narrow bicipital groove in its distal portion. The convexity of the greater tubercle is prominent, and the deltoid crest occupies more than one third of the bone's length proximal-distally and disappears abruptly (Fig. 8A–e). These characters are typical of *O. giberti* (Fig. 8A–b). The deltoid crest is slightly less clear in *O. cuniculus* and gradually reduces in *O. lacosti* and hares. The average transverse diameter of the distal epiphysis in the Bois-de-Riquet individuals falls within the variability of the Pleistocene *Oryctolagus* (Table 3) and differs from both large rabbit species (*O. valdarnensis* or *O. burgi*) and the different hares in the sample (Table 5).

The acetabular notch of the coxal bone is deep and relatively more closed than in *O. cuniculus* (Fig. 8B). The semi-lunar surface is larger in *O. giberti* than in other leporid species (Fig. 8B–b), and the auricular surface is wide and V-shaped. The ventral edge of the ventro-caudal iliac spine is prominent. While the acetabulum dimensions falls within the variability of Middle Pleistocene rabbits from southern France, they are slightly larger than *O. giberti* from Cueva Victoria (Table 3).

The cranio-medial surface of the greater trochanter is narrow, and the third trochanter is higher than in other members of the genus *Oryctolagus* (Fig. 8C). In caudal view, the trochanteric fossa is narrow and deep. The distal fragments are mostly incomplete or belong to immature individuals. The dimensions of the two femurs are more comparable to those of *O. giberti* and *O. cuniculus* than *O. valdarnensis* or *O. burgi* (Table 3).





**Fig. 6.** (Color online.) Biometric relationship between mesio-distally diameter (MDD) and vestibular-lingually diameter (VLD) of p3 (in mm) in *Oryctolagus cf. giberti* from Bois-de-Riquet and other Pleistocene fossil leporids: *O. giberti* of Sima del Elefante, Cueva Victoria, Fuente Nueva 3 and Barranco Leon 5 (data from De Marfà, 2009); *Oryctolagus lacosti* of Perrier and Saint-Vallier (data from De Marfà, 2009); *Oryctolagus valdarnensis* of Valdarno (data from Angelone and Rook, 2012) and Pirro Nord (data from Angelone, 2013); *Oryctolagus cuniculus* of Lunel-Viel, Lazaret, Caune de l'Arago, Terra-Amata and Orgnac 3 (data from Desclaux, 1992; Donard, 1982; El Guennouni, 2001). The bars show the standard deviations for each series with the number of specimens in brackets.

**Fig. 6.** (Couleur en ligne.) Relation biométrique entre le diamètre mésio-distal (DMD) et le diamètre vestibulo-lingual (DVL) des p3 (en mm) chez *Oryctolagus cf. giberti* du Bois-de-Riquet et d'autres léporidés fossiles du Pléistocène: *O. giberti* de la Sima del Elefante, Cueva Victoria, Fuente Nueva 3 et Barranco Leon 5 (données d'après De Marfà, 2009); *Oryctolagus lacosti* de Perrier et Saint-Vallier (données d'après De Marfà, 2009); *Oryctolagus valdarnensis* de Valdarno (données d'après Angelone et Rook, 2012) et Pirro Nord (données d'après Angelone, 2013); *Oryctolagus cuniculus* de Lunel-Viel, Lazaret, caune de l'Arago, Terra-Amata et Orgnac 3 (données d'après Desclaux, 1992; Donard, 1982; El Guennouni, 2001). Les barres représentent l'écart-types pour chaque série, avec le nombre de spécimens entre parenthèses.

**3.2.1.2. Additional elements.** The mandibles from Bois-de-Riquet have relatively large, round mental foramina, which are located within 3 mm of the p3. A similar pattern was noted (Table 2) with the Cueva Victoria individuals (see De Marfà, 2008). The majority of the upper incisors (I1) have a rounded mesial lobe, and the ellipsoidal P2 have three inflexions (Fig. 4H–J). The lagicone has a surface area equal to or greater than that of the mesial hypercone. The paraflexus penetrates obliquely and more deeply than the mesoflexus and the hypoflexus, reaching the middle of the tooth's length with a slight irregularity on the anterior edge. Generally, the mesoflexus is less pronounced than the hypoflexus, as is the case in *O. giberti* from Cueva Victoria, but differs substantially from larger species such as *O. lacosti*, *O. valdarnensis* and *O. burgi* (Fig. 5B–d). This tooth varies significantly between rabbit species and, although not currently a key element in the characterization of Pleistocene populations, nevertheless provides useful information. Regarding the rest of the upper dentition, the hypoflexus is undulating on the mesial edge (between five

and seven undulations) and penetrates a little more than half the width of the crown.

While the highly fragmented scapulae have not been described in detail, the glenoid cavity (Table 2) is significantly smaller than in hares (see Donard, 1982), allowing three fragments to be assigned to the genus *Oryctolagus*. The tibial intercondylar eminence is formed by two small but prominent tubercles. The tibial crest is clearly discontinuous and oriented laterally. In cranial view, the distal epiphysis has a slight depression on the shaft, and the distal edge of the articular surface shows a regular rounded notch in caudal view. While these characteristics are typical of rabbits, they are not species specific. The dimensions of the tibia (Table 2) also argue in favor of the specimens representing *Oryctolagus* (see De Marfà, 2009; Donard, 1982). Similarly, although there is no particular anatomical aspect of the calcaneum that separates different leporid species, its size is nevertheless diagnostic and places this element within the variability of *O. giberti* (see De Marfà, 2008). Finally, the rectangular trochlea of the talus again indicates an attribution to the genus *Oryctolagus*. The size (Table 2) of the talus also falls within the variability of rabbits and clearly differs from *Lepus* (see Donard, 1982).

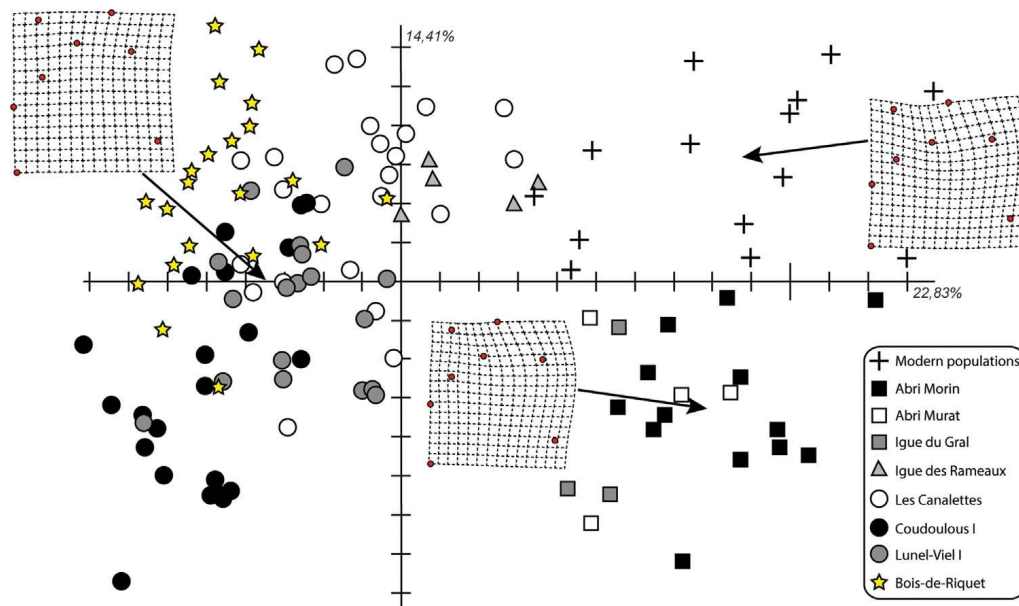
### 3.2.2. *Lepus* sp.

#### Genus *Lepus* Linnaeus, 1758

Six teeth can unquestionably be attributed to *Lepus* sp. Although the upper incisor has a rounded mesial lobe, a trait more characteristic of *Oryctolagus*, its size (2 mm long and 3.1 mm wide) ranks it amongst the hares (see Donard, 1982). The P2 are ellipsoidal and have three inflexions (Fig. 4K–L). The surface of the lagicone is similar to the mesial hypercone, and the paraflexus penetrates deeper than both the weakly developed mesoflexus and hypoflexus. These traits are shared by the individuals from Bois-de-Riquet and the *Lepus* sp. from Sima del Elefante (Fig. 5B–g), but are in stark contrast with larger forms such as *O. lacosti*, *O. valdarnensis* and *O. burgi* (Fig. 5Bb–c and e).

The p3 come from a mature and juvenile individual. The p3 of the mature individual is broken along the lingual edge (Fig. 4F) and has a highly developed vestibular anteroconid. Although the lingual anteroconid is fragmented, it appears small and tapered. The protoflexid is weakly expressed, unlike what is observed in hares, for example those from Sima del Elefante (Fig. 5A–g). The heavily-damaged hypoflexid is deep and occupies almost the entire width of the tooth. The paraflexid and entoconid are not well-developed and rather small (Table 4). The anteroconids of the juvenile p3 are well-developed but asymmetric, characterized by a rather elongated vestibular anteroconid. The protoflexid forms an acute angle, and the hypoflexid is smooth and runs across almost the entire width of the tooth. Finally, the paraflexid is absent on the juvenile p3.

The scapular fragment exhibits significant differences in terms of size and morphology. In ventral view, the glenoid cavity, supraglenoid tubercle and coracoid process of the articular surface meet in a relatively flat, non-articular surface (Fig. 8D–c), a trait unique to hares (Callou, 1997). Additionally, the dimensions of the glenoid cavity



**Fig. 7.** (Color online.) Principal Component Analysis (PCA) and deformation grids obtained from eight landmarks. The axes 1 and 2 represent 37.24% of the total variance.

**Fig. 7.** (Couleur en ligne.) Analyse en composantes principales (ACP) et grilles de déformation obtenues à partir des huit points repères. Les axes 1 et 2 représentent 37,24% de la variance totale.

(Table 4) fall within the variability of both Pleistocene and present-day hares (see Donard, 1982).

The humerus has a thick trochlea and a relatively blunt medial epicondyle. These dimensions are clearly more similar to *Lepus* from Spanish sites (Table 5). The humerus is slightly larger than hares from same period at Sima del Elefante and smaller than the Pleistocene hares known from France. The most complicated element of the hind

limb is the limited number of distinctive morphological traits between the two genera, especially in terms of the tarsals. On the other hand, hares, which are better suited to running, have much longer and more robust legs than do wild rabbits, meaning that size criteria alone are sufficient for distinguishing between genera. Two of the largest calcaneums were found at Bois-de-Riquet (23.06 mm for the only complete specimen) feature immature characters

**Table 3**

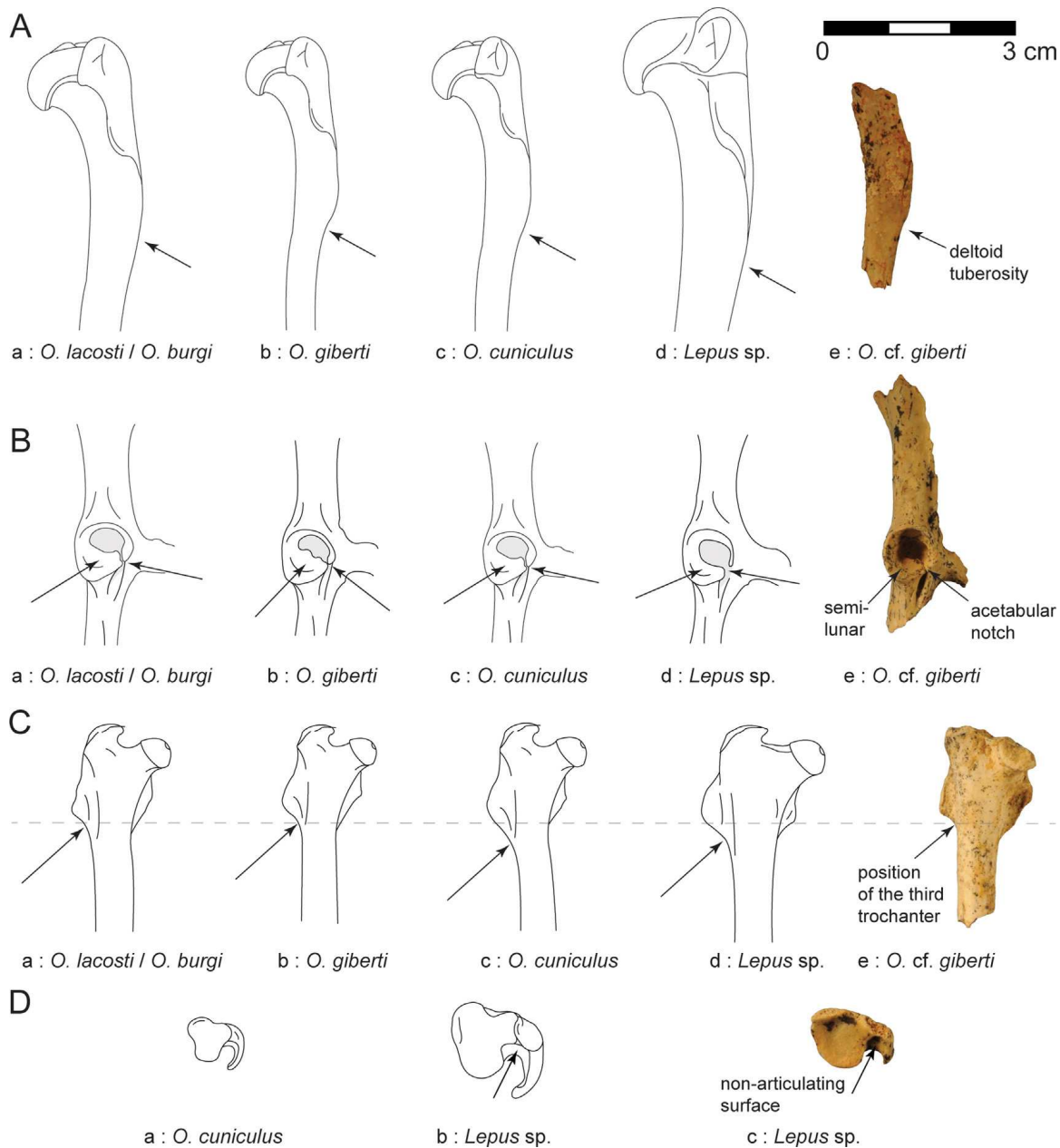
Comparison of measurements for *Oryctolagus cf. giberti* from Bois-de-Riquet with other Pleistocene populations.

**Tableau 3**

Mesures comparatives des *Oryctolagus cf. giberti* du Bois-de-Riquet avec d'autres populations pléistocènes.

Measurements	Site	Species	Min	Max	n	Mean	$\sigma$	References
DT distal humerus	Valdarno, Tuscany (I)	<i>O. valdarnensis</i>	11.08	11.86	2	–	–	De Marfà, 2009
	Caune de l'Arago, Pyrénées-Orientales (F)	<i>O. cuniculus</i>	8.30	10.18	129	9.22	0.47	Desclaux, 1992
	Valdemino, Savona (I)	<i>O. burgi</i>	9.20	12.90	31	10.31	0.90	Nocchi and Sala, 1997a
	Cova del Bolomor IV, Valencia (S)	<i>O. cuniculus</i>	8.06	10.04	10	8.92	0.62	Sanchis-Serra, 2010
	Lunel-Viel, Hérault (F)	<i>O. cuniculus</i>	7.90	9.40	30	8.48	0.40	Donard, 1982
	Lazaret, Alpes-Maritime (F)	<i>O. cuniculus</i>	8.00	10.82	159	9.30	0.52	El Guennouni, 2001
	<b>Bois-de-Riquet, Hérault (F)</b>	<b><i>O. cf. giberti</i></b>	<b>8.86</b>	<b>9.79</b>	<b>7</b>	<b>9.27</b>	<b>0.36</b>	<b>This paper</b>
DAP coxal	Perrier, Auvergne (F)	<i>O. lacosti</i>	–	–	1	8.87	–	De Marfà, 2009
	Cueva Victoria, Murcia (S)	<i>O. giberti</i>	7.11	7.50	2	–	–	De Marfà, 2009
	Valdemino, Savona (I)	<i>O. burgi</i>	8.01	8.54	2	–	–	De Marfà, 2009
	Cova del Bolomor IV, Valencia (S)	<i>O. cuniculus</i>	8.87	9.65	4	9.20	0.37	Sanchis-Serra, 2010
	Lunel-Viel, Hérault (F)	<i>O. cuniculus</i>	7.80	9.20	32	8.31	0.31	Donard, 1982
	Lazaret, Alpes-Maritime (F)	<i>O. cuniculus</i>	7.02	9.20	56	8.31	0.43	El Guennouni, 2001
	<b>Bois-de-Riquet, Hérault (F)</b>	<b><i>O. cf. giberti</i></b>	<b>7.85</b>	<b>9.05</b>	<b>5</b>	<b>8.30</b>	<b>0.46</b>	<b>This paper</b>
DT distal femur	Valdarno, Tuscany (I)	<i>O. valdarnensis</i>	–	–	1	16.60	–	De Marfà, 2009
	Cueva Victoria, Murcia (S)	<i>O. giberti</i>	13.94	15.82	3	14.59	1.07	De Marfà, 2009
	Caune de l'Arago, Pyrénées-Orientales (F)	<i>O. cuniculus</i>	12.85	16.63	16	14.03	0.69	Desclaux, 1992
	Valdemino, Savona (I)	<i>O. burgi</i>	15.00	17.80	24	16.35	0.72	Nocchi and Sala, 1997a
	Cova del Bolomor IV, Valencia (S)	<i>O. cuniculus</i>	14.08	14.77	3	14.46	0.35	Sanchis-Serra, 2010
	Lazaret, Alpes-Maritime (F)	<i>O. cuniculus</i>	14.04	16.20	31	15.20	0.56	El Guennouni, 2001
	<b>Bois-de-Riquet, Hérault (F)</b>	<b><i>O. cf. giberti</i></b>	<b>14.11</b>	<b>14.15</b>	<b>2</b>	–	–	<b>This paper</b>

F: France; I: Italy; S: Spain.



**Fig. 8.** (Color online.) Distinctive characteristics of the different leporid species from Pleistocene Western Europe. Right humerus (A) in lateral view (A–a from Nocchi and Sala, 1997a; A–b from De Marfà, 2008; A–c and A–d from Callou, 1997; A–e BDR12 X37A – MP0014), on right coxal (B) in ventral view (B–b from De Marfà, 2008; B–e BDR08 L2 – MP0123), on right femur (C) in cranial view (C–a from Nocchi and Sala, 1997a; C–b from De Marfà, 2008; C–c and C–d from Callou, 1997; C–e BDR08 K2 – MP0259) and on right scapula (D) in ventral view (D–a and D–b from Callou, 1997; D–c BDR10 W33 – MP0083). The arrows indicate the differences for a diagnosis.

**Fig. 8.** (Couleur en ligne.) Caractères distinctifs des différentes espèces de léporidés du Pléistocène d'Europe occidentale. Humérus droit (A) en vue latérale (A–a d'après Nocchi et Sala, 1997a; A–b d'après De Marfà, 2008; A–c et A–d d'après Callou, 1997; A–e BDR12 X37A – MP0014); coxal droit (B) en vue ventrale (B–b d'après De Marfà, 2008; B–e BDR08 L2 – MP0123); fémur droit (C) en vue crâniale (C–a, d'après Nocchi et Sala, 1997a; C–b d'après De Marfà, 2008; C–c et C–d, d'après Callou, 1997; C–e BDR08 K2 – MP0259) et scapula droite (D) en vue ventrale (D–a et D–b d'après Callou, 1997; D–c BDR10 W33 – MP0083). Les flèches indiquent les différences pour une diagnose.

(porous bone and unfused ends). Comparison with *Oryctolagus cf. giberti* juveniles from the deposits indicates an attribution to *Lepus*. In proximal view, the talus has a relatively square trochlea. In addition to this characteristic feature of hares (Callou, 1997), the dimensions (Table 4) are also closer to those of *Lepus* based on measurements available in Donard (1982).

#### 4. Discussion

The Bois-de-Riquet leporid assemblage contains two taxa previously documented from Lower Pleistocene deposits on the Iberian Peninsula: *Oryctolagus cf. giberti* and *Lepus sp.* The dental and skeletal morphology of the *Oryctolagus* remains are similar to those described for *O. giberti* at

**Table 4**

Measurements for *Lepus* from Bois-de-Riquet. Number of elements (*n*), minimum and maximum values for each measurement, and mean and standard deviations ( $\sigma$ ).

**Tableau 4**

Mesures réalisées sur les différentes parties anatomiques des *Lepus* du Bois-de-Riquet. Sont figurés le nombre de mesures (*n*), les valeurs minimums et maximums pour chaque mesure, la moyenne, ainsi que l'écart-type associé.

Measurements (mm)	<i>n</i>	Min	Max	Mean	$\sigma$
VLD p3 juv	1	2.95	–	–	–
MDD p3 juv	1	3.30	–	–	–
VLD p3	1	3.00	–	–	–
MDD p3	1	3.30	–	–	–
VLD P2	3	3.35	4.00	3.68	0.3253
MDD P2	3	1.85	2.20	2.02	0.1756
DAP scapula neck	1	7.06	–	–	–
DCG scapula	1	10.17	–	–	–
DT distal humerus	1	11.24	–	–	–
DAP distal humerus	1	8.31	–	–	–
Talus length	1	14.54	–	–	–
DT talus trochlea	3	6.16	6.64	6.42	0.2417

Cueva Victoria (De Marfà, 2008). The p3 have fairly deep anteroflexid with converging edges, an ellipsoidal vestibular anteroconid and an extended lingual anteroconid that is relatively rectangular. Conversely, the morphology of the Bois-de-Riquet individuals approaches that of the so-called “modern” *O. cuniculus* given their similar anteroconids and deeper anteroflexid (Figs. 4 and 5). Moreover, the morphological and metric traits of the p3 from Bois-de-Riquet individuals appear significantly different from those of *O. valdarnensis*, which is found in Italy during the same period (Fig. 5A–c and Fig. 6).

In addition, while De Marfà (2008) has stated that dental configuration alone is insufficient to distinguish *O. giberti* and *O. cuniculus*, our geometric morphometrics succeeded in differentiating middle and late Upper Pleistocene population from extant groups despite the relatively low variance. Furthermore, although distinguishing the Bois-de-Riquet population and the Middle Pleistocene samples was not clear, our preliminary analysis suggests that a larger comparative sample ought to provide more reliable results. In terms of the post-cranial skeleton,

the deltoid tuberosity is relatively well-developed, the auricular surface of the coxal bone is wide and V-shaped, and the third trochanter is in a high position. The available morphological data for the different species of Pleistocene rabbits (Fig. 1) indicates the principle diagnostic criteria to relate to the humerus, pelvis and femur (Fig. 8).

From an osteometric perspective, the leporids from Bois-de-Riquet are slightly smaller than those assigned to *Oryctolagus* sp. from Sima del Elefante (Burgos, Spain), which are dated to around 1.2 Ma (Cuenca-Bescós and Rofes, 2004; Rosas et al., 2006) but are slightly larger than *O. giberti* from Cueva Victoria (Murcia, Spain), dated to 1.4 Ma (Gibert et al., 1999). It is important to note that the remains from the Lower Pleistocene deposits of Sima del Elefante probably belong to *O. giberti* (De Marfà, 2009).

The remains attributable to *O. giberti* from Bois-de-Riquet, dated to between 1.2 and 1 Ma, indicate that this species developed in areas outside the Iberian Peninsula. Previously, this possibility was hinted at only by the presence of *O. gr. laynensis-cuniculus* at about 1 Ma from Vallonnet (Nocchi and Sala, 1997b). The limited number of remains and the lack of species specific attribution precluded identifying *O. giberti* at this site. Its extension beyond the Pyrenees certainly marks the beginning of the expansion of this lineage from the Lower Pleistocene onwards. On the other hand, larger rabbits from central Mediterranean (*O. lacosti* – *O. valdarnensis* – *O. burgi*) became isolated in Tuscany before disappearing during the late Middle Pleistocene (cf. Fig. 1). The rabbits from Bois-de-Riquet suggest a gradual evolution of the genus *Oryctolagus* that began in the Lower Pleistocene and was spread across a more substantial area than previously thought (cf. Fig. 1).

The second group of leporids from Bois-de-Riquet has been assigned to the genus *Lepus* based on the characters proposed by Callou (1997). The scapula presents a non-articular surface (ventral view) between the glenoid cavity, supraglenoid tubercle and coracoid process. The humerus has a relatively thick trochlea and a blunt medial epicondyle, while the talus has a square trochlear morphology in proximal view. Unfortunately, the limited number of remains made identifying the exact species impossible.

**Table 5**

Comparison of measurements for *Lepus* sp. of Bois-de-Riquet with other Pleistocene populations.

**Tableau 5**

Mesures comparatives du *Lepus* sp. du Bois-de-Riquet avec d'autres populations pléistocènes.

Measurements	Site	Species	Min	Max	<i>n</i>	Mean	$\sigma$	References
DT distal humerus	Sima del Elefante, Burgos (S)	<i>L. sp.</i>	9.50	10.71	8	10.07	0.39	De Marfà, 2009
	Cova del Bolomor le, Valencia (S)	<i>L. sp.</i>	–	–	1	11.11	–	Sanchis-Serra and Fernández-Peris, 2011
	Camp de Peyre, Lot-et-Garonne (F)	<i>L. timidus</i>	11.00	12.70	8	11.78	0.62	Donard, 1982
	Le Regourdou, Dordogne (F)	<i>L. timidus</i>	11.50	12.20	7	11.90	0.22	Donard, 1982
	Moros Gabasa, Huesca (S)	<i>L. sp.</i>	–	–	1	11.80	–	Sanchis-Serra, 2010
	Aitzbitarte IV, Cantabria (S)	<i>L. sp.</i>	–	–	1	12.20	–	Altuna, 1972
	Urtiaga D, Cantabria (S)	<i>L. sp.</i>	–	–	1	11.50	–	Altuna, 1972
	Urtiaga F, Cantabria (S)	<i>L. sp.</i>	–	–	1	12.10	–	Altuna, 1972
	La Madeleine, Dordogne (F)	<i>L. timidus</i>	11.40	13.30	45	12.47	0.45	Donard, 1982
	Bois-Ragot, Vienne (F)	<i>L. timidus</i>	11.70	13.80	51	12.70	0.58	Donard, 1982
	Le Quéroy, Charente (F)	<i>L. europaeus</i>	11.50	12.90	10	11.89	0.40	Donard, 1982
	<b>Bois-de-Riquet, Hérault (F)</b>	<b><i>L. sp.</i></b>	–	–	<b>1</b>	<b>11.24</b>	–	<b>This paper</b>

F: France; S: Spain.



*Lepus* sp. from Bois-de-Riquet seems to be smaller than both Middle and Upper Pleistocene hares from Western Europe as well as modern European hares. The reduced body size of *Lepus* sp. in the Lower Pleistocene sample could be explained by the possibility that:

- hares were not yet clearly differentiated (López-Martínez, 1980);
- environmental conditions controlled body size;
- hares experienced substantial interspecific competition with rabbit (Flux, 2008; Fraguglione, 1960).

The identification of *Lepus* sp. at Bois-de-Riquet is the first time this genus has been recorded outside Central Europe (Fladerer, 1987; Kretzoi, 1956; Paunović and Jambrešić, 1997), Germany (Maul, 2001), Italy (Van der Meulen, 1973) or Spain (De Marfà, 2009; Galobart et al., 2003; Mazo et al., 1985), suggesting the previously suggested palaeobiogeographic hiatus is an artifact of research intensity. The morphological and hence taxonomic similarities between the Bois-de-Riquet and Sima del Elefante leporids, as well as the simultaneous presence of *Lepus* sp. and *Oryctolagus* cf. *giberti* in both deposits, suggest the two sites occupy a similar chronological position. However, the two taxa of Bois-de-Riquet are comparatively larger than the Spanish population.

There is a clinal variation in the size of wild rabbits (Callou, 2003), with the largest populations occupying higher latitudes (northern France) and smaller populations found in more southerly regions (Spain and Maghreb). Moreover, a mathematical relationship has been demonstrated between the size of extant rabbits and temperature (Davis and Moreno-García, 2007) that is in line with Bergmann's rule. Leporid body size is highly dependent on geography and climate. For example, El Guennouni (2001) has shown substantial differences in body size for *O. cuniculus* from southern France and northern Spain, explaining biometric variations of Middle and Upper Pleistocene rabbits with reference to different climatic conditions.

The Bois-de-Riquet leporids are larger than those from the more southern Cueva Victoria, which is consistent with the clinal variation observed by Callou (2003). On the other hand, they are smaller than examples from Sima del Elefante, which also lies at a lower latitude. This pattern is likely explained by local climatic influences. Both Bois-de-Riquet and Cueva Victoria are located on the Mediterranean coast (cf. Fig. 1), while Burgos is exposed to the more oceanic conditions of northern Spain (Peel et al., 2007). Although difficult to demonstrate conclusively, similar climatic differences between these regions may have existed during the Lower Pleistocene. For example, it is reasonable to assume that the Mediterranean coast presented more favorable climatic conditions during this period, leading to a reduction in the size of rabbits (Davis and Moreno-García, 2007) according to Bergman's rule.

In the light of what little data is currently available from sites across Western Europe and the considerable period of time involved, size criteria alone are sufficient only to differentiate Lower Pleistocene leporids by genus (i.e., *Oryctolagus* and *Lepus*). The identification of different

species requires detailed morphological and morphometric traits of both dental remains and post-cranial skeletons bearing in mind both chronological and geographical factors.

## 5. Conclusion

The Bois-de-Riquet assemblage sheds new light on the evolutionary history of extant rabbits and the Lower Pleistocene geography of leporids, including evidence for a wider geographical range of *Oryctolagus* cf. *giberti* and the presence of *Lepus* sp., linking the Iberian Peninsula and Central Europe. Furthermore, the absence of leporids in certain regions of Western Europe most likely reflects research intensity rather than a genuine biochronological hiatus.

## Acknowledgements

Excavations at Bois-de-Riquet were funded by the SRA (Languedoc-Roussillon) and the "Conseil général de l'Hérault". We thank the UMR-5199 PACEA for the financing of this work and E. Pubert, J.-B. Mallye and P. Michel for providing material and making their reference collections available for comparison. We also wish to thank H. Blain and I. Lozano of IPHES Tarragona for sifting and sorting the sieve residue and M. Matu and B. Gravina for their careful reading of this article. This work has been carried out thanks to the support of the A\*MIDEX grant (No. ANR-11-IDEX-0001-02) funded by the French Government program *Investissements d'avenir*. Finally, we would like to thank two anonymous reviewers for their suggestions that helped improve the manuscript.

## References

- Alcalde, G., Vila i Mitjà, A., Estévez Escalera, J., 1981. *Algunes precisions sobre l'estratigrafia de la Cova de l'Arbreda (Serinyà, Girona)*. *Rev. Girona* 96, 189–193.
- Altuna, J., (Tesis doctoral) 1972. *Fauna de mamíferos de los yacimientos prehistóricos de Guipúzcoa, con catalogo de los mamíferos cuaternarios del Cantábrico y del Pirineo occidental*. Univ. Mumble, San Sebastian (464 p.).
- Altuna, J., 1990. *La caza de herbívoros durante el Paleolítico y Mesolítico del País Vasco*. *Munibe* 42, 229–240.
- Alves, P.C., Melo-Ferreira, J., 2007. *Are Lepus corsicanus and L. castroviejoi conspecific? Evidence from the analysis of nuclear markers*. In: de Filippo, G., de Riso, L., Riga, F., Trocchi, V., Troisi, S.R. (Eds.), *Conservazione di Lepus corsicanus stato delle conoscenze*. IGF Pub, Napoli, pp. 45–52.
- Alves, P.C., Ferrand, N., Suchentrunk, F., Harris, D.J., 2003. *Ancient introgression of Lepustimidus mtDNA into L. granatensis and L. europaeus in the Iberian Peninsula*. *Mol. Phylogenet. Evol.* 27 (1), 70–80.
- Alves, P.C., Melo-Ferreira, J., Branco, M., Suchentrunk, F., Ferrand, N., Harris, D.J., 2008. *Evidence for genetic similarity of two allopatric European hares (Lepus corsicanus and L. castroviejoi) inferred from nuclear DNA sequences*. *Mol. Phylogenet. Evol.* 46, 1191–1197.
- Angelone, C., 2013. *Fossil Lagomorpha from Pirro Nord (Apulia, southern Italy)*. *Palaeontogr. Abt. A* 298 (1–6), 95–105.
- Angelone, C., Rook, L., 2012. *Late Neogene and Quaternary lagomorphs from Tuscany: a revision based on specimens in Basel Naturhistorisches Museum and Florence University collections*. *Swiss J. Palaeontol.* 131 (1), 127–145.
- Argenti, P., Kotsakis, T., 2009. *The fossil remains of Soricidae and Leporidae (Mammalia) in the Lower Pleistocene of Pietrafitta (Perugia, Central Italy)*. *Boll. Soc. Paleontol. Ital.* 48, 59–62.
- Averianov, A.O., Tesakov, A., 1997. *Evolutionary trends in Mio-Pliocene Leporinae, based on Trischizolagus*. *Palaontol. Z.* 71 (1–2), 145–153.
- Barone, R., 1986. *Anatomie comparée des mammifères domestiques: ostéologie*. Vigot 1, Paris (761 p.).



- Bignon, O., Baylac, M., Vigne, J.-D., Eisenmann, V., 2005. Geometric morphometrics and the population diversity of Late Glacial horses in Western Europe (*Equus caballus arcelini*): phylogeographic and anthropological implications. *J. Archeol. Sci.* 32 (1), 375–391.
- Blasco, R., Fernández-Peris, J., 2012. A uniquely broad spectrum diet during the Middle Pleistocene at Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Quatern. Int.* 252, 16–31.
- Blondel, J., 1967. Réflexions sur les rapports entre prédateurs et proies chez les rapaces I. Les effets de la prédation sur les populations de proies. *Terre Vie* 114, 5–32.
- Bookstein, F.L., 1991. *Morphometric Tools for Landmark Data: Geometry and Biology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK (435 p.).
- Boudadi-Maligne, M., 2010. *Les Canis pléistocènes du Sud de la France: approche biosystématique, évolutive et biochronologique* (Thèse). Université Bordeaux 1, Talence (451 p.).
- Bourguignon, L., Crochet, J.-Y., Capdevila, R., Ivorra, J., Antoine, P.O., Augusti, J., Barsky, D., Blain, H.A., Cochard, D., De Weyer, L., Filoux, A., Firmat, C., Lozano, I., Magniez, P., Pelletier, M., Testu, A., Valensi, P., 2012. Le site du Pléistocène inférieur du Bois-de-Riquet à Lézignan-la-Cèbe. Rapport de fouille annuel (198 p.).
- Bourguignon, L., Crochet, J.-Y., Capdevila, R., Ivorra, J., Antoine, P.O., Augusti, J., Barsky, D., Blain, H.A., Boulbes, N., Bruxelles, L., Claude, J., Cochard, D., Filoux, A., Firmat, C., Lozano, I., Magniez, P., Pelletier, M., Rios, J., Testu, A., Valensi, P., de Weyer, L., in press. Bois-de-Riquet (Lézignan-la-Cèbe, Hérault): a late Early Pleistocene archeological occurrence in southern France. *Quatern. Int.*
- Brugal, J.-P., Fosse, P., 2004. Carnivores et Hommes au Quaternaire en Europe de l'Ouest. *Rev. Paleobiol.* 23 (2), 575–595.
- Callou, C., 1997. Diagnose différentielle des principaux éléments squelettiques du Lapin (*Oryctolagus*) et du Lièvre (*Lepus*) en Europe occidentale. Fiches d'ostéologie animale pour l'archéologie, Série B: mammifères. Centre de recherches archéologiques, Valbonne (21 p.).
- Callou, C., 2003. De la garenne au clapier: étude archéozoologique du lapin en Europe occidentale. *Mem. Mus. Hist. Nat.* 189 (358 p.).
- Chaline, J., Erbajeva, M., Montuire, S., 2000. Upper Pliocene Leporids (Mammalia, Lagomorpha) from Montoussé-5 (Haute-Pyrénées, France). *Neues Jahrb. Geol. Palaentol. Monatsh.* 2, 93–106.
- Clot, A., 1975. Les dépôts ossifères de Montoussé (Hautes-Pyrénées). *Bull. Assoc. Fr. Étude Quat.* 12 (3–4), 205–206.
- Cochard, D., 2004a. Les Léporidés dans la subsistance Paléolithique du Sud de la France. (Thèse). Université Bordeaux-1, Talence, France (354 p.).
- Cochard, D., 2004b. Étude taphonomique des Léporidés d'une tanière de renard actuelle. *Rev. Paleobiol.* 23 (2), 659–673.
- Cochard, D., 2004c. Influence de l'âge des proies sur les caractéristiques des accumulations de léporidés produites par le hibou grand-duc. In: Brugal, J.-P., Desse, J., (Eds.), Petits animaux et sociétés humaines. Du complément alimentaire aux ressources utilitaires. In: XXIV<sup>es</sup> Rencontres internationales d'archéologie et d'histoire d'Antibes, pp. 313–316.
- Cochard, D., 2007. Caractérisation des apports de Léporidés dans les sites paléolithiques et application méthodologique à la couche VIII de la grotte Vaufray. In: Evin, J., (Ed.), Un siècle de construction du discours scientifique en Préhistoire, « Aux conceptions d'aujourd'hui », (26<sup>e</sup> congrès préhistorique de France – Congrès du Centenaire, Avignon-Bonnieux, 21–25 septembre 2004). *Bull. Soc. Prehist. Fr.* 3, 467–480.
- Cochard, D., 2008. Discussion sur la variabilité intrarégionale d'accumulations osseuses de petits prédateurs. *Ann. Paleontol.* 94 (2), 89–101.
- Cochard, D., Brugal, J.-P., Morin, E., Meignen, L., 2012. Evidence of small fast game exploitation in the Middle Paleolithic of Les Canalettes Aveyron, France. *Quatern. Int.* 264, 32–51.
- Corbet, G.B., 1986. Relationships and origins of the European lagomorphs. *Mammal Rev.* 16 (3–4), 105–110.
- Cucchi, T., (Thèse) 2005. Le commensalisme de la souris et les sociétés néolithiques méditerranéennes. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (289 p.).
- Cuenca-Bescós, G., Rofes, J., 2004. Insectívoros (Mammalia), clima y paisaje de los niveles inferiores de Trincheras Elefante (Pleistoceno Inferior, Atapuérca). In: Baquedano, E., Rubio Jara, S., (Eds.), Miscelánea en homenaje a Emiliano Aguirre. Zona Arqueológica, Alcalá de Henares. II: Paleontología. Zona Arqueológica 4. Museo Arqueológico Regional, Alcalá de Henares, pp. 150–156.
- Daura, J., Sanz, M., Subira, M.E., Quam, R., Fullola, J.M., Arsuaga, J.L., 2005. A Neanderthal mandible from the Cova del Gegant (Sitges, Barcelona, Spain). *J. Hum. Evol.* 49 (1), 56–70.
- Davis, S.J., Moreno-García, M., 2007. Of metapodials, measurements and music-eight years of miscellaneous zoarchaeological discoveries at the IPA, Lisbon. *O Arqueol. Port. Série IV* (25), 9–165.
- De Marfà, R., 2008. *Oryctolagus giberti* n. sp. (Lagomorpha, Mammalia) du Pléistocène inférieur de Cueva Victoria (Murcie, Espagne). *C. R. Palevol* 7, 305–313.
- De Marfà, R., (Tesi doctoral) 2009. Els lagomorfs (O. Lagomorpha; Cl. Mammalia) del Pliocè i Pleistocè europeus. Universitat de Barcelona, Barcelona (206 p.).
- De Marfà, R., Mein, P., 2007. Révision d'*Oryctolagus lacosti* (Lagomorpha, Mammalia) du Pliocène supérieur de Perrier (Auvergne, France). *C. R. Palevol* 6, 327–334.
- Denys, C., Geraads, D., Hublin, J.-J., Tong, H., 1987. Méthode d'étude taphonomique des microvertébrés. Application au site Pléistocène de Tighenif (Ternifine, Algérie). *Archaeozoologia* 1, 53–82.
- Desclaux, E., 1992. Les petits vertébrés de la Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées-Orientales). Paléontologie, Paléoécologie, Taphonomie (Thèse). Muséum national d'histoire naturelle, Paris (444 p.).
- Dickman, C.R., 1988. Body size, prey size, and community structure in insectivorous mammals. *Ecology* 69 (3), 569–580.
- Dodson, P., 1973. The significance of small bones in paleoecological interpretation. *Contrib. Geol.* 12, 15–19.
- Donard, E., 1982. Recherches sur les léporinés quaternaires (Pléistocène moyen et supérieur, Holocène) (Thèse). Université Bordeaux-1, Talence, France (161 p.).
- El Guennoui, K., 2001. Les lapins du Pléistocène moyen et supérieur de quelques sites préhistoriques de l'Europe méditerranéenne: Terra-Amata, Orgnac 3, Baume Bonne, la Grotte du Lazaret, la Grotte du Boquete de Zafarraya, Arma delle Manie. Étude paléontologique, archéozoologique et taphonomique. (Thèse). Muséum national d'histoire naturelle, Paris (403 p.).
- Fa, J.E., Stewart, J.R., Lloveras, L., Vargas, J.M., 2013. Rabbits and hominin survival in Iberia. *J. Hum. Evol.* 64 (4), 233–241.
- Fickel, J., Haufler, H.C., Pecchioli, E., Soriguer, R., Vapa, L., Pitra, C., 2008. Cladogenesis of the European brown hare (*Lepus europaeus* Pallas, 1778). *Eur. J. Wildl. Res.* 54 (3), 495–510.
- Fladerer, F.A., 1987. Beitrag zur Entwicklung von *Hypolagus* und *Lepus* im Pliopleistozän von Mitteleuropa. *Sitzungsber.-Osterr. Akad. Wiss., Math.-Naturwiss. Kl., Abt. 2* 196, 123–138.
- Flux, J.E.C., 1994. World distribution. In: Thompson, H.V., King, C.M. (Eds.), *The European Rabbit: The History and Biology of a Successful Colonizer*. Oxford University Press, Oxford, pp. 8–21.
- Flux, J.E.C., 2008. A review of competition between rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) and Hares (*Lepus europaeus*). In: Alves, P.C., Ferrand, N., Hackländer, K. (Eds.), *Lagomorph Biology. Evolution, Ecology, and Conservation*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 241–249.
- Flux, J.E.C., Angermann, R., 1990. The hares and jackrabbits. In: Chapman, J.A., Flux, J.E.C. (Eds.), *Rabbits, Hares and Pikas: Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN, Gland, pp. 61–94.
- Flynn, L.J., Winkler, A.J., Erbaeva, M., Alexeeva, N., Anders, U., Angelone, C., Čermák, S., Fladerer, F.A., Kraatz, B., Ruedas, L.A., Ruf, I., Tomida, Y., Veitschegger, K., Zhang, Z., 2014. The Leporid Datum: a Late Miocene biotic marker. *Mammal Rev.* 44, 164–176.
- Fondi, R., 1972. Fauna cromeriana della Montagnola Senese. *Paleontogr. Ital.* 38, 1–27.
- Fraguglione, D., 1960. Compétition interspécifique entre le lièvre commun et le lapin de garenne. *Diana* 10, 211–212.
- Galobart, A., Quitana, J., Maroto, J., 2003. Los lagomorfos del Pleistoceno inferior de Incarcal (Girona). *Paleontol. Evol.* 34, 69–77.
- Ge, D., Wen, Z., Xia, L., Zhang, Z., Erbaeva, M., Huang, C., Yang, Q., 2013. Evolutionary history of lagomorphs in response to global environmental change. *PLoS One* 8 (4), e59668, <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0059668>.
- Gibert, J., Campillo, D., Eisenmann, V., García-Olivares, E., Malsosa, A., Roe, D.A., Walker, M., Borja, C., Sánchez, F., Ribot, F., Gibert, L., Albadalejo, S., Iglesias, A., Ferrández, C., Maestro, E., 1999. Spanish Late Pliocene and Early Pleistocene hominid, Palaeolithic and faunal finds from Orce (Granada) and Cueva Victoria (Murcia). *Hum. Evol.* 14 (1–2), 29–46.
- Guérin, C., Patou-Mathis, M., 1996. Les grands mammifères plio-pléistocènes d'Europe. *Masson, Paris* (291 p.).
- Guérin, C., Faure, M., Argant, A., Argant, J., Crégut-Bonnouère, É., Debard, É., Delson, E., Eisenmann, V., Hugué, M., Limondin-Lozouet, N., Martín-Suárez, E., Mein, P., Mourer-Chauviré, C., Parenti, F., Pastre, J.-F., Sen, S., Valli, A., 2004. Le gisement Pliocène supérieur de Saint-Vallier (Drôme, France): synthèse biostratigraphique et paléocologique. *Geobios* 37, 349–360.
- Harvati, K., 2003. Quantitative analysis of Neanderthal temporal bone morphology using three-dimensional geometric morphometrics. *Am. J. Phys. Anthropol.* 120, 323–338.
- Hockett, B.S., 1991. Toward distinguishing human and raptor patterning on leporid bones. *Am. Antiq.* 56, 667–679.

- Hoffmann, R.S., Smith, A.T., 2005. Order Lagomorpha. In: Wilson, D.E., Reeder, D.M. (Eds.), *Mammal Species of the World*, third ed. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp. 185–211.
- Kretzoi, M., 1956. Die altpleistozänen Wirbeltierfaunen des Villányer Gebirges. *Geol. Hung. Ser. Paleontol.* 27, 1–264.
- Llorente-Rodríguez, L., 2010. The hares from Cova Fosca (Castellón, Spain). *Archaeofauna* 19, 59–97.
- Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J., 2008a. Taphonomic study of leporid remains accumulated by the Spanish Imperial Eagle (*Aquila adalberti*). *Geobios* 41, 91–100.
- Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J., 2008b. Taphonomic analysis of leporid remains obtained from modern Iberian lynx (*Lynx pardinus*) scats. *J. Archaeol. Sci.* 35, 1–13.
- Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J., 2009. The eagle owl (*Bubo bubo*) as Leporid remains accumulator: taphonomic analysis of modern rabbit remains recovered from nests of this predator. *Int. J. Osteoarchaeol.* 19, 573–592.
- Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J., Maroto, J., Soler, J., Soler, N., 2010. The application of actualistic studies to assess the taphonomic origin of Mousterian rabbit accumulations from Arbreca Cave (North-East Iberia). *Archaeofauna* 19, 99–119.
- Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J., 2012. Feeding the foxes: an experimental study to assess their taphonomic signature on Leporid remains. *Int. J. Osteoarchaeol.* 22, 577–590.
- López-Martínez, N., (Tesis doctoral) 1977. Revisión sistemática y bioestratigráfica de los lagomorfos (Mammalia) del Terciario y Cuaternario de España. Univ. Madrid, Madrid (470 p.).
- López-Martínez, N., 1980. Les lagomorphes (Mammalia) du Pléistocène supérieur de Jaurens. *Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon* 18, 1–16.
- López-Martínez, N., 1989. Revisión sistemática y bioestratigráfica de los lagomorfos (Mammalia) del Terciario y Cuaternario de España. *Mem. Mus. Paleontol. Univ. Zaragoza* 3 (3) (343 p.).
- López-Martínez, N., 2008. The lagomorph fossil record and the origin of the European rabbit. In: Alves, P.C., Ferrand, N., Hackländer, K. (Eds.), *Lagomorph Biology. Evolution, Ecology, and Conservation*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 27–46.
- Mallye, J.-B., Cochard, D., Laroulandie, V., 2008. Accumulations osseuses en périphérie de terriers de petits carnivores: les stigmates de prédation et de fréquentation. *Ann. Paleontol.* 94 (3), 187–208.
- Martín-Suárez, E., Mein, P., 2004. The Late Pliocene locality of Saint-Vallier. *Geobios* 37, 115–125.
- Matthee, C.A., Van Vuuren, B.J., Bell, D., Robinson, T.J., 2004. A molecular supermatrix of the rabbits and hares (Leporidae) allows for the identification of five intercontinental exchanges during the Miocene. *Syst. Biol.* 53 (3), 433–447.
- Maul, L.C., 2001. Die Kleinsäugerreste (Insectivora, Lagomorpha, Rodentia) aus dem Unterpleistozän von Untermassfeld. In: Kahlke, R.D. (Ed.), *Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen, Thüringen, Teil III. Monogr. Romisch-Germanischen Zentralmus. Mainz* 40 (3), 783–887.
- Mazo, A.V., Sesé, C., Ruiz Bustos, A., Peña, J.A., 1985. Geología y paleontología de los yacimientos Plio-pleistocenos de Huescar (Depresión de Guadix-Baza, Granada). *Estud. Geol.* 41, 467–493.
- Mitchell-Jones, A.J., Amori, G., Bogdanowicz, W., Krystufek, B., Reijnders, P.J.H., Spitzberger, F., Stubbe, M., Thissen, J.B.M., Vohralik, V., Zima, J., 1999. *Atlas of European Mammals*. Academic Press, London (250 p.).
- Nocchi, G., Sala, B., 1997a. *Oryctolagus burgi* n. sp. (Mammalia, Lagomorpha) from the Middle Pleistocene levels of Grotta Valdemino (Borgio Verezzi, Savona, North-West Italy). *Paleontol. Evol.* 30–31, 19–38.
- Nocchi, G., Sala, B., 1997b. The fossil rabbit from Valdemino cave (Borgio Verezzi, Savona) in the context of Western Europe *Oryctolagini of Quaternary. Palaeovertebrata* 26 (1–4), 167–187.
- Palacios, F., 1976. Descripción de una nueva especie de liebre (*Lepus castroviejoi*), endémica de la Cordillera Cantábrica. *Doñana Acta Vert.* 3 (2), 205–223.
- Palacios, F., 1996. Systematics of the indigenous hares of Italy traditionally identified as *Lepus europaeus* Pallas, 1778 (Mammalia: Leporidae). *Bonner Zool. Beitrage* 46, 59–92.
- Palacios, F., López-Martínez, N., 1980. Morfología dentaria de las liebres europeas (Lagomorpha, Leporidae). *Doñana Acta Vert.* 7 (1), 61–81.
- Patnaik, R., 2002. Pliocene Leporidae (Lagomorpha, Mammalia) from the Upper Siwaliks of India: implications for phylogenetic relationships. *J. Vertebr. Paleontol.* 22 (2), 443–452.
- Paunović, M., Jambrešić, G., 1997. Review of the results of morphometric and morphogenetic analyses of Early Pleistocene micromammals and Upper Pleistocene cave bears in Croatia. *Geol. Croatia* 50 (2), 225–230.
- Pavao, B., Stahl, P.W., 1999. Structural density assays of leporid skeletal elements with implications for taphonomic, actualistic and archaeological research. *J. Archaeol. Sci.* 26, 53–66.
- Peel, M.C., Finlayson, B.L., McMahon, T.A., 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrol. Earth Syst. Sci. Discuss.* 4 (2), 439–473.
- Pelletier, M., 2013. Étude paléontologique des léporidés du Pléistocène inférieur du Bois-de-Riquet (Lézignan-la-Cèbe, Hérault, France). (Mémoire de Master 2 [sous la direction de David Cochard et Myriam Boudadi-Maligne]). Université Bordeaux-1, Talence, France (72 p.).
- Petter, F., 1961. Éléments d'une révision des lièvres européens et asiatiques du sous-genre *Lepus*. *Z. Saugetierkd.* 26, 30–40.
- Pomel, A., 1853. Catalogue méthodique et descriptif des vertébrés fossiles découverts dans le bassin hydrographique supérieur de la Loire et de l'Allier. J.-B. Baillière, Paris (193 p.).
- Rosas, A., Huguet, R., Pérez-González, A., Carbonell, E., Bermúdez de Castro, J.M., Vallverdú, J., van der Made, J., Allué, E., García, N., Martínez-Pérez, R., Rodríguez, J., Sala, R., Saladie, P., Benito, A., Martínez-Maza, C., Bastir, M., Sánchez, A., Parés, J.M., 2006. The “Sima del Elefante” cave site at Atapuerca (Spain). *Estud. Geol.* 62 (1), 327–348.
- Sala, B., Masini, F., 2007. Late Pliocene and Pleistocene small mammal chronology in the Italian peninsula. *Quatern. Int.* 160 (1), 4–16.
- Sanchis-Serra, A., 2000. Los restos de *Oryctolagus cuniculus* en las tafocenosis de *Bubo bubo* y *Vulpes vulpes* y su aplicación a la caracterización del registro faunístico arqueológico. *Saguntum-PLAV* 32, 31–50.
- Sanchis-Serra, A., 2010. Los lagomorfos del Paleolítico medio de la región central y sudoriental del mediterráneo ibérico. Caracterización tafonómica y taxonómica. (Tesis doctoral). Univ. Valencia, Spain, Valencia (605 p.).
- Sanchis-Serra, A., 2012. Los lagomorfos del Paleolítico medio en la vertiente mediterránea ibérica. Humanos y otros depredadores como agentes de aporte y alteración de los restos óseos en yacimientos arqueológicos. *Mus. Prehist. Valencia Serie de trabajos varios* (115) (271 p.).
- Sanchis-Serra, A., Fernández-Peris, J., 2011. Nuevos datos sobre la presencia de *Lepus* en el Pleistoceno Medio y superior del Mediterráneo Ibérico: La Cova del Bolomor (Valencia). *Saguntum-PLAV* 43, 9–20.
- Sesé, C., Sevilla, P., 1996. Los micromamíferos del Cuaternario peninsular español: cronoestratigrafía e implicaciones bioestratigráficas. *Rev. Esp. Paleontol. special issue* 1, 278–287.
- Stamatis, C., Suchentrunk, F., Moutou, K.A., Giacometti, M., Haerer, G., Djan, M., Vapas, L., Vukovic, M., Tvrtković, N., Sert, H., Alves, P.C., Mamuris, Z., 2009. Phylogeography of the brown hare (*Lepus europaeus*) in Europe: a legacy of southeastern Mediterranean refugia? *J. Biogeogr.* 36 (3), 515–528.
- Thulin, C.G., 2003. The distribution of mountain hares *Lepus timidus* in Europe: a challenge from brown hares *L. europaeus*? *Mammal Rev.* 33 (1), 29–42.
- Trocchi, V., Riga, F., 2005. I Lagomorfi in Italia. Linee guida per la conservazione e la Gestione. *Min. Politiche Agric. Forest. Ist. Naz. Fauna Selvatica, Doc. Tecn.* 25 (128 p.).
- Van der Meulen, A.J., 1973. Middle Pleistocene smaller Mammals from the Monte Peglia (Orvieto, Italy) with special reference to the phylogeny of *Microtus* (Rodentia). *Quaternaria* 17, 1–144.
- Von Den Driesch, A., 1976. A guide to the measurement of animal bones from archeological sites. *Peabody Museum, Bull. 1*, Harvard University (136 p.).

## Évolution morphométrique et biogéographie des Léporidés dans les environnements méditerranéens au Pléistocène. Implications socio-économiques pour les sociétés humaines

Les restes fossiles de petits mammifères appartenant à la famille des Léporidés (genre *Oryctolagus* et *Lepus*) sont abondants dans de nombreux gisements paléontologiques et archéologiques du Quaternaire. En Europe de l'Ouest, de nombreuses espèces sont endémiques, ce qui en fait de bons témoins de l'évolution des écosystèmes terrestres dans lesquelles ont évolué les sociétés humaines préhistoriques. Paradoxalement, la variabilité morphologique des léporidés est mal connue et la phylogénie établie aujourd'hui, discutable. Ce travail propose de renseigner la diversité morphométrique des lapins (*Oryctolagus*) et des lièvres (*Lepus*) sur près de deux millions d'années d'évolution, à travers l'application d'études ostéométriques et en morphométrie géométrique (2D et 3D). L'analyse de restes osseux et dentaires – de populations actuelles et de 73 séries fossiles provenant de régions périméditerranéennes (Espagne, France, Italie, Portugal) couvrant le Pléistocène – permet de caractériser les adaptations des léporidés face aux changements environnementaux et leurs tendances évolutives. Cette étude propose une nouvelle phylogénie pour le genre *Oryctolagus* et présente les différentes phases de dispersion des taxons à l'échelle de l'Europe occidentale. Ainsi, plusieurs événements de type expansion des populations, recolonisation des territoires depuis des zones refuges et extinctions locales, sont mis en évidence en réponse aux changements climatiques globaux. Ces résultats permettent de discuter la présence de ces petits gibiers dans l'environnement et alimente le débat sur les relations entre ces espèces et les communautés humaines. Depuis le Paléolithique moyen, ces dernières ont régulièrement consommé des léporidés dans la mesure de leur présence dans l'environnement. Leur augmentation significative dans la diète des groupes humains à la fin du Paléolithique supérieur, ne semble pas seulement s'expliquer par des changements cognitifs, culturels ou économiques, mais coïncide davantage avec les variations biogéographiques de ces espèces.

**Mots clés :** *systematique, biochronologie, morphométrie géométrique 2D et 3D, Oryctolagus, lapin, Lepus, lièvre, paléoécologie, paléobiogéographie, paléoenvironnements, interactions homme-milieux.*

---

## Morphometric evolution and biogeography of Leporids in Mediterranean environments during the Pleistocene. Socio-economic implications for human societies

Fossil remains of small mammals of the Leporidae family (genus *Oryctolagus* and *Lepus*) are abundant in numerous paleontological and archaeological deposits from the Quaternary. Many species are endemic to Western Europe, which makes them reliable markers of change in the ecosystems in which prehistoric human societies evolved. Paradoxically, morphological variability of leporids is still poorly understood and current phylogeny remains a subject of debate. This work focuses on the morphometric diversity of rabbits (*Oryctolagus*) and hares (*Lepus*) over nearly two million years of evolution. We applied osteometry and geometric morphometric (2D and 3D) analyzes to bone and dental remains of current populations and 73 fossil samples from perimediterranean regions (Spain, France, Italy, Portugal) during different moments of the Pleistocene. These data provide insights concerning Leporidae adaptations to environmental change as well as more general evolutionary trends. Here we propose a new phylogeny for the genus *Oryctolagus* and present different dispersion phases for Western Europe. Several population expansion events coupled with the recolonization of refuge areas and local extinctions are highlighted in response to global climate change. These results allow us to discuss the presence of these small game species in the environment and contribute to the debate concerning relations between leporids and human communities. Humans have regularly consumed leporids since at least the Middle Paleolithic. Their significant increase in the diet at the end of the Upper Paleolithic, however, cannot be explained solely by cognitive, cultural or economic changes but rather coincides with biogeographic variations of these species.

**Keywords:** *systematic, biochronology, 2D and 3D geometric morphometrics, Oryctolagus, rabbit, Lepus, hare, paleoecology, paleobiogeography, paleoenvironments, human-environment interactions.*