



**HAL**  
open science

# Écologie alimentaire et paléoenvironnements des cervidés européens du Pléistocène inférieur : le message des textures de micro-usure dentaire

Emilie Berlioz

► **To cite this version:**

Emilie Berlioz. Écologie alimentaire et paléoenvironnements des cervidés européens du Pléistocène inférieur : le message des textures de micro-usure dentaire. Paléontologie. Université de Poitiers, 2017. Français. NNT : 2017POIT2292 . tel-01951088

**HAL Id: tel-01951088**

**<https://theses.hal.science/tel-01951088>**

Submitted on 11 Dec 2018

**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.



# THESE

Pour l'obtention du Grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE POITIERS

(Faculté des Sciences Fondamentales et Appliquées)  
(Diplôme National - Arrêté du 25 mai 2016)

Ecole Doctorale : Gay Lussac (ED n° 523)

Secteur de Recherche : Terre solide et enveloppes superficielles

Présentée par :

Emilie BERLIOZ

\*\*\*\*\*

ECOLOGIE ALIMENTAIRE ET PALEOENVIRONNEMENTS DES CERVIDES EUROPEENS DU PLEISTOCENE  
INFERIEUR : LE MESSAGE DES TEXTURES DE MICRO-USURE DENTAIRE

\*\*\*\*\*

Directeur de Thèse :  
Gildas MERCERON, Directeur de Recherche  
Co-directeurs de Thèse :  
Cécile BLONDEL, Maître de Conférences  
Dimitri KOSTOPOULOS, Professeur Associé

\*\*\*\*\*

Soutenue le 5 Décembre 2017  
devant la Commission d'Examen

\*\*\*\*\*

## JURY

K. HARVATI	Professeur, Université de Tübingen	Rapporteur
T. TUTKEN	Professeur, Université de Mayence	Rapporteur
C. AZORIT	Professeur, Université de Jaén	Examineur
W. BANKS	Chargé de Recherche, Université de Bordeaux	Examineur
J. R. BOISSERIE	Directeur de Recherche, Université de Poitiers	Examineur
G. MERCERON	Directeur de Recherche, Université de Poitiers	Examineur
C. BLONDEL	Maître de Conférence, Université de Poitiers	Examineur
D.S. KOSTOPOULOS	Professeur Associé, Université Aristote de Thessalonique	Examineur





# THESE

Pour l'obtention du Grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE POITIERS

(Faculté des Sciences Fondamentales et Appliquées)  
(Diplôme National - Arrêté du 25 mai 2016)

Ecole Doctorale : Gay Lussac (ED n° 523)

Secteur de Recherche : Terre solide et enveloppes superficielles

Présentée par :

Emilie BERLIOZ

\*\*\*\*\*

ECOLOGIE ALIMENTAIRE ET PALEOENVIRONNEMENTS DES CERVIDES EUROPEENS DU PLEISTOCENE  
INFERIEUR : LE MESSAGE DES TEXTURES DE MICRO-USURE DENTAIRE

\*\*\*\*\*

Directeur de Thèse :  
Gildas MERCERON, Directeur de Recherche  
Co-directeurs de Thèse :  
Cécile BLONDEL, Maître de Conférences  
Dimitri KOSTOPOULOS, Professeur Associé

\*\*\*\*\*

Soutenue le 5 Décembre 2017  
devant la Commission d'Examen

\*\*\*\*\*

## JURY

K. HARVATI	Professeur, Université de Tübingen	Rapporteur
T. TUTKEN	Professeur, Université de Mayence	Rapporteur
C. AZORIT	Professeur, Université de Jaén	Examineur
W. BANKS	Chargé de Recherche, Université de Bordeaux	Examineur
J. R. BOISSERIE	Directeur de Recherche, Université de Poitiers	Examineur
G. MERCERON	Directeur de Recherche, Université de Poitiers	Examineur
C. BLONDEL	Maître de Conférence, Université de Poitiers	Examineur
D.S. KOSTOPOULOS	Professeur Associé, Université Aristote de Thessalonique	Examineur





# AVANT-PROPOS

Outre l'apprentissage et la maîtrise des méthodes utilisées dans le cadre de ma thèse, l'acquisition et l'analyse des données ainsi que la rédaction du présent manuscrit, ces trois années ont été pour moi l'occasion, en bénéficiant de l'expérience et du soutien de mes collègues, du laboratoire iPHEP (UMR 7262 - CNRS & Université de Poitiers) et de l'école doctorale « Sciences pour l'Environnement » Gay Lussac (ED n° 523), de développer de nombreuses compétences visant à atteindre une certaine autonomie en tant que jeune chercheuse.

Ainsi au cours de ces trois années de thèse, j'ai effectué **de nombreuses visites de collections scientifiques** qui m'ont amenée à rencontrer et à échanger avec des collègues de multiples nationalités, évoluant dans plusieurs domaines scientifiques (Ecologie, Archéologie, Paléontologie, Géologie) :

- Musée des Confluences de Lyon (France)
- Collections de Géologie de l'Université Claude Bernard, Lyon 1 (France)
- Museum National d'Histoire Naturelle de Paris (France)
- Musée Crozatier du Puy en Velay (France)
- Musée de Paléontologie de Chilhac (France)
- Musée National de Préhistoire des Eyzies-de-Tayac (France)
- Collections ostéologiques de l'Office National des Forêts de Trois Fontaines (France)
- Collections ostéologiques de La Maison Faune Flore d'Ecole (France)
- Collections du Museum de Géologie-Paléontologie de l'Ecole de Géologie de l'Université Aristote de Thessalonique (Grèce)
- Museum National d'Histoire Naturelle de Sofia (Bulgarie)
- Museum National Géorgien de Tbilissi (Géorgie)
- Collections ostéologiques du Département de Biologie Animale et Végétale et d'Ecologie de la Faculté des Sciences expérimentales de l'Université de Jaén (Espagne)
- Collections ostéologiques du Laboratoire NINA (Norvège)

J'ai eu l'opportunité d'être une **partenaire de l'ANR TRIDENT** (<http://anr-trident.prd.fr/>) entre 2014 et 2017. J'ai également monté plusieurs dossiers de candidatures afin de bénéficier de **financements pour ma recherche** :

- 2016. Bourse "Mobilité internationale" de l'Ecole doctorale Gay-Lussac, afin de financer ma mission à Tbilisi, en Géorgie ;
- 2015. Bourse "Mobilité Congrès", afin de participer au XIV<sup>th</sup> Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Paleontology (EAVP), Haarlem, au Pays Bas, juillet 2015 ;
- 2015. Bourse "Mobilité internationale des doctorants" de la Fondation Poitiers Université et de l'Ecole doctorale Gay-Lussac 2015 pour un séjour de 4 mois à Thessalonique, en Grèce ;
- 2014. "Mobilité Congrès", afin de participer au 1<sup>er</sup> Young Natural History scientists Meeting du MNHN (YNHM), Paris, en France, février 2015.

Le séjour de quatre mois que j'ai eu l'opportunité d'effectuer en Grèce en 2015 m'a notamment permis de prétendre au titre de « **Docteur - label Européen** ».

Dès les premiers mois de ma thèse, j'ai présenté l'avancement de mes travaux dans le cadre de **congrès internationaux** (ces interventions sont présentées dans l'annexe 11, p. a-74 à a-86) :

- YNHM 2015 (Paris, France): **Poster**: BERLIOZ, E., KOSTOPOULOS, D., BLONDEL, C., and MERCERON, G. Ecology of Pleistocene cervids from the Balkans inferred from dental microwear texture analyses. (<https://ynhm.sciencesconf.org/>).
- ICSM 2016 (Poznan, Pologne): **Présentation orale**: BERLIOZ, E., AZORIT, C., BLONDEL, C., and MERCERON, G. Ecology of two sympatric cervids from Spain: confronting data from stomach contents and dental microwear texture. (<http://icsm2016.put.poznan.pl/>)
- ICSM 2016 (Poznan, Pologne): **Poster**: HOFMAN-KAMINSKA, E., MERCERON, G., RAMDARSHAN, A., BERLIOZ, E., and KOWALCZYK, R. Textural analysis to track the history of large herbivores.
- ICSM 2016 (Poznan, Pologne): **Poster**: FRANCISCO A., BRUNETIERE N., BERLIOZ E., RAMDARSHAN A. and MERCERON, G. TRIDENT – Surface sampling as diet discrimination enhancement.
- EAVP 2016 (Haarlem, Pays-Bas): **Présentation orale**: BERLIOZ, E., KOSTOPOULOS, D., BLONDEL, C., and MERCERON, G. Ecology of early Pleistocene cervids from the Balkans inferred from dental microwear texture analysis. (<http://icsm2016.put.poznan.pl/>)
- DIPEE 2016 (Tours, France) : **Présentation orale** : BERLIOZ, E., KOSTOPOULOS, D., BLONDEL, C., and MERCERON, G. Alimentation et abrasion dentaire des cervidés : un outil pour la compréhension des environnements actuels et passés.
- RCMNS 2017 (Athènes, Grèce): **Poster**: PLASTIRAS C. A., BERLIOZ E., MERCERON G., GUY F. and KOSTOPOULOS D. Exploring the feeding ecology and habitat of the primate from Dafnero-3

- ISDM-IAPO 2017 (Bordeaux, France): **Poster** : BERLIOZ, E., KOSTOPOULOS, D., BLONDEL, C., and MERCERON, G. Exploring the dietary plasticity of *Eucladoceros ctenoides*: what does its occurrence in the fossil record mean?

J'ai également pris part à **plusieurs séminaires invitée** dans le cadre desquels j'ai pu partager l'avancement de mes travaux de recherche :

- **NINA, Norvège: mars 2015**: Ecology of Pleistocene cervids from the Balkans inferred from dental microwear texture analyses.
- **Tbilisi, Géorgie: février 2017**: Dental Microwear Texture Analysis of *Eucladoceros*: an open window over the early Pleistocene regional climatic variations in Europe.
- **Bordeaux, France: mars 2017**: Ecology of the early Pleistocene European deer based on the dental abrasion: Contribution to the paleoenvironmental reconstruction.

Un projet auquel j'ai **collaboré** a débouché sur une publication scientifique pour laquelle je suis co-auteure (annexe 9, p. a-62 à a-71) :

- BIGNON-LAU, O., CATZ, N., **BERLIOZ, E.**, VEIBERG, V., STRAND, O., and MERCERON, G. (2017). Dental microwear textural analyses to track feeding ecology of reindeer: a comparison of two contrasting populations in Norway. *Mammal Res.* 62, 111–120.

De plus, une partie de mes travaux a été diffusée sous forme d'**articles scientifiques** dans des revues à comité de lecture :

- **BERLIOZ, E.**, AZORIT, C., BLONDEL, C., TELLADO RUIZ, M.S., and MERCERON, G. Deer in an arid habitat: dental microwear textures track feeding adaptability. *Hystrix*. doi :10.4404/hystrix-28.2-12048. (Chapitre 4 ; mail d'acceptation de l'article : annexe 13, p. a-88).
- **BERLIOZ, E.**, KOSTOPOULOS, D., BLONDEL, C., and MERCERON, G. Feeding ecology of *Eucladoceros ctenoides* as a proxy to track regional climatic oscillations in Europe during the early Pleistocene. *Comptes Rendus Palevol*. Sous presse. (Chapitre 5 ; mail d'acceptation de l'article : annexe 14, p. a-89 à a-91).

En outre, j'ai également rédigé en parallèle de ma thèse un article scientifique afin de valoriser mes travaux effectués en Master 2. Celui-ci sera soumis très prochainement à la revue "Journal of Anatomy" :

- **BERLIOZ, E., BOISTEL, R., CORNETTE, R., LENOIR, N., and SANTIN, M., D.** Exploring the Ontogenetic Development of the Inner Ear in Aardvarks (*Orycteropus afer*, Mammalia, Afrotheria).

Au cours de ma thèse, **j'ai été formée** à l'utilisation et à la calibration du profilomètre surfacique Leica DCM8 et à l'utilisation des logiciels associés LeicaScan et LeicaMap (formateur : Patrice Belin, Leica Microsystems). Je me suis également formée ou perfectionnée dans l'utilisation des logiciels R (The R Foundation for Statistical Computing), Adobe Illustrator, et des logiciels utilisés pour l'Analyse de la Texture de la Micro-usure Dentaire(DMTA) : SFrax, ToothFrax, LeicaMap, LeicaScan.

Dans le cadre des **formations doctorales** proposées par l'école doctorale Gay Lussac j'ai bénéficié de nombreuses formations (annexe 12, p. a-87). J'ai également suivi **35 heures de formations à l'enseignement** par le CPMEC (Centre de Préparation au Métier d'Enseignant-Chercheur) visant à s'interroger, à se former et à débattre de nombreux aspects de l'enseignement à l'université.

En parallèle de ma recherche et de ma propre formation, j'ai eu l'opportunité d'être DCACE (Doctorante Contractuelle à Activité Complémentaire d'Enseignement) et de participer ainsi **à la formation des étudiants** de Licence 1 Science, Technologie, Santé et de Master 1 Paléontologie en assurant une charge d'enseignement annuelle de 64 h en 2016 et en 2017.

- 2016, 2017 : L1, Faculté des Sciences de Poitiers : Travaux Pratiques d'introduction à la Paléontologie
- 2016 : L1, Faculté des Sciences de Poitiers : Travaux Pratiques de cartographie
- Mai 2016, 2017 : Encadrement du stage de terrain de de Master 1 Paléontologie : Thézels, France (46).

En plus de cela, j'ai encadré ou participé à l'encadrement de deux stagiaires du Master 1 Paléontologie :

- 2014-2015 : Encadrement de Master 1- Stephen PRINGENT, « Développement d'une approche répétable de la méso-usure dentaire pour retracer les variations de l'alimentation : mise en place d'un référentiel actuel sur les cervidés »
- 2016-2017 : Encadrement de Master 1- Delphine BERTOLDI, « Partage des ressources et abrasion dentaire : l'exemple d'une communauté moderne de ruminants alpins. Applications aux ruminants du Miocène supérieur d'Anatolie. »

J'ai participé à **la diffusion et la vulgarisation scientifique** au cours de plusieurs interventions :

- **2015 : Mini-conférence « Qu'est-ce qu'un doctorant ? »** à destination des lycéens, dans le cadre du module Action +

- **2014 : Fête de la Science**, Espace Mendès France, Poitiers. Présentation au grand public des axes de recherche du laboratoire IPHEP
- **Tout au long de ma thèse : visites guidées du laboratoire IPHEP** à destination de classes de Lycéens dans le cadre du module Action +

Entre 2015 et 2017 j'ai été **représentante élue des doctorants au conseil des écoles doctorales** de la COMUE Léonard de Vinci.

# REMERCIEMENTS

Tout d'abord, je remercie le Ministère de l'Education Nationale, de l'Enseignement et de la Recherche, le Centre National de Recherche Scientifique (CNRS), la région Poitou-Charentes, l'Université de Poitiers, l'école doctorale Gay Lussac, l'ANR Trident et le laboratoire iPHEP pour m'avoir permis de mener à bien mes recherches.

Ce travail de thèse n'aurait pas fait de moi la jeune chercheuse motivée et épanouie que je suis aujourd'hui, sans les personnes que j'ai eu la chance de côtoyer et qui m'ont accompagnée tout au long de ces trois années riches en expériences.

Je tiens à remercier les membres de mon jury, K. Harvati, T. Tütken, C. Azorit, W. Banks et J.-R. Boisserie qui m'ont fait l'honneur d'accepter d'évaluer mon travail de thèse.

J'ai beaucoup appris auprès de mes trois directeurs, G. Merceron, C. Blondel et D. S. Kostopoulos ; je tiens à leur exprimer toute ma gratitude. J'ai pris beaucoup de plaisir à mieux connaître Cécile durant deux sessions de fouilles à Thézels et ses remarques pertinentes m'ont aidé à prendre du recul sur mon travail. Dimitri m'a accueilli chaleureusement au sein de son laboratoire et sur le terrain lors de mes visites en Grèce et m'a fait profiter avec beaucoup de bienveillance de son savoir. Je tiens à remercier tout particulièrement Gildas, pour m'avoir offert l'opportunité de poursuivre en doctorat sous sa direction, pour son enthousiasme très communicatif, son énergie, sa franchise et son pragmatisme.

Ce travail n'aurait pas pu voir le jour sans les nombreuses personnes qui m'ont permis d'accéder à leurs collections. A ce titre, je remercie C. Azorit (Université de Jaén, Espagne), R. Kowalczyk (Institut de Recherche en Mammalogie de l'Académie Polonaise des Sciences de Białowieża, Pologne), J.-M. Gaillard (Université Claude Bernard, Lyon 1), M. Clauss (Université de Zurich, Suisse), C. Warnant (ONCSF, Trois Fontaines), M. Marchi (ONCSF, Trois Fontaines), M. Colyn (Université de Rennes 1), M. Garel (ONCFS, Ecole), J. Lesur (Muséum d'Histoire Naturelle de Paris) et V. Veiberg (NINA – Institut Norvégien de Recherche sur la Nature, Norvège) pour avoir mis à ma disposition le matériel de cervidés actuels. D. Berthet (Musée des Confluences de Lyon), E. Robert (Collections Géologiques, UMR CNRS 5276, Lyon), F. Saragoza (Musée Crozatier du Puy en Velay), C. Jacquier et M. Fouché (Musée de Paléontologie de Chilhac), S. Madelaine (Musée National de Préhistoire des Eyzies-de-Tayac), N. Spassov (Muséum National d'Histoire Naturelle de Sofia, Bulgarie), D. Kostopoulos (Ecole de Géologie de l'Université Aristote, Thessalonique, Grèce), K. Harvati et G. Konidaris (Université de Tübingen), D. Lordkipanidze et M.

Bukhsianidze (Museum National Géorgien de Tbilissi), A. Athanassiou (Université Nationale et Kapodistrienne d'Athènes ) m'ont permis de travailler sur les cervidés fossiles provenant d'un grand nombre de localités.

Je souhaite remercier les personnes avec qui j'ai collaboré dans le cadre de publications et de communications scientifiques : O. Bignon-Lau, N. Catz, O. Strand, V. Veiberg, E. Hofman-Kaminska, R. Kowalczyk, A. Ramdarshan, C. Azorit, A. Francisco, N. Brunetière, C.-A. Plastiras et F. Guy. Je remercie également J. Rowan et M. Hervé avec qui j'ai eu des échanges qui m'ont permis d'avancer dans mes réflexions. Merci à S. Riffaut pour ses illustrations, à S. Ramdarshan pour les corrections de l'anglais de mes articles scientifiques et enfin à D. DeMiguel, P. Raya et les relecteurs anonymes pour la révision de mes articles.

De nombreuses bonnes rencontres ont jalonné ces trois années de thèse. A Thessalonique je souhaite remercier l'ensemble des membres du laboratoire pour leur joie de vivre et leur accueil et en particulier G. Koufos. Je remercie M. Spanoudi et sa famille pour m'avoir accueilli lors de mes séjours. Pendant ces trois ans, l'IPHEP a été pour moi comme une famille. Un grand merci à tous les membres du laboratoire pour leur accueil, leur bonne humeur et leur soutien au quotidien. J'ai pris beaucoup de plaisir à côtoyer et à échanger sur des sujets très variés tout au long de ma thèse avec C. Blondel, M. Brunet, O. Chavasseau, G. Daver, G. Florent, G. Garcia, F. Guy, V. Lazzari, A. Le Maitre, G. Merceron, D. Neaux, E. Noirault, M. Pourade, G. Reynaud, S. Riffaut, G. Thiery et P. Vignaud. Merci également à C. Robinet, J. Aubineau, A. Pierre, F. Lapalus, aux membres de l'AMHE et bienvenu à nos nouveaux doctorants, L. Pallas et M. Corbé. Je remercie enfin tout particulièrement les membres de la team sheeppotamoose, A. ramdarshan et F. Martin, pour tous les bons moments partagés, au laboratoire et en dehors.

Je remercie mes parents, mes grands-parents et mon frère qui m'ont toujours poussée à aller au bout de mes rêves et rassurée dans les moments de doutes ainsi que Laurent pour m'avoir énormément soutenue au cours de ces derniers mois de thèse.



# SOMMAIRE

<b>AVANT-PROPOS</b>	<b>iv</b>
<b>REMERCIEMENTS</b>	<b>viv</b>
<b>SOMMAIRE</b>	<b>xi</b>
<b>TABLE DES FIGURES, TABLEAUX ET ANNEXES</b>	<b>xiii</b>
<b>CHAPITRE 1 : INTRODUCTION – CONTEXTE DE L’ETUDE</b>	<b>1</b>
<b>CHAPITRE 2 : MATERIELS ET METHODE</b>	<b>11</b>
<b>2.1- MATERIELS</b>	<b>13</b>
2.1.1- Cervidés actuels	16
2.1.2- Cervidés fossiles	33
<b>2.2- METHODE : ANALYSE DE LA TEXTURE DE MICRO-USURE DENTAIRE (DMTA)</b>	<b>61</b>
2.2.1- Ecologie alimentaire des cervidés actuels et fossiles	61
2.2.2- Catégorisation alimentaire	63
2.2.3- Méthodes d’exploration de l’écologie des espèces d’ongulés fossiles	65
2.2.4- Texture de la micro-usure dentaire : principe et apport de la méthode	68
2.2.5- Procédure d’acquisition des paramètres de texture de micro-usure dentaire	70
2.2.6- Analyse de la texture de la micro-usure dentaire et écologie alimentaire des cervidés (figures 7-5 et 7-6).	74
<b>CHAPITRE 3 : PLASTICITE ALIMENTAIRE DES CERVIDES ACTUELS EUROPEENS</b>	<b>77</b>
<b>3.1- INTRODUCTION</b>	<b>79</b>
<b>3.2- MATERIEL ET METHODE</b>	<b>80</b>
3.2.1- Matériel dentaire	80
3.2.2- Habitats sélectionnés	87
3.2.3- Méthode	90
3.2.4- Traitement statistique	91
<b>3.3- RESULTATS</b>	<b>93</b>
3.3.1- Différences entre espèces (figure 10-a, tableaux 5 à 8)	93
3.3.2- Différences entre populations conspécifiques (figures 10-b et 11, tableaux 5, 6, 7 et 9)	97
3.3.3- Modèle <i>Cervus elaphus</i> : effet des facteurs environnementaux sur la texture de micro-usure dentaire	102
3.3.4- Différences saisonnières (tableaux 14 et 15)	109
<b>3.4- DISCUSSION</b>	<b>111</b>
3.4.1- Différences entre espèces (figure 10-a) et entre populations (figures 10-b et 11)	111
3.4.2- Modèle <i>Cervus elaphus</i> : effet des facteurs environnementaux sur la texture de micro-usure dentaire	133
<b>3.5- CONCLUSIONS</b>	<b>138</b>
<b>CHAPITRE 4 : DES CERVIDES DANS UN HABITAT ARIDE : LES TEXTURES DE MICRO-USURE DENTAIRE REFLETENT L’ADAPTABILITE ALIMENTAIRE</b>	<b>141</b>

<b>CHAPITRE 5 : L'ÉCOLOGIE ALIMENTAIRE D'EUCLADOCEROS CTENOIDES : UN OUTIL POUR SUIVRE LES VARIATIONS ENVIRONNEMENTALES REGIONALES EN EUROPE AU PLEISTOCENE INFÉRIEUR</b>	<b>181</b>
<b>CHAPITRE 6 : ÉCOLOGIE ALIMENTAIRE ET PALEOENVIRONNEMENTS DES CERVIDES DU PLEISTOCENE INFÉRIEUR D'EUROPE</b>	<b>191</b>
<b>6.1- INTRODUCTION</b>	<b>193</b>
<b>6.2- MATERIEL ET METHODE</b>	<b>195</b>
6.2.1- Matériel	195
6.2.1- Méthode	210
<b>6-3. RESULTATS</b>	<b>211</b>
<b>6.4- DISCUSSION</b>	<b>219</b>
6.4.1- Diversité des régimes alimentaires des cervidés fossiles à la lumière des résultats obtenus pour les taxa actuels (tableau 19)	219
6.4.2- Apport de la texture de micro-usure dentaire des cervidés fossiles à la caractérisation paléoenvironnementale	223
6.4.3- Ecologie alimentaire des cervidés et oscillations climatiques du Pléistocène inférieur européen	237
<b>5.5- CONCLUSIONS</b>	<b>240</b>
<b>CHAPITRE 7 : CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES</b>	<b>245</b>
<b>7.1- CONCLUSIONS</b>	<b>247</b>
7.1.1- Cervidés actuels européens : importance des résultats obtenus	247
7.1.2- Portée des résultats obtenus pour les cervidés fossiles	250
<b>7.2- PERSPECTIVES</b>	<b>253</b>
7.2.1- Aspect méthodologique	253
7.2.2- Aspects paléoécologique et paléoenvironnemental	257
7.2.3- Texture de la micro-usure dentaire des cervidés : apport aux reconstructions paléoenvironnementales de gisements à Homininés	260
<b>REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES</b>	<b>263</b>
<b>ANNEXES</b>	<b>317</b>

## TABLE DES FIGURES, TABLEAUX ET ANNEXES

<b>Figure 1:</b> Phylogénie des cervidés (modifiée d'après Gilbert et al, 2006).	13
<b>Figure 2:</b> Répartition géographique européenne des cinq espèces de cervidés actuels étudiées.	15
<b>Figure 3:</b> Cycle biologique annuel des cinq espèces de cervidés actuels européens.	21
<b>Figure 4:</b> Répartition géographique des vingt-deux populations actuelles de cervidés européens.	32
<b>Figure 5:</b> Provenance géographique des quinze assemblages fossiles dont il est question dans la suite de l'étude.	35
<b>Figure 6:</b> Situation temporelle et cervidés fossiles présents dans chacune des localités étudiées.	60
<b>Figure 7:</b> Analyse de la texture de micro-usure dentaire (DMTA): Principe de mise en œuvre et applications écologiques.	67
<b>Figure 8:</b> Pré-traitement: suppression manuelle d'un artefact.	72
<b>Figure 9:</b> Contexte climatique des 19 environnements considérés (modifié d'après Peel et al., 2007).	88
<b>Figure 10:</b> Graphique bivarié représentant la dispersion des vingt-deux populations de cervidés actuels européens pour la complexité (Asfc) et l'hétérogénéité de la complexité (HASfc 81).	100
<b>Figure 11:</b> Graphiques bivariés représentant la complexité (Asfc) et l'anisotropie ( $epLsar \times 10^{-3}$ ) des cervidés actuels européens (a/). La partie b/ de la figure représente un grossissement sur la dispersion des vingt-deux populations de cervidés actuels européens.	101
<b>Figure 12:</b> Dispersion des populations fossiles de cervidés considérées, pour les paramètres texturaux complexité (Asfc) et anisotropie (epLsar).	215
<b>Figure 13:</b> Graphique bivarié représentant la dispersion des populations fossiles de cervidés considérées pour les paramètres texturaux de complexité (Asfc) et l'hétérogénéité de la complexité (HASfc 81).	216
<b>Figure 14:</b> Variation de la texture de la micro-usure dentaire (complexité, anisotropie, hétérogénéité de la complexité à 81 cellules) des cervidés fossiles étudiés au cours du Pléistocène inférieur.	236
<b>Tableau 1:</b> Informations relatives aux populations de cervidés actuels étudiées.	30
<b>Tableau 2:</b> Informations concernant les spécimens fossiles étudiés.	59
<b>Tableau 3:</b> Informations relatives aux populations de cervidés actuels européens incluses dans l'analyse.	83
<b>Tableau 4:</b> Correspondance des codes climats utilisés dans l'étude.	88
<b>Tableau 5:</b> Effectif, moyenne et erreur-type de la moyenne des populations de cervidés actuels européens incluses dans l'analyse et pour chacune des modalités pour les facteurs environnementaux testés pour le cerf élaphe, pour les six paramètres texturaux analysés.	93
<b>Tableau 6:</b> Résultats des tests de Kruskal-Wallis permettant d'identifier les paramètres texturaux responsables des différences significatives entre espèces et entre populations.	94
<b>Tableau 7:</b> Résultats des analyses de variances multivariées effectuées sur l'ensemble du jeu de données ("Phylogénie") et sur le jeu de données de cerfs élaphe ("Facteurs environnementaux").	94
<b>Tableau 8:</b> Résultats des tests de Dunn permettant d'identifier les paires d'espèces qui diffèrent et les paramètres texturaux responsables de ces différences.	95
<b>Tableau 9:</b> Différences de texture de la micro-usure dentaire entre populations de cervidés actuels européens.	96
<b>Tableau 10:</b> Résultats des tests de Dunn d'identification des différences significatives entre paires de modalités de la végétation.	102

<b>Tableau 11:</b> Résultats des tests de Dunn d'identification des différences significatives entre paires de modalités de climat.	104
<b>Tableau 12:</b> Résultats des tests de Dunn d'identification des différences significatives entre paires de modalités de la densité de population.	106
<b>Tableau 13:</b> Résultats des tests de Dunn d'identification des différences significatives entre paires de modalités de la pression de prédation.	107
<b>Tableau 14:</b> Différences entre saisons au sein de chaque population de cervidé actuel européen.	109
<b>Tableau 15:</b> Différences significatives entre saisons au sein de la population de Białowieża (résultats des tests de Dunn).	111
<b>Tableau 16:</b> Comparaison des régimes alimentaires des cervidés actuels étudiés, inférés à partir de l'analyse de la texture de la micro-usure dentaire et via d'autres approches.	133
<b>Tableau 17:</b> Provenance des spécimens étudiés.	209
<b>Tableau 18:</b> Effectif, moyenne (Moy.) et erreur type (err. t.) de la moyenne pour l'ensemble des populations de cervidés fossiles considérées dans ce chapitre.	211
<b>Tableau 19:</b> Différences texturales entre populations de cervidés fossiles.	214
<b>Tableau 20:</b> Synthèse des inférences sur l'écologie alimentaire des cervidés fossiles.	222
<b>Tableau 21:</b> Bilan des inférences paléoenvironnementales précédentes et de celles basées sur l'analyse de la texture de la micro-usure dentaire des cervidés du Pléistocène inférieur d'Europe.	234

<b>Annexe 1:</b> Liste faunique des vertébrés présents dans les quinze localités du Pléistocène inférieur d'Europe étudiées.	a-1
<b>Annexe 2:</b> Différence anatomique entre les cervidés plésiométacarpaliens et télémetacarpaliens (modifié d'après Heintz, 1970).	a-4
<b>Annexe 3:</b> Représentation des éléments dentaires des taxa étudiés.	a-5
<b>Annexe 4:</b> Matériel dentaire étudié.	a-14
<b>Annexe 5:</b> Nomenclature des bois de cervidés.	a-41
<b>Annexe 6:</b> Caractères dentaires des cervidés du Pléistocène inférieur d'Europe (d'après Heintz, 1970)	a-44
<b>Annexe 7:</b> Distribution (Asfc et epLsar ( $10^{-3}$ )) de l'ensemble des spécimens étudiés.	a-45
<b>Annexe 8:</b> Description et détermination taxinomique des cervidés de grande et très grande taille de Libakos à partir du matériel dentaire.	a-60
<b>Annexe 9:</b> "Dental microwear textural analyses to track feeding ecology of reindeer: a comparison of two contrasting populations in Norway", Olivier Bignon-Lau, Natacha Catz, Emilie Berlioz, Vebjørn Veiberg, Olav Strand et Gildas Merceron, 2016.	a-62
<b>Annexe 10:</b> Effectifs de cervidés actuels dans chacune des six périodes considérées.	a-72
<b>Annexe 11:</b> Interventions dans le cadre de congrès internationaux.	a-74
<b>Annexe 12:</b> Formations suivies dans le cadre de ma formation doctorale.	a-87
<b>Annexe 13:</b> Mail d'acceptation de l'article "Deer on the fringe of their ecological optimum : Dental microwear textures track feeding adaptability" (chapitre 4).	a-88
<b>Annexe 14:</b> Mail d'acceptation article « Feeding ecology of Eucladoceros ctenoides as a proxy to track regional environmental variations in Europe during the Early Pleistocene » (chapitre 5).	a-89



# CHAPITRE 1 : INTRODUCTION – CONTEXTE DE L'ETUDE



La base du Pléistocène, redéfinie à 2,59 Ma depuis sa révision par l'Union Internationale des Sciences Géologiques (IUGS) en 2009 (P. Gibbard & Cohen, 2008 ; P. L. Gibbard & Head, 2009 ; Mascarelli, 2009) correspond au point de référence du stratotype global de Monte San Nicola, en Sicile (Italie) et concorde avec le début du Quaternaire. Le début du Pléistocène ancien coïncide également avec le début du Villafranchien moyen. Le Villafranchien est un biochrone (*vide* Kahlke, 2009) déterminé sur la base de l'assemblage faunique de grands mammifères existant entre la fin du Pliocène à la fin du Pléistocène ancien (3,5-1 Ma ; Rook & Martínez-Navarro, 2010). Le concept de « Villafranchien » est initialement défini à partir de sédiments lacustres des environs de Villafranca d'Asti. Ceux-ci présentent un assemblage de grands mammifères et caractérisait initialement la base du Pléistocène de la région piémontaise, en Italie (Pareto, 1865 ; Rook & Martínez-Navarro, 2010). La commission internationale de stratigraphie (ICS ; <http://www.stratigraphy.org>) ne considère pas le site décrit par Pareto (1865) comme un stratotype. Le Villafranchien fait suite au Ruscinien et précède le Galérien. Il est divisé en unités fauniques, qui sont les Villafranchiens inférieur (3,5-2,6 Ma), moyen (2,6-1,8 Ma) et supérieur (1,8-1,2 Ma). La période de transition entre le Villafranchien et le Galérien, entre 1,2 et 0,8 Ma est en général appelée épi-Villafranchien (mais on trouve également les appellations « Villafranchien terminal » ou « Villafranchien final » ; Bellucci, Sardella, & Rook, 2015). Il s'agit d'un biochrone caractérisé par des éléments fauniques typiques (Bellucci et al., 2015 ; Kahlke, 2009 ; Koufos & Kostopoulos, 2016). Au sein du Villafranchien se succèdent deux chrons : Gauss et Matuyama, dont la transition se situe à 2,59 Ma. Le subchron Olduvai (1,93 - 1,78 Ma) se situe au début du Villafranchien supérieur tandis que la transition entre le Villafranchien et le Galérien coïncide avec le subchron Jaramillo (1,07 - 0,99 Ma) (Rook & Martínez-Navarro, 2010) (figure 6 du chapitre 2, p. 60).

Le début du Pléistocène ancien coïncide avec les premiers indices de la mise en place d'un refroidissement important dans l'hémisphère Nord, de la magnitude d'un âge glaciaire (Gibbard & Cohen, 2008). Cette situation est une conséquence de la fermeture de l'isthme de Panama entre les Amériques du Nord et du Sud, qui débute vers 3,2 Ma pour se terminer vers 2,7 Ma (Bartoli et al., 2005). Elle a pour conséquence d'importantes modifications des circulations océanique et atmosphérique (intensification du Gulf Stream ; Keigwin, 1982), induisant un refroidissement de l'océan arctique lui-même entraînant le développement des calottes glaciaires du Groenland, de la Scandinavie et de l'Amérique du Nord (Haug et al., 2005). De plus, la mise en place des alizés en Afrique a pour conséquence une aridification des climats européens. Avec l'augmentation résultante de l'albédo s'installe dans l'hémisphère nord un important refroidissement et la mise en place d'oscillations climatiques entre cycles glaciaires et interglaciaires suivant une périodicité de 41000 ans (41 ka) sous l'influence de l'obliquité terrestre (P. Gibbard & Cohen,



2008 ; Haug et al., 2005 ; cycles de Milanković ; Kahlke et al., 2011 ; Lisiecki & Raymo, 2005). Dans les zones les plus au sud (e.g. sud de l'Espagne, îles méditerranéennes et Afrique du Nord), l'alternance entre les deux phases est moins marquée (Agusti & Antón, 2002).

Malgré des variations climatiques moins prononcées que celles du Pléistocène moyen et récent (Lisiecki & Raymo, 2005), les changements climatiques du Pléistocène ancien entraînent néanmoins d'importantes modifications des paysages européens. La baisse des températures et l'aridification progressive ont pour conséquence une ouverture des milieux (M.-F. Bonifay & Brugal, 1996 ; Kahlke et al., 2011 ; Elhaï, 1969 *vide* Roger et al., 2000). Une alternance cyclique entre deux types de végétation contrastés a été mise en évidence : les périodes tempérées sont caractérisées par un couvert arboré dense et une végétation de type forêt décidue ou forêt mixte. Avec la modification des conditions climatiques se déclenche progressivement une transition vers des paysages de forêt humide de conifères puis vers des habitats plus ouverts de prairie ou de steppe. Le retour de conditions climatiques tempérées s'accompagne de la réapparition d'un couvert arboré conséquent, via une étape de paysage de forêt ouverte sèche (Leroy, Arpe, & Mikolajewicz, 2011 ; Elhaï, 1969 *vide* Roger et al., 2000). Ces fluctuations de la végétation sont sous l'influence des variations climatiques induites par l'obliquité terrestre (Joannin et al., 2007 ; Klotz et al., 2006 ; Leroy et al., 2011 ; Lisiecki & Raymo, 2005). A l'échelle du sud de l'Europe (domaine méditerranéen), les modifications climatiques du début du Pléistocène ancien conduisent à la mise en place du climat méditerranéen tel qu'il est connu actuellement, caractérisé par une saisonnalité forte, une sécheresse estivale et une flore composée de taxa xérophytiques (Suc, 1984). Les périodes glaciaires sont caractérisées par des paysages de steppes dominées par des dicotylédones du genre *Artemisia* (Asteraceae), témoignant d'un climat sec et froid (Popescu et al., 2010 ; Suc, 1984 ; Suc & Popescu, 2005).

La communauté de mammifères présente en Europe au Villafranchien moyen est directement héritée de l'assemblage faunique mis en place au Pliocène (Villafranchien inférieur ; Agusti & Antón, 2002 ; Koufos & Kostopoulos, 2016). Les petits ongulés associés aux climats tropicaux (notamment certains représentants des genres de cervidés *Muntiacus* et *Procapreolus* ; Brugal & Croitor, 2007) sont remplacés par des formes de plus grande taille. Cet accroissement de la taille est interprété comme une réponse à la baisse de la température, associée à l'aridification et l'ouverture des milieux (Brugal & Croitor, 2007). Les bovidés du Villafranchien moyen sont représentés par *Leptobos* (*L. elatus*, *L. etruscus*, *L. furtivus*), *Gazellospira torticornis*, *Megalovis latifrons*, *Pliotragus ardeus*, *Gazella* (*G. borbonica*, *G. bouvrinae*). Les carnivores sont représentés par les canidés *Vulpes alopecoides*, *Nyctereutes megamastoides*, l'ursidé *Ursus etruscus*, les hyénidés *Chasmaportetes lunensis*, *Pachycrocuta perrieri* et les félidés *Acinonyx pardinensis*, *Puma*

*pardoides*, *Megantereon* et *Homotherium* (Agusti & Antón, 2002) (annexe 1, p. a-1 à a-3). Cette période coïncide avec l'arrivée en Eurasie du genre *Equus*, originaire d'Amérique du Nord. Ces dispersions sont la conséquence de l'important refroidissement climatique du début du Pléistocène ancien qui induit des variations eustatiques conduisant à l'augmentation des surfaces terrestres émergées. Ainsi, plusieurs ponts terrestres intercontinentaux se mettent en place à cette période (Agusti & Antón, 2002). Le Pléistocène inférieur est en outre marqué par l'abondance et l'importante diversité des cervidés qui ont bénéficié de conditions paléoenvironnementales et paléoclimatiques favorables (conditions climatiques tropicales) à la fin du Pliocène (Koufos & Kostopoulos, 2016). Ils sont caractérisés par une large gamme de masses corporelles (50 à 700 kg d'après les estimations de Brugal & Croitor, 2007), reflétant la diversité des niches écologiques pouvant être occupées par ces taxa (Gagnon & Chew, 2000 ; Hofmann, 1989 ; Illius & Gordon, 1992 ; Müller et al., 2013). A *Crozetoceros ramosus* et *Metacervoceros rhenanus*, présents en Europe dès le Pliocène (Villafranchien inférieur), s'ajoutent dès le Villafranchien moyen des cervidés de taille moyenne tels que *Cervus nestii* (Croitor, 2006a) et le cervidé de grande taille *Eucladoceros ctenoides* (annexe 1, p. a-1 à a-3). Ce dernier est originaire d'Asie (Croitor, 2009a, 2014) et arrive en Europe en bénéficiant de la mise en place d'habitats favorables à sa dispersion dans le contexte de refroidissement climatique.

Dès le début du Villafranchien supérieur (subchron Olduvai ; 1,93 - 1,78 Ma), l'amplitude des oscillations climatiques entre les phases glaciaires et interglaciaires devient plus importante (Lisiecki & Raymo, 2005). La durée des phases glaciaires et interglaciaires augmente également progressivement (Leroy et al., 2011). De tempéré au Villafranchien moyen, le climat devient froid au Villafranchien supérieur. L'aridification et l'inertie nécessaire au couvert arboré pour se rétablir après le retour de conditions climatiques favorables entraînent l'ouverture progressive des paysages et l'expansion des steppes froides (Leroy et al., 2011). Ces changements climatiques ont pour conséquence une restructuration des écosystèmes résultant en une réorganisation progressive de la faune de mammifères (Croitor & Brugal, 2010). Au sein des ongulés, la diversité des bovidés augmente avec l'arrivée de taxa asiatiques tels que *Hemitragus*, *Soergelia*, *Pontoceros* et *Bison/Eobison* (Agusti & Antón, 2002 ; Koufos & Kostopoulos, 2016). On assiste à l'arrivée du cervidé *Praemegaceros obscurus*, migrant venu de l'est. Celui-ci est considéré comme plus adapté aux milieux ouverts sur la base notamment de sa morphologie prémaxillaire et de sa taille corporelle conséquente (catégorie IV, 400-750 kg ; Brugal & Croitor, 2007). D'autres migrants, notamment le genre *Hippopotamus*, arrivent d'Afrique (Agusti & Antón, 2002 ; Koufos & Kostopoulos, 2016). La guildes des carnivores subit une phase de renouvellement taxinomique progressive au cours du Villafranchien supérieur, avec le remplacement de *Nyctereutes* par *Canis* et l'arrivée en Europe de *Pachycrocuta* et

*Panthera* (Croitor & Brugal, 2010 ; Koufos & Kostopoulos, 2016 ; Sardella & Palombo, 2007). Certains taxa sténotopiques s'éteignent au Villafranchien supérieur (bovidés : *Gazellospira*, *Leptobos*, *Gallogoral menghini* ; Canidés : *Nyctereutes megamastoides* ; *Vulpes alopecoides* ; Hyénidé : *Chasmaporthetes lunensis*) ou se maintiennent dans des zones réduites (la distribution géographique des *Gazella* est limitée à l'Afrique dès le Villafranchien supérieur ; Agusti & Antón, 2002) tandis que les espèces eurytopiques (comme l'équidé *Equus stenonis*, ou le cervidé de taille moyenne *Metacervoceros rhenanus*) s'adaptent aux changements climatiques et à l'arrivée de taxa allochtones (Palombo, 2016). C'est dans ce contexte paléoclimatique et faunique qu'ont été mis à jour les premiers restes de représentants du genre *Homo* hors du berceau africain, à Dmanisi, en Géorgie (1,77 Ma ; Gabunia et al., 2000 ; Lordkipanidze et al., 2007 ; Vekua et al., 2002). Si ces découvertes ont permis de reculer la date de l'arrivée des premiers représentants du genre *Homo* en Europe (Prat, 2016), il existe de nombreuses interrogations quant à la chronologie et aux voies de dispersion empruntées. Après avoir passé le corridor levantin (i.e. voie de dispersion le long de la côte est méditerranéenne), deux voies potentielles de migration semblent les plus probables (Ivanova, 2016 ; Spassov, 2016) :

- Une migration humaine vers l'Europe à 1,8 Ma depuis l'actuelle Anatolie. Celle-ci est rendue possible par la mise en place d'une voie de passage temporaire par le détroit du Bosphore dans un contexte de refroidissement (connue dans la région de la Mer Noire sous le nom de « Meria cooling » ; 2,14 – 1,95 Ma). Certains carnivores asiatiques (*Panthera onca toscana*, *Megantereon whitei*, *Pachycrocuta brevirostis* ; Van Der Made, 2009) ont également emprunté cette voie pour atteindre l'Europe (Spassov, 2016).
- Une dispersion plus récente et moins directe du genre *Homo* par la côte nord de la Mer Noire. Celle-ci a pu se faire à partir d'une population intermédiaire issue de l'Anatolie ou de la Transcaucasie actuelles (Spassov, 2003).

Si l'on exclut les gisements d'origine anthropique incertaine, le Villafranchien supérieur a livré des localités caractérisées par une présence avérée de représentants du genre *Homo* hors d'Afrique. Ainsi, le site de Kozarnika, en Bulgarie (1,6 – 1,0 Ma pour les couches les plus anciennes) a livré un reste dentaire et des traces d'activités d'origine anthropique (Guadelli et al., 2005). Néanmoins, la datation de ce gisement est contestée (Ivanova, 2016 ; Spassov, 2016). Le site de Kocabaş, en Turquie (1,6 – 1,2 Ma) a livré un crâne partiellement préservé (Aytek & Harvati, 2016). Au Levant, les restes dentaires de la localité d'Ubeidiya, en Israël (1,5 Ma) complètent le registre fossile des premiers représentants du genre *Homo* hors d'Afrique (Belmaker, Tchernov, Condemi, & Bar-Yosef, 2002).

A l'épi-Villafranchien (i. e. 1,2-0,8 Ma ; *sensu* Kahlke, 1998 ; Koufos & Kostopoulos, 2016) le climat est caractérisé par une importante instabilité et des fluctuations plus marquées (Kahlke et al., 2011 ; Lisiecki & Raymo, 2005). De plus, se met progressivement en place une transition entre la périodicité des oscillations glaciaires/interglaciaires du Villafranchien moyen et supérieur, de 41 000 ans, et celle de l'épi-Villafranchien et du Pléistocène moyen, de 100 000 ans. Cette transition est influencée par l'excentricité de l'orbite terrestre (cycles de Milanković ; Kahlke et al., 2011). Ces changements ont pour conséquence le renouvellement d'une grande partie de l'association faunique du Villafranchien moyen et supérieur et la mise en place d'une nouvelle association (Azzaroli, 1983). Les équidés se diversifient avec notamment *Equus altidens*, *Equus sussenbornensis* et *Equus apolloniensis*. Le rhinocérotyde *Stephanorhinus etruscus* est remplacé par *Stephanorhinus hundsheimensis*. Parmi les cétartiodactyles, le cervidé de taille moyenne *Dama vallonnetensis* (Brugal & Croitor, 2007 ; Croitor, 2001), des représentants de grande taille des genres *Arvenoceros* et *Praemegaceros* (Megacerini) arrivent en Europe, alors que se mettent en place les taxa modernes *Cervus elaphus* et *Capreolus capreolus* (Agusti & Antón, 2002 ; Bellucci et al., 2015 ; Brugal & Croitor, 2007 ; Kahlke et al., 2011 ; Koufos, 2001 ; Palombo, 2016). Le suidé *Sus scrofa* s'établit également en Europe à cette période. Au sein des carnivores, *Ursus etruscus* est progressivement remplacé par *Ursus deningeri* et *Ursus arctos*, tandis que *Canis etruscus* est remplacé par *Canis apolloniensis*, *Canis mosbachensis* et *Canis stehni*. De nombreux migrants arrivent d'Afrique (Agusti & Antón, 2002 ; annexe 1, p. a-1 à a-3 ; Van Der Made, 2009). L'instabilité climatique favorise les taxa eurytopiques. Certains taxa arrivés au Villafranchien supérieur, tels que *Hippopotamus* et *Bison/Eobison* se maintiennent. Dans le sud de l'Europe, la masse corporelle des ongulés ainsi que la proportion de taxa pousseurs (herbivores consommateurs d'herbacées monocotylédones) augmentent (Brugal & Croitor, 2007 ; Koufos & Kostopoulos, 2016). Dans ce contexte, le genre *Homo* atteint l'Europe de l'ouest. Dans cette région, les plus anciens sites européens présentant des restes du genre *Homo* avérés associés à une datation fiable sont Atapuerca (Sima del Elefante : 1,5-0,8 Ma ; Gran Dolina : 0,99-0,78 Ma) et Orce en Espagne (Barranco León et Fuente Nueva 3 : 1,77 – 0,78). (Carbonell et al., 2008 ; Harvati, 2016 ; Mosquera, Ollé, & Rodríguez, 2013 ; datation des sites révisée par Muttoni, Scardia, & Kent, 2010 ; Prat, 2016 ; Spassov, 2016).

L'arrivée du genre *Homo* en Europe constitue l'une des problématiques majeures des thématiques paléanthropologiques. De nombreuses interrogations persistent concernant la chronologie des migrations et les voies de dispersion empruntées par les représentants du genre *Homo*. L'origine des premières migrations du genre *Homo* hors d'Afrique est hypothétiquement liée à la dispersion des faunes herbivores africaines en Eurasie. Les modifications des environnements résultant des changements climatiques du Pléistocène ancien africain, notamment la mise en place d'une importante aridification

(Dupont & Leroy, 1995 ; Sahnouni, Van der Made, & Everett, 2011), pourraient également expliquer cette dispersion hors d’Afrique (Belmaker, 2017 ; Carbonell et al., 2010 ; Dennell, 2003 ; Koufos & Kostopoulos, 2016 ; mais voir également Palombo, 2013 ; Prat, 2016 ; Spassov, 2016). Les premiers représentants du genre *Homo* en Europe sont généralement associés à des habitats mosaïques relativement ouverts, proches par leurs conditions environnementales de leurs habitats africains (Finlayson et al., 2011 ; Koufos & Kostopoulos, 2016 ; Leroy et al., 2011). Mais les interprétations paléoenvironnementales locales sont souvent basées sur l’étude de l’assemblage faunique présent dans les gisements. Dans le cadre de celles-ci, l’abondance de périssodactyles et de bovidés est classiquement interprétée comme le témoin d’un milieu ouvert, tandis que la présence de cervidés reflète un habitat caractérisé par un couvert arboré conséquent (M.-F. Bonifay, 1986 ; Guérin et al., 2004 ; Pastre et al., 2015 ; Rivals & Athanassiou, 2008). Cependant ce paradigme est loin de refléter la complexité de la diversité écologique réelle des cervidés. A titre d’exemple, le cervidé actuel de grande taille *Cervus elaphus* occupe une large gamme d’environnements. On l’observe actuellement aussi bien au cœur de la dehesa espagnole (Azorit, Tellado Ruiz, Oya, & Moro, 2012), que dans les forêts méditerranéennes nord africaines (Hajji, Zachos, Charfi-Cheikrouha, & Hartl, 2007), les forêts primaires polonaises (Borowik, Cornulier, & Jędrzejewska, 2013), la taïga norvégienne (Mysterud, Langvatn, Yoccoz, & Stenseth, 2002) ou les collines rocailleuses écossaises (Mitchell, Staines, & Welch, 1977). Il est présent en plaine comme en altitude (Redjadj et al., 2014) et sous des climats très diversifiés (Lovari et al., 2015).

Dans ce contexte, une reconsidération du lien fait entre cervidés et habitats forestiers ainsi qu’une réévaluation de leur message paléoenvironnemental apparaissent nécessaires. Ce travail consiste, à partir de l’analyse de la texture de la micro-usure dentaire de cervidés provenant de quinze localités du Pléistocène inférieur d’Europe, à explorer ces deux aspects. En effet, en tant que consommateurs primaires de la chaîne trophique, l’écologie alimentaire des cervidés est directement liée à la structure et la composition de la végétation dans l’habitat. De par leur abondance, leur diversité taxinomique et leur plasticité écologique, les cervidés du Pléistocène inférieur d’Europe constituent des indicateurs incontournables des paléoenvironnements de cette période.

Cette étude a trois objectifs. Il s’agit de comparer la texture des micro-usures dentaires des cervidés fossiles du Pléistocène inférieur avec la texture des micro-usures dentaires de cervidés actuels au régime alimentaire et au contexte environnemental connu, afin de :

- (i) Caractériser le régime alimentaire et la plasticité trophique des cervidés du Pléistocène inférieur d’Europe,

- (ii) Effectuer des inférences paléoenvironnementales à partir des résultats obtenus ; nuancer et discuter des inférences produites dans les études précédentes à l'aide d'autres indicateurs paléoenvironnementaux
- (iii) Enfin, discuter du contexte paléoenvironnemental et paléoclimatique local durant le Pléistocène ancien en Europe afin d'accéder à une meilleure compréhension du contexte de la dispersion du genre *Homo* en Europe durant cette période.



## CHAPITRE 2 : MATERIELS ET METHODE





## 2.1- MATERIELS

Les cervidés (Goldfuss, 1820) forment la seconde famille d'Artiodactyles (Owen, 1848) la plus importante après les bovidés. Elle est composée de 19 genres actuels et 51 espèces (Wilson & Reeder, 2005). Comme les bovidés, les cervidés appartiennent au sous-ordre des ruminants. Alors qu'au Pléistocène ancien européen, les bovidés sont plutôt considérés comme des indicateurs des milieux ouverts, on associe classiquement les cervidés à des habitats plus forestiers.

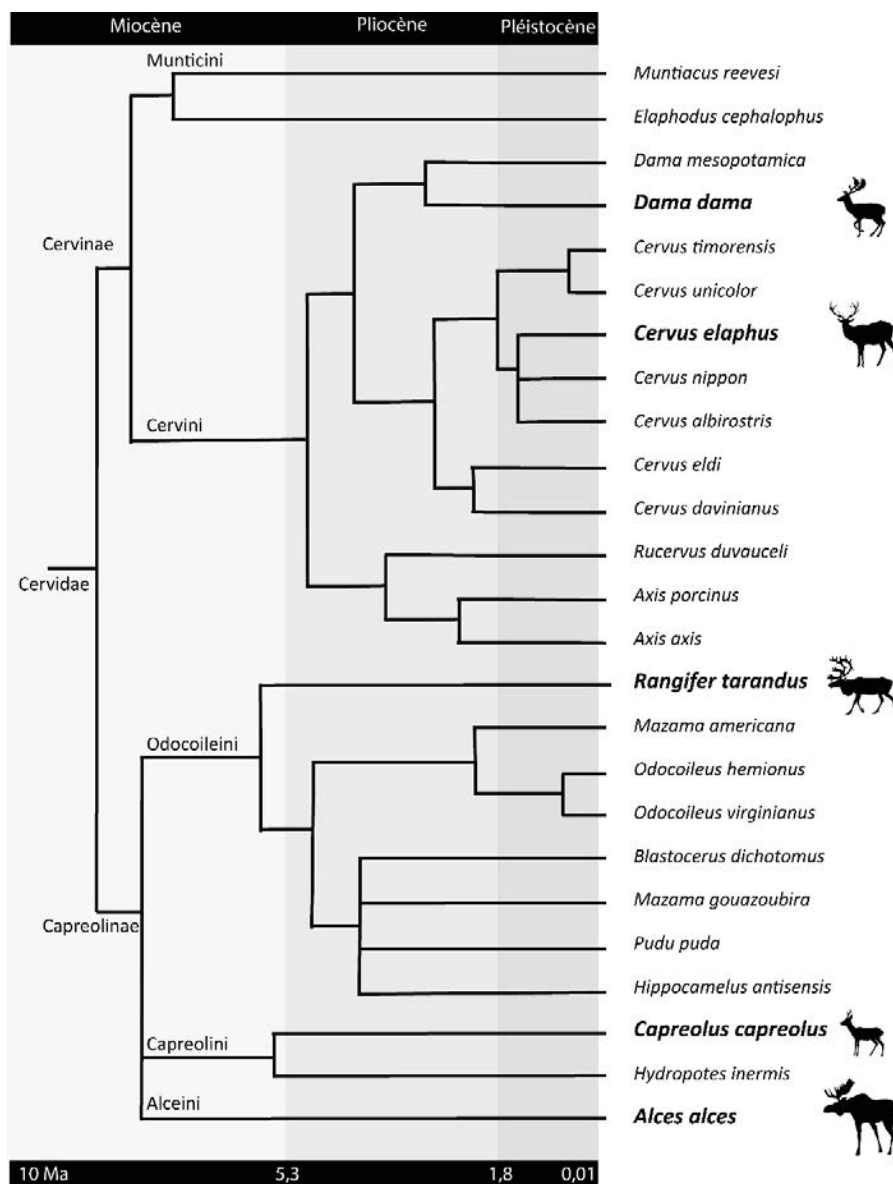


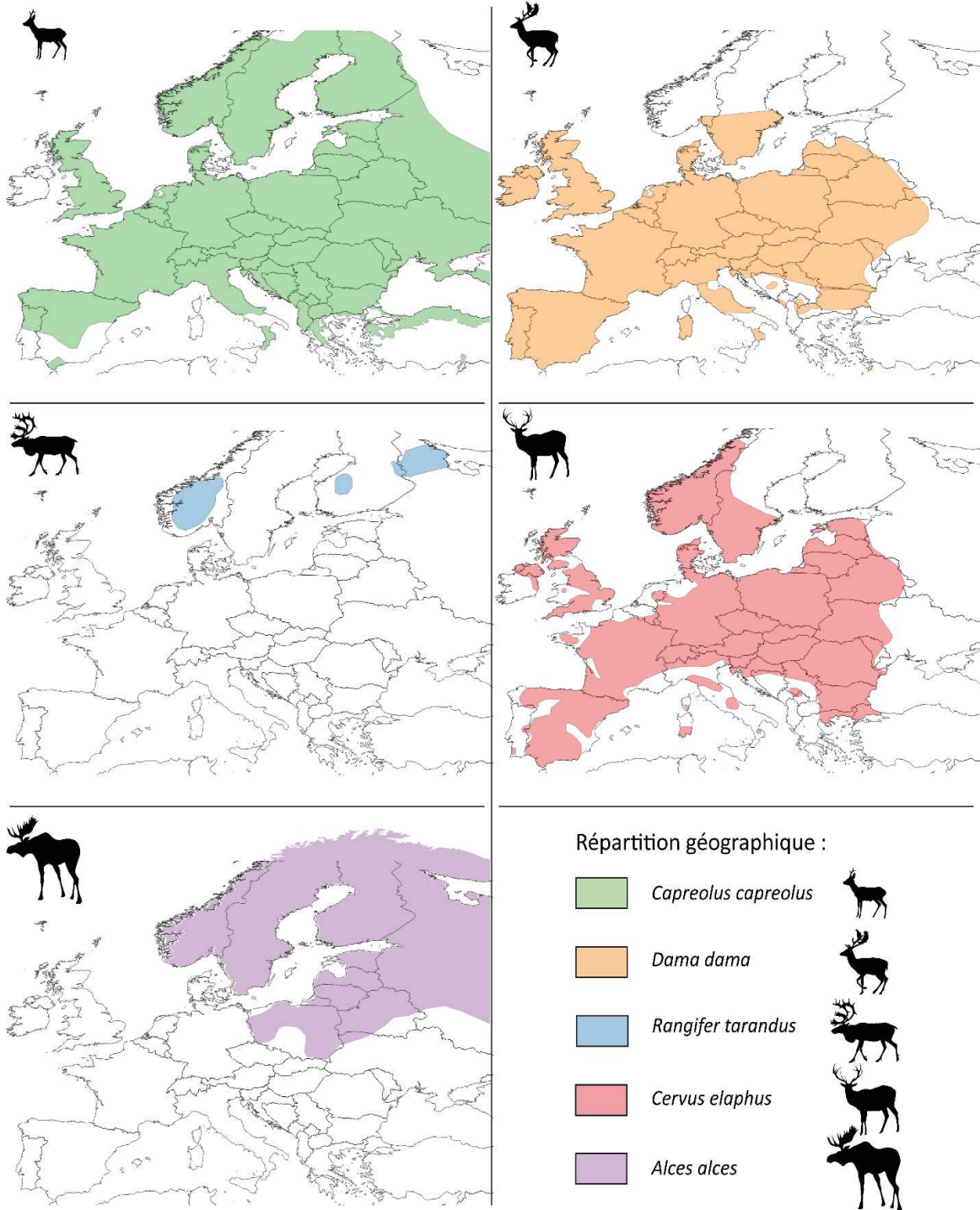
Figure 1: Phylogénie des cervidés (modifiée d'après Gilbert et al, 2006). Les espèces actuelles européennes étudiées dans la suite de l'étude ont été mis en évidence en gras.

Les cervidés sont caractérisés par un fort degré d'homoplasie (Gilbert, Ropiquet, & Hassanin, 2006 ; Heintz, 1970), malgré d'importantes variations de taille et de masse corporelle au sein de la famille (Geist, 1998). Les mâles portent des bois, appendices frontaux caducs qui tombent en général une fois par an. Ceux-ci jouent un rôle dans les combats en période de rut. Seules les femelles du genre *Rangifer* (le renne) portent également des bois. Ni les mâles ni les femelles de l'espèce *Hydropotes inermis* (hydropote ou chevreuil des marais) ne portent de bois (Bouchud, 1966 ; Crigel, Balligand, & Heinen, 2001 ; Goss, 1983).

Si l'on se réfère à la phylogénie moléculaire des cervidés et aux données du registre fossile, cette famille a une origine eurasiatique au Miocène inférieur (Azanza, Rössner, & Ortiz-Jaureguizar, 2013 ; Gilbert et al., 2006, figure 1). Les cervidés peuvent être séparés en deux sous-familles : celle des **Cervinae** correspond au groupe des cervidés plésiométacarpaliens (Brooke, 1878 ; annexe 2, p. a-4 ; cervidés pour lesquels seule la partie proximale des métacarpes latéraux II et V est présente autour des métacarpiens III et IV fusionnés en os canon). Elle comprend les espèces actuelles *Dama dama* (le daim) et *Cervus elaphus* (le cerf élaphe, également appelé cerf rouge ou cerf commun) ainsi que de nombreuses espèces fossiles, parmi lesquelles *Croizetoceros ramosus*, *Cervus nestii*, *Dama vallonnetensis*, *Metacervoceros rhenanus*, *Eucladoceros ctenoides*, *Praemegaceros obscurus*, *Praemegaceros pliotarandoides* et *Arvenoceros verestchagini*. Celle des **Capreolinae** correspond à l'ensemble des cervidés télémetacarpaliens (annexe 2, p. a-4 ; Brooke, 1878 ; cervidés pour lesquels seule la partie distale des métacarpes latéraux II et V est présente autour des métacarpiens III et IV fusionnés en os canon). Cette sous-famille comprend *Rangifer tarandus* (le renne, ou caribou pour la forme américaine), *Capreolus capreolus* (le chevreuil) et *Alces alces* (l'élan, également appelé orignal). Elle comprend également des espèces fossiles, notamment *Alces gallicus* et *Alces carnutorum*.

Les dents jugales des cervidés présentent une morphologie sélénodonte proche de celle des bovidés (annexe 3, p. a-5 à a-13). Elles sont toutefois caractérisées par une relative brachyodontie et des racines dentaires plus imposantes que chez les bovidés (Hillson, 2005). De plus, les faces linguales et labiales des molaires de cervidés convergent plus fortement que ce que l'on peut observer chez les bovidés (Heintz, 1970). Enfin, les quatre cuspides principales des molaires se soudent au niveau de la base de la couronne, tard au cours de l'ontogénie, ce qui résulte en une cavité centrale entre les cuspides qui se trouve connectée à l'extérieure de la dent (Heywood, 2010). La fusion entre les cuspides n'est observable qu'à un stade d'usure avancé. Ce caractère est partagé par les cervidés, les giraffidés et les tragulidés modernes. Chez les bovidés en revanche, la fusion entre les cuspides a lieu tôt au cours de l'ontogénie ce qui résulte

en l'apparition de deux cavités centrales isolées de l'extérieur (morphologie de la surface occlusale formant un B).



**Figure 2: Répartition géographique européenne des cinq espèces de cervidés actuels étudiées.** Les informations sont tirées du site internet de l'IUCN (<http://www.iucnredlist.org/> ; Masseti et Mertzanidou, 2011 ; Lovari et al., 2015 ; Henttonen et al., 2011 ; Lovari et al., 2008 ; Gunn, 2016).

### 2.1.1- Cervidés actuels

Les cervidés actuels sont très largement répartis à la surface du globe (Gunn, 2016 ; Henttonen, Stubbe, Maran, & Tikhonov, 2011 ; Lovari et al., 2008, 2015 ; Masseti & Mertzanidou, 2011). Ils sont naturellement présents en Eurasie, du nord de la Norvège à la Méditerranée et de l'ouest de l'Irlande au Japon, en Amérique du Nord et du Sud, ainsi qu'en Afrique du Nord où l'origine de leur présence, naturelle ou introduite par l'homme, n'est pas résolue (*Cervus elaphus barbarus* en Algérie, Tunisie et au Maroc ; Hajji et al., 2007 ; Jerbi & Pérez, 2013). Dans la suite de ce travail, afin de constituer une base de données de la texture de micro-usure dentaire des cervidés actuels à l'écologie alimentaire connue, qui puisse servir de cadre de référence à l'étude de la texture de micro-usure dentaire des cervidés du Pléistocène inférieur d'Europe, je me suis intéressée à l'écologie alimentaire des cinq espèces de cervidés actuelles européennes. Celles-ci sont en effet connues pour occuper une large gamme d'habitats. Certaines sont capables d'une importante plasticité trophique (*Cervus elaphus*, Gebert & Verheyden-Tixier, 2001 ; *Rangifer tarandus*, Geist, 1998) tandis que d'autres sont plus sélectives (*Dama dama*, Hofmann, 1989 ; Morow, 1976 ; *Alces alces*, Shipley, Blomquist, & Danell, 1998 ; *Capreolus capreolus*, Tixier & Duncan, 1996). Ainsi, ces cinq espèces représentent bien la diversité de l'écologie alimentaire au sein de cette famille. Les répartitions géographiques de ces cervidés en Europe sont illustrées dans la figure 2.

L'écologie alimentaire des cervidés est impactée par leur masse corporelle (Hofmann, 1989 ; Illius & Gordon, 1992 ; Müller et al., 2013), par les caractéristiques de l'habitat (Azorit et al., 2012 ; Berlioz, Azorit, Blondel, Tellado Ruiz, & Merceron, 2017 [chapitre 4, sous presse] ; Borowik et al., 2013 ; climat, altitude et végétation: Bugalho & Milne, 2003 ; Gebert & Verheyden-Tixier, 2001 ; Melis et al., 2009 ; Mitchell et al., 1977 ; Mysterud, Bjørnsen, & Østbye, 1997 ; Nugent, 1990 ; Tixier & Duncan, 1996), la présence d'autres individus dans l'habitat (Altendorf, Landré, López González, & Brown, 2001 ; Bignon-Lau et al., 2017 ; Kie & Bowyer, 1999 ; Kie, Drawe, & Scott, 1980 ; Lovari et al., 2014 ; Maizeret, Boutin, Cibien, & Carlino, 1989 ; Melis et al., 2009 ; Ripple & Beschta, 2004, compétition interspécifique, densité de population, pression de prédation : 2006 ; Smith & Julander, 1953) ainsi que par l'état physiologique des animaux (Azorit et al., 2012 ; Berlioz, Azorit, et al., 2017 ; Bjørkvoll, Pedersen, Hytteborn, Jónsdóttir, & Langvatn, 2009 ; Cransac et al., 2001 ; Groot Bruinderink & Hazebroek, 1995 ; Lincoln, 1971 ; Merceron, Escarguel, Angibault, & Verheyden-Tixier, 2010 ; en fonction de leur âge, leur sexe, ou les besoins saisonniers liées à leur cycle biologique annuel: Mitchell et al., 1977) (figure 3). L'anthropisation des milieux impacte également l'écologie et la dispersion de ces animaux (Bonnot et al., 2013 ; Frid & Dill, 2002 ; Hewison et al., 2001 ; Kilgo, Labisky, & Fritzen, 1998 ; Leblond et al., 2011 ; Mitchell et al., 1977 ; Proffitt,

Grigg, Hamlin, & Garrott, 2009 ; Ripple & Beschta, 2004, 2006 ; Theuerkauf & Rouys, 2008). L'ensemble de ces facteurs peut induire des différences écologiques entre populations conspécifiques. D'autre part, on observe souvent au sein même d'une population un décalage voire des différences entre le cycle annuel des jeunes adultes et celui des individus plus âgés (Geist, 1998). La photopériode joue un rôle de premier ordre dans le cycle biologique annuel des cervidés (Asher, Day, & Barrell, 1987 ; Jopson, Thompson, & Fennessy, 1997 ; Maublanc et al., 1991 ; Mitchell et al., 1977 ; Thimonier & Sempere, 1989 ; Weber & Thompson, 1998). En effet, elle influence autant la reproduction que la prise alimentaire. Ainsi, sont présentées dans la suite de ce chapitre les informations revêtant un intérêt écologique pour les cinq taxa.

L'ordre utilisé ici pour présenter les cinq espèces de cervidés actuels européens s'appuie sur les relations phylogénétiques existant entre les espèces (figure 1 ; Gilbert et al., 2006).

#### 2.1.1.1- *Cervinae* (*sensu Gilbert et al., 2006*) (Plésiometacarpaliens ; annexe 2, p. a-4 ; Brook, 1848)

a- *Cervus elaphus* ( Linné, 1758) – tribu des Cervini (Goldfuss, 1820)

Le cerf élaphe, cerf commun ou cerf rouge, est l'un des cervidés les plus étudiés notamment à cause des problèmes de gestion qu'il peut poser en cas de surpopulation, notamment dans les zones sylvicoles faussement qualifiées de forêts (Allombert, Gaston, & Martin, 2005 ; Apollonio, Andersen, & Putman, 2010 ; Nugent, 1990 ; Ripple & Beschta, 2006).

Mensurations, dimorphisme sexuel et variations intraspécifiques : Il est de grande taille. Toutefois, il s'agit d'une espèce polymorphe, présentant des variations de taille pouvant aller du simple au quintuple d'une population à une autre (50 kg et 400 kg en fonction de la qualité de l'habitat ; Geist, 1998). En Europe il existe un important gradient de taille (Lister, 1996) entre les plus grandes populations en Europe de l'est et les plus petites au sud et au nord-ouest (Italie, Espagne, îles britanniques). Le dimorphisme sexuel de taille est important chez le cerf élaphe, de l'ordre de 1,5 à 2,2 (Geist, 1998). La taille des bois varie également en fonction de la richesse du milieu.

Morphologie dentaire et ramure : En ce qui concerne la denture (Croitor, 2014), le cerf élaphe actuel présente de petites canines supérieures (Brooke, 1878), des P<sub>4</sub> inférieures en général molarisées, la rangée pré-molaire inférieure est relativement longue (ratio de 60,3 à 65,2% entre les pré-molaires et les molaires ; Croitor, 2006). Les molaires supérieures ne présentent pas de pli protocônal (Croitor, 2006 ; annexe 6, p. a-44). Les bois du cerf élaphe sont imposants. Les cors terminaux forment une couronne caractéristique.

Abondance et répartition géographique (figure 2) : Il présente une répartition très large, holarctique (Croitor, 2014 ; Deinet et al., 2013).

Habitat, préférences alimentaires, plasticité trophique : *Cervus elaphus* occupe une grande diversité d'habitats, depuis les forêts froides de Norvège jusqu'aux collines rocailleuses d'Ecosse en passant par les forêts primaires de Pologne, les dehesas espagnoles et les forêts méditerranéennes de Tunisie et d'Algérie (figure 2). Il est présent autant en plaine qu'en altitude (Azorit et al., 2012 ; Bugalho & Milne, 2003 ; Gebert & Verheyden-Tixier, 2001 ; Geist, 1998 ; Hajji et al., 2007 ; Merceron, Hofman-Kamińska, & Kowalczyk, 2014 ; Redjadj et al., 2014). Hofmann (1989) considère le cerf commun comme un mangeur mixte. Il est très plastique dans son écologie alimentaire (Geist, 1998), pouvant consommer des herbacées monocotylédones, des dicotylédones herbacées, semi-ligneuses ou ligneuses (bourgeons, écorce, feuilles d'arbre et de buisson), des graines, des fruits... D'après la révision de la littérature proposée par Gebert et Verheyden-Tixier (2001), son régime alimentaire varie principalement en fonction de son habitat et de la saison. Il inclut en moyenne 30% d'herbacées monocotylédones dans son alimentation. Cette proportion peut être encore plus importante dans certaines conditions (Azorit et al., 2012 ; Bugalho & Milne, 2003). En automne, il consomme une part plus importante de fruits et de graines (glands).

Socialité et territoire : Les mâles et les femelles occupent des territoires différents pendant environ 80% de l'année (Groot Bruinderink & Hazebroek, 1995). En dehors de la période de rut, les mâles sont solitaires ou forment de petits groupes de mâles géographiquement isolés des groupes formés par les femelles et les jeunes. La ségrégation entre mâles et femelles est la plus forte au printemps et en été. Elle est plus importante quand les animaux ont accès à un espace plus réduit. Dès le début du rut, les mâles forment des harems de femelles qu'ils défendent. En hiver, la ségrégation est plus variable (Forsyth, Allen, Marburg, MacKenzie, & Douglas, 2010 ; Lovari et al., 2015).

D'une année à l'autre, les cerfs élaphe conservent le même territoire. Le territoire des mâles est plus étendu. Il est vaste du printemps à l'automne (respectivement 400 et 170 ha pour les mâles et les femelles dans les Alpes ; Georgii, 1980 ; Georgii & Schröder, 1983). Il se réduit nettement à l'automne et reste restreint en hiver (Georgii, 1980 ; respectivement 60 ha et 110 ha pour les femelles et les mâles dans les Alpes ; Georgii & Schröder, 1983).

Survie : Le cerf est capable de parcourir de longues distances pour échapper à ses prédateurs. Il présente une anatomie de coureur sauteur (Geist, 1998).

Cycle reproductif et antlérogenèse (figure 3) : Avec la diminution de la durée des jours dès le solstice d'été, la production de mélatonine augmente (Thimonier & Sempere, 1989), entraînant un épisode d'hypophagie chez les mâles qui débute plusieurs semaines avant le début du rut. Cela a pour conséquence une perte de poids importante (Lincoln, 1971 ; Mitchell, McCowan, & Nicholson, 1976). Le rut a lieu principalement



entre fin septembre et début novembre. A la fin de cette période, les mâles ont perdu 15-20% de leur poids optimal. S'ensuit un épisode d'hyperphagie post-rut qui permet au mâle d'atteindre un poids optimal au printemps, avec la croissance de jeunes plantes à haute valeur nutritive. Les bois du mâle tombent en mars-avril et repoussent immédiatement. Les velours chutent fin août ou début septembre, une fois que le bois a atteint sa maturité.

Les variations de poids sont moins importantes chez la femelle, qui présente une condition corporelle optimale pendant la reproduction. La gestation est de 233 jours environ, et les naissances ont lieu en mai ou juin (Goss, 1983 ; Thimonier & Sempere, 1989). Le plus souvent, il n'y a qu'un seul faon. La femelle augmente sa prise alimentaire en été pour compenser le coût énergétique de la lactation. La femelle subit une perte de poids en hiver suivie d'une augmentation au printemps liée à l'accès à de nouvelles pousses, jeunes et nutritives (Groot Bruinderink & Hazebroek, 1995).

b- *Dama dama* ( Linné, 1758) – tribu des Cervini (Goldfuss, 1820)

Mensurations, dimorphisme sexuel et variations intraspécifiques : Le daim est un cervidé de taille moyenne. Il mesure environ 1 m au garrot pour 80 kg (Feldharner, Farris-Renner, Barker, & Deer, 1988 ; Geist, 1998 ; Goss, 1983 ; Schaal, Teillaud, Campan, & Bon, 1991). Il existe un dimorphisme sexuel relativement important entre mâles et femelles (ratio de 2,25 ; Geist & Bayer, 1988).

Morphologie dentaire et ramure : Leurs canines sont absentes (Brooke, 1878), leurs P<sub>4</sub> inférieures très molarisées et le ratio prémolaires/molaires est de l'ordre de 45-60 % (Croitor, 2006a ; annexes 3 et 6, respectivement p. a-5 à a-7 et p. a-44).

Les bois des daims sont imposants, en forme de palette dentelée vers l'arrière (Goss, 1983 ; Schaal et al., 1991). Ils représentent une masse importante par rapport au poids du corps. Ainsi Geist (1998) suggère que l'énergie nécessaire à leur croissance induit chez les daims mâles des besoins nutritifs particuliers.

Abondance et répartition géographique : La répartition géographique des daims s'étend de 61°N et 46°S. Il est présent dans tout l'ouest de l'écozone paléarctique. Ce taxon a été introduit et réintroduit dans de nombreux pays (Chapman & Chapman, 1980). Sa répartition en Europe est illustrée dans la figure 2.

Habitat, préférences alimentaires, plasticité trophique : Cette espèce occupe une large gamme d'habitats, aussi bien forestiers que plus ouverts (prairies, brousse). Les forêts de feuillus constituent toutefois son habitat de prédilection (Geist, 1998).

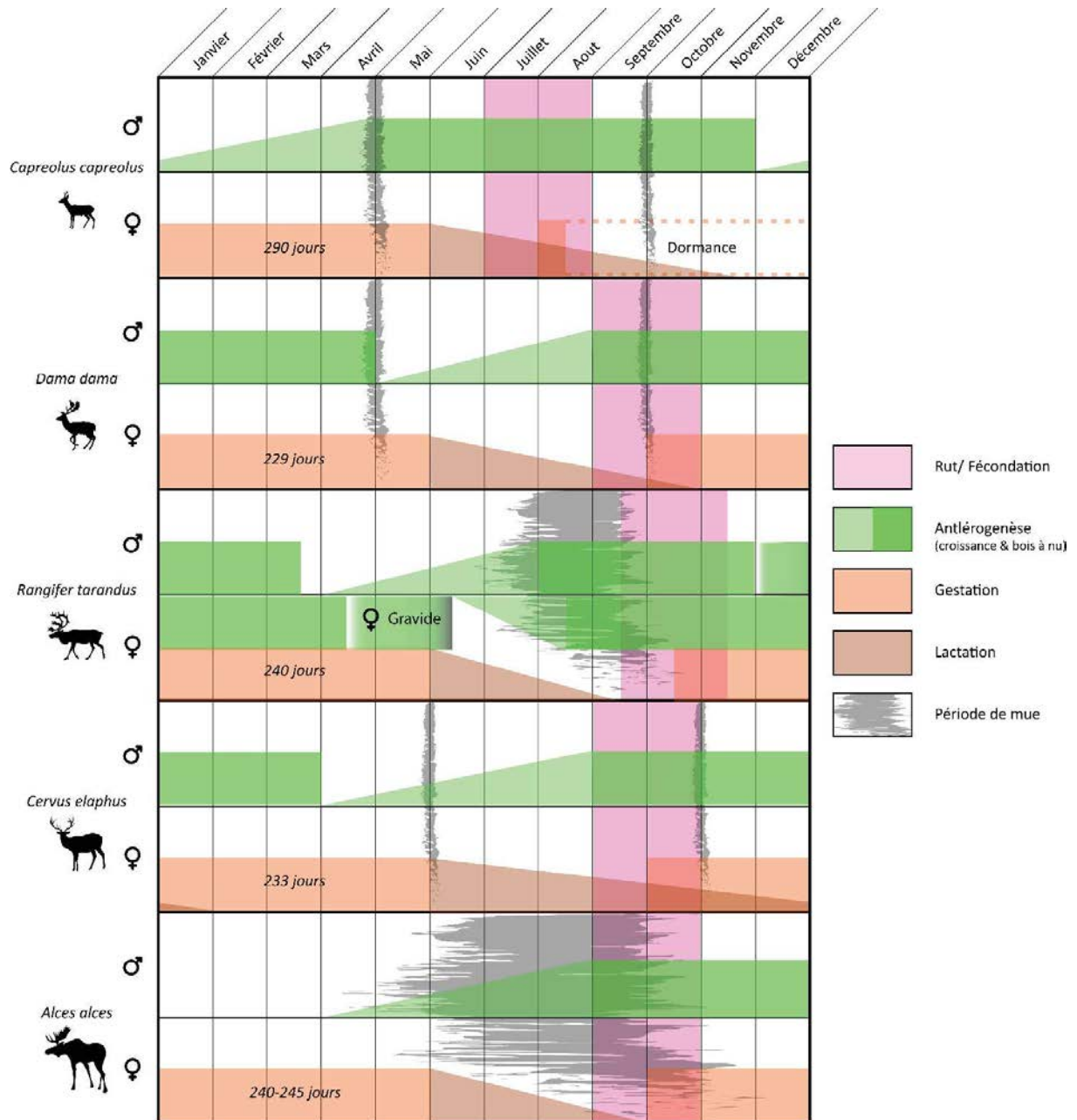


Le daim consomme une importante proportion de plantes herbacées monocotylédones (Hofmann, 1989) et ce indépendamment du type d'habitat (en Espagne, Garcia-Gonzalez & Cuartas, 1992 ; en Angleterre, Jackson, 1977 ; en Pologne, Obidziński, Kiełtyk, Borkowski, Bolibok, & Remuszko, 2013). Le daim peut également consommer des végétaux provenant de cultures agricoles en lisière de forêt (Schaal et al., 1991). Hofmann (1989) le considère comme le plus pousseur des cervidés. Les plantes ligneuses et semi-ligneuses et les glands font également partie de son alimentation quand ils sont disponibles (Azorit et al., 2012 ; Bruno & Apollonio, 1991 ; Nugent, 1990 ; Schaal et al., 1991). Les daims sont sélectifs, consommant des plantes et parties de plantes qui ne sont pas toujours abondantes dans leur milieu (Jackson, 1977 ; Nugent, 1990 ; Schaal et al., 1991).

Socialité et territoire : Ils sont en général considérés comme très grégaires. Leur organisation sociale est en réalité très flexible et fortement influencée par le type d'environnement. Ils occupent des territoires de plusieurs centaines d'hectares. Le groupe fréquente un ou quelques territoires, qui changent en fonction de la saison (Geist, 1998 ; Schaal et al., 1991). Ces territoires sont peu modifiés d'une génération à une autre (Geist, 1998). En habitat forestier, les mâles et les femelles sont séparés la plupart de l'année. Les mâles forment alors de petits groupes géographiquement séparés des groupes de femelles et de jeunes. Les représentants des deux sexes se retrouvent au moment du rut. D'une année sur l'autre ils utilisent souvent le même territoire. Les jeunes daines suivent leur mère pendant cette période, ce qui entraîne des situations de forte consanguinité (Putman, 2012). Après le rut, mâles et femelles se séparent au début de l'hiver (Putman, 2012 ; Schaal et al., 1991). En milieu ouvert ou dans un espace restreint (enclos) on peut observer des groupes mixtes tout au long de l'année (Putman, 2012).

Cycle reproductif et antlerogénèse (figure 3) : Comme la plupart des cervidés, la période de reproduction principale du daim se situe en septembre-octobre, même si les femelles présentent des œstrus multiples (Schaal et al., 1991). Durant cette période, les mâles cessent de s'alimenter. Plusieurs stratégies comportementales peuvent être observées chez les mâles au sein d'une même population. En effet, certains forment des leks (un groupe de mâles se rassemble dans une aire de parade), tandis que d'autres défendent de petits territoires de quelques hectares (Fritz & Loison, 2006 ; Schaal et al., 1991). C'est la femelle qui choisit le mâle avec lequel elle s'accouple (Schaal et al., 1991). La durée de gestation moyenne

est de 229 jours et les naissances ont lieu à la fin du printemps (Schaal et al., 1991 ; Thimonier & Sempere, 1989).



**Figure 3: Cycle biologique annuel des cinq espèces de cervidés actuels européens.** Les informations concernant le cycle annuel des espèces sont tirées de la littérature : (Cervus elaphus : Thimonier et Sempere, 1989 ; Lincoln, 1971 ; Mitchell et al., 1976 ; Goss, 1983 ; Groot Bruinderink et Hazebroek, 1995 ; Geist, 1998 ; Dama dama : Schaal et al., 1991 ; Fritz et Loison, 2006 ; Thimonier et Sempere, 1989 ; Goss, 1983 ; Geist, 1998 ; Capreolus capreolus: Maublanc et al., 1991 ; Aitken, 1974 ; Geist, 1998 ; Goss, 1983 ; Thimonier et Sempere, 1989 ; Mitchell et al., 1976 ; Lincoln, 1971 ; Alces alces : Geist, 1998 ; Goss, 1983 ; Garel, 2005 ; Rangifer tarandus: Gaare et al., 1975 ; Geist, 1998 ; Gunn, 2016 ; Thimonier et Sempere, 1989 ; Gilbert et al., 2006).

La croissance des bois commence en avril-mai et la chute des velours a lieu en août-septembre (Goss, 1983). Les bois tombent en avril et sont immédiatement remplacés. Le pelage change pour les deux sexes en avril-juin et septembre-octobre.

#### 2.1.1.2- *Capreolinae* (sensu Gilbert et al., 2006) (Télémetacarpaliens ; annexe 2, p. a-4 ; Brook, 1848)

a- *Capreolus capreolus* (Linné, 1758) – tribu des Capreolini (Brookes, 1828)

Mensurations, dimorphisme sexuel et variations intraspécifiques : Le chevreuil (*Capreolus capreolus*) est le plus petit cervidé présent en Europe. Il pèse entre 20 et 30 kg pour environ 90 cm au garrot (Geist & Bayer, 1988 ; Hofmann, 1989 ; Sempéré, Sokolov, & Danilkin, 1996). D'une population à l'autre de chevreuil, la variation de taille est relativement faible, de l'ordre du simple au double (Geist, 1998). Il y a peu de dimorphisme sexuel de taille entre les mâles et les femelles (Geist & Bayer, 1988).

Morphologie dentaire et ramure : Sa morphologie dentaire est apomorphe (Croitor, 2014): les canines sont absentes (Brooke, 1878), le pli protocônal réduit, la P<sub>4</sub> inférieure est très molarisée et le ratio prémolaires/molaires est fort (environ 70%) (annexes 3 et 6, respectivement p. a-5 à a-7 et p. a-44). Il présente des bois simples, développés verticalement et généralement à trois pointes. Ceux-ci sont très perlés (Goss, 1983).

Abondance et répartition géographique : Le chevreuil est le cervidé européen actuel le plus abondant. Son abondance augmente actuellement du fait du bénéfice qu'il tire de la consommation de plantes cultivées nutritives en zone anthropisée (Geist, 1998 ; Tixier & Duncan, 1996). Il est très largement réparti, du cercle polaire au sud de l'Europe (35°N-70°N ; Tixier & Duncan, 1996) (figure 2).

Habitat, préférences alimentaires, plasticité trophique : Le chevreuil occupe des habitats forestiers (Cransac et al., 2001 ; Redjadj et al., 2014 ; Saïd & Servanty, 2005), mais il colonise également les plaines cultivées (Degrez & Libois, 1991 ; Hewison et al., 2001 ; Maublanc et al., 1991). Sa morphologie digestive est celle d'une espèce brouteuse sélective (« Concentrate selector », Hofmann, 1989) favorisant certaines espèces de plantes (Degrez & Libois, 1991 ; Maublanc et al., 1991 ; et notamment riches en tanin ; Tixier et al., 1997), en évitant d'autres, et préférant les parties des plantes les plus digestibles (Tixier et al., 1997). Plusieurs études (Cransac et al., 2001 ; Tixier et al., 1997 ; Tixier & Duncan, 1996) ont mis en évidence des variations du régime alimentaire en fonction du sexe, de l'âge, de l'environnement des individus et de la disponibilité des ressources. S'il est capable de consommer une large gamme d'aliments, il semble préférer

les graines et les fruits quand ceux-ci sont disponibles. Dans le cas contraire, le chevreuil présente une alimentation de brouteur (Redjadj et al., 2014). Les feuilles et les petites branches d'essences végétales dicotylédones constituent une proportion plus importante de leur régime alimentaire en hiver et au printemps (Tixier & Duncan, 1996).

Socialité et territoire : Il s'agit d'un cervidé solitaire, relativement sédentaire et territorial, surtout dans le cas de populations occupant des habitats forestiers. Il supporte mal les rapports sociaux même avec les autres individus de sa population, à l'exception de la période du rut (Geist, 1998).

Un mâle occupe plusieurs années de suite le même territoire dont la surface varie de 10 à 100 ha en fonction de la richesse de celui-ci, de la saison et de la densité de population (Geist, 1998). Une forte densité de population induit un territoire plus petit (Kjellander et al., 2004 ; Maublanc et al., 1991). Le territoire occupé par les mâles est plus important que celui occupé par les femelles, notamment en été. En général, un territoire de mâle recoupe deux territoires de femelles. Le territoire des chevreuils s'agrandit en hiver. A cette période de l'année, on observe des rapprochements d'individus pour défendre le territoire. Les femelles plus âgées occupent des territoires plus riches que les nouvelles arrivantes. Les jeunes sont chassés rapidement par l'agressivité des adultes.

Survie : Le chevreuil adulte est rapide et se déplace par bonds ce qui lui confère un avantage face aux prédateurs en milieu forestier. Cependant, il est peu endurant, ce qui constitue un désavantage en milieu ouvert.

Cycle reproductif et antlerogénèse (figure 3) : Le chevreuil est le seul artiodactyle dont la reproduction est différée et dont l'activité sexuelle augmente au printemps avec l'augmentation de la photopériode (Maublanc et al., 1991). En effet, après la principale période de rut qui a lieu en juillet-août, l'ovule fécondé entre en dormance au stade blastula (14 jours de développement) pour ne s'implanter dans l'utérus que quatre mois et demi plus tard, début janvier (Aitken, 1974). Cette particularité lui permet de vivre dans des régions où l'hiver est long et de donner naissance aux faons à une période propice à leur survie (Geist, 1998 ; Goss, 1983). Les naissances ont lieu à la fin du printemps à l'issue d'une gestation d'environ 290 jours (Thimonier & Sempere, 1989). Le rendement reproductif du chevreuil est élevé. Du fait de ce mode de reproduction particulier, les mâles de chevreuil ne subissent pas de période d'hyperphagie et d'hypophagie aussi marquées que ce que l'on peut observer chez les autres cervidés (Lincoln, 1971 ; Mitchell et al., 1976). Il existe trois périodes d'accumulation des réserves : avant la période des combats, avant la reproduction et avant l'hiver.

L'antlerogénèse a lieu en hiver et non en été (Goss, 1983). Les velours sont perdus entre mi-février et fin mai, juste avant le rut, et les bois tombent entre mi-octobre et fin décembre avec la diminution de la production de testostérone (Maublanc et al., 1991). Les bois repoussent aussitôt et atteignent leur maturité en avril ou mai (Goss, 1983).

b- *Alces alces* ( Linné, 1758) – tribu des Alceini (Brookes, 1828)

Mensurations, dimorphisme sexuel et variations intraspécifiques : L'élan, ou orignal, est le plus grand cervidé actuel avec un poids pouvant atteindre 500-600 kg pour 2 m au garrot (Goss, 1983 ; Hofmann, 1989). La différence de masse corporelle entre mâles et femelles est peu importante, avec un ratio pondéral entre mâle et femelle de l'ordre de 1,25 (Geist & Bayer, 1988). La sous-espèce américaine (*Alces alces americanus*, Clinton, 1822) est nettement plus grande que la sous-espèce européenne (*Alces alces alces* ; Linné, 1758) (sous-espèces *sensu* Geist, 1998). Il existe également des variations de taille entre les populations du sud, plus petites, et les populations plus au nord.

Morphologie dentaire et ramure : Il présente la morphologie dentaire propre aux Alceini (Breda, 2008). Les canines sont absentes, les molaires supérieures présentent un pli protocônal, l'hypoconide de la P<sub>4</sub> inférieure est isolé et le ratio prémolaires-molaires est situé entre 65 et 75% environ (Croitor, 2014) (annexes 3 et 6, respectivement p. a-5 à a-7 et p. a-44). Les élans européens possèdent des piliers extérieurs au niveau des prémolaires qui suggèrent d'après Geist (1998) une alimentation de brouteur incluant la consommation de conifère. Les bois sont en palette et portent à leur extrémité des dentelures. Bien qu'impressionnants, ils sont petits relativement à la masse corporelle de l'élan (Goss, 1983).

Abondance et répartition géographique : L'élan est présent en Europe centrale, en Asie du Nord et en Amérique du Nord, entre 48.5°N–71.9°N et 4.7°E–44.0°E (Garel, 2005 ; Geist, 1998). Sa répartition européenne est présentée dans la figure 2.

Habitat, préférences alimentaires, plasticité trophique : Il occupe une large gamme d'habitats forestiers de feuillus ou de conifères ainsi que des zones humides et marécageuses (Gębczyńska & Raczyński, 1989 ; Henttonen et al., 2011 ; Jędrzejewska & Jędrzejewski, 1998). Il est présent dans les biomes de taïga, de toundra, les zones boréales et tempérées et privilégie les habitats à la saisonnalité marquée (Garel, 2005). En hiver, il préfère des terrains plus secs un peu plus en altitude. En été, il n'est pas rare de le trouver partiellement immergé dans un point d'eau lorsqu'il consomme des plantes aquatiques (Goss, 1983). Il s'agit d'un brouteur cueilleur sélectif (« concentrate feeder » ; Hofmann, 1989). Le régime alimentaire de l'élan se compose en grande partie d'éléments ligneux digestibles et riches, notamment de feuilles et d'écorce d'arbres, ainsi que de baies (Garel, 2005 ; Kuijper, Devriendt, Bormans, & Van Diggelen, 2016 ;

Morow, 1976 ; Shipley et al., 1998), mais il varie en fonction de la disponibilité en ressources dans son habitat. Il sélectionne des espèces végétales comportant peu de tiges (Garel, 2005 et les références qui y sont citées ; Shipley et al., 1998). Quand celles-ci sont disponibles, il favorise les plantes pionnières. Son alimentation estivale est composée principalement d'herbacées dicotylédones et de plantes aquatiques, tandis que les essences végétales semi-ligneuses occupent une part importante de son alimentation hivernale (Franzmann, 1981). Dans certaines régions, la forte densité d'élans entraîne la dégradation des zones cultivées et les forêts. En effet l'élan occupe des territoires réduits (G. N. Cederlund & Okarma, 1988 ; Henttonen et al., 2011 ; McInnes, Naiman, Pastor, & Cohen, 1992). Sa force et sa grande taille lui permettent d'atteindre certaines ressources peu accessibles pour d'autres taxa (Geist, 1998).

Socialité et territoire : Ce sont des animaux plutôt solitaires mais ils ne sont pas considérés comme territoriaux comme peuvent l'être les chevreuils (Franzmann, 1981). Ils forment de petits groupes temporaires durant l'hiver dans les zones où la nourriture est accessible mais se dispersent ensuite. Les femelles suitées choisissent un territoire riche en ressources, qu'elles défendent agressivement contre les autres femelles.

L'élan occupe des territoires relativement réduits, de 200 à 1700 ha. Au cours de l'année, il occupe un territoire différent en fonction de la saison (Franzmann, 1981). Les territoires d'hiver présentent une plus petite surface. Dans un habitat plat, les territoires d'hiver et d'été sont éloignés de seulement quelques kilomètres (Cederlund & Okarma, 1988), mais ils peuvent aussi être très éloignés les uns des autres. Les mouvements migratoires entre saisons sont plus importants quand l'abondance et l'accessibilité (absence/présence de couvert neigeux) des ressources dans l'habitat n'est pas suffisante pour combler les besoins des élans (Andersen, 1991 ; Cederlund & Okarma, 1988 ; Gębczyńska & Raczyński, 1989 ; Henttonen et al., 2011). Le même territoire est conservé d'une année à l'autre. Cederlund et Sand (1994) ont étudié une population sédentaire de Suède. Les mâles présentaient un territoire plus grand (de l'ordre de 2500 ha) que les femelles (1000-2000 ha) ce qui est notamment mis en lien avec les besoins alimentaires importants des mâles. Cette caractéristique n'est d'ailleurs pas partagée par nombre de cervidés et d'autres mammifères. Alors que le territoire du mâle augmente avec l'âge, celui des femelles reste réduit. Pendant le rut, la femelle occupe un territoire très réduit (200-600 ha), ce qui pourrait faciliter les rencontres avec les mâles.

Survie : Ses longs membres lui permettent de se déplacer facilement dans la neige, de passer des obstacles sans effort et de fuir ou de faire face à de gros prédateurs ou groupes de prédateurs.

Cycle reproductif et antlérogenèse (figure 3) : La période de reproduction de l'élan se situe entre la fin du mois de septembre et le mois d'octobre, comme la plupart des cervidés (Goss, 1983). Les femelles entrent en œstrus successifs jusqu'à ce que la fécondation ait lieu. En général, le mâle cesse de se nourrir au début de l'automne pour se consacrer uniquement aux femelles et aux combats avec les mâles concurrents. Il en résulte une perte de poids de 15-20% (Geist, 1998). Durant cette période, un mâle féconde plusieurs femelles. En fonction du type d'habitat et de la classe d'âge du mâle, la stratégie de reproduction est différente (harem, lek, poursuite d'une femelle ; Garel, 2005 ; Mysterud, Solberg, & Yoccoz, 2005).

La gestation dure 240-245 jours (Garel, 2005) et les naissances ont lieu fin mai ou en juin, suivies d'une période de lactation de quatre mois. Les élans ont un rendement reproductif important : une femelle donne naissance à 1 à 3 faons par gestation (Geist, 1998). Le mâle perd ses velours en août ou début septembre. Les bois tombent à partir du mois de décembre pour les individus les plus âgés mais peuvent rester en place jusqu'à bien plus tard pour les plus jeunes. La croissance des nouveaux bois est décalée dans le temps : elle n'a lieu qu'en mars (Goss, 1983).

c- *Rangifer tarandus* ( Linné, 1758)– tribu des Odocoileini (Pocock, 1923)

Le renne est particulièrement plastique en fonction des conditions environnementales (Geist, 1998) de sorte qu'il est difficile de faire une description stéréotypée de l'écologie de ce taxon. C'est le plus coureur, le plus grégaire et le plus opportuniste des cervidés actuels (Geist, 1998). Il ne sera question ici que du renne non domestiqué.

Mensurations, dimorphisme sexuel et variations intraspécifiques : Le renne est un cervidé de taille moyenne mesurant environ 1,20 m au garrot pour 150 kg. Il est très plastique et développe rapidement des modifications anatomiques en fonction des conditions environnementales. Les formes les plus au nord sont plus petites, plus courtes sur pattes. Les individus sont également plus petits quand les ressources alimentaires sont limitées (Skogland, 1984, 1989) ou quand la population est dense. Quand la taille décroît, le dimorphisme sexuel diminue (Geist, 1998). L'absence de prédateurs entraîne également une réduction de taille et une réduction des appendices frontaux (Geist, 1998).

Il existe également un dimorphisme sexuel important : les mâles sont en général deux fois plus grands que les femelles (Geist & Bayer, 1988). Plusieurs sous-espèces de rennes sont identifiées sur la base du type d'habitat qu'elles occupent (Geist, 1998). Ces sous-espèces présentent des comportements et des écologies très différentes.



Morphologie dentaire et ramure : Au niveau dentaire, le renne se caractérise par une rangée prémolaire plus longue et plus étroite que les autres cervidés actuels (Hillson, 2005). De plus, il possède des canines (Brooke, 1878). Les P<sub>4</sub> inférieures sont peu molarisées et présentent un hypoconide isolé (Geist, 1998) (annexes 3 et 6, respectivement p. a-5 à a-7 et p. a-44).

Les deux sexes portent des bois ce qui est unique à l'échelle des cervidés. Ceci représente un avantage pour les femelles, puisque les combats pour les ressources ne sont pas rares au sein du troupeau même entre mâles et femelles (Geist, 1998). On observe en général une asymétrie marquée entre les deux bois d'un même individu au niveau de l'andouiller de glace (premier andouiller) (annexe 5, p. a-43), ce qui pose de nombreuses questions quant à l'origine et à la fonction de cette asymétrie. En effet, s'il est en général plus développé à gauche pour les populations de l'hémisphère nord, dans une population étudiée dans l'hémisphère sud, la surreprésentation de rennes possédant un andouiller de glace droit plus développé pose la question du rôle éventuel de la force de Coriolis dans le développement (Goss, 1983). La fonction supposée de l'andouiller de glace développé du renne est de servir d'outil pour accéder à la végétation sous la glace, mais un tel comportement ne semble pas avoir été observé (Goss, 1983). Les bois peuvent mesurer plus de 1,5 m et présenter plusieurs douzaines de cors. Les rennes présentent la masse relative des bois la plus importante par rapport à leur masse corporelle. Les bois des femelles sont cependant plus réduits. L'absence de bois chez les femelles est plus fréquente dans les milieux forestiers. Elle est plus souvent observée dans les habitats pauvres dans lesquels la condition physique des animaux est mauvaise (Goss, 1983 ; Reimers, 1993).

Abondance et répartition géographique : La distribution actuelle du renne est circumpolaire (Geist, 1998) entre 50°N – 81°N et 14°W – 5°E. On le retrouve au nord des Etats-Unis, en Alaska, au Canada, au Groenland, en Norvège, en Finlande, en Russie et en Mongolie (Gunn, 2016). La distribution est plus large si l'on tient compte des populations domestiquées. Sa répartition européenne est illustrée par la figure 2.

Habitat, préférences alimentaires, plasticité trophique : Le renne occupe des habitats variés allant des environnements montagneux aux côtes océaniques, de la toundra à la taïga (forêt boréale). Il est capable de supporter les froids extrêmes du désert arctique (Geist, 1998 ; Gunn, 2016). On le rencontre surtout en milieu ouvert. Il peut toutefois occuper des milieux forestiers. Dans ce cas il est généralement présent en faible densité.

Hofmann (1989) considère le renne comme un brouteur ou mangeur mixte favorisant les plantes pauvres en fibres et très digestibles. Le renne consomme ce qui est disponible dans son milieu, en fonction de la saison (Gaare & Skogland, 1975). Quand ces ressources sont disponibles, il favorise les aliments à forte



valeur nutritive. Toutefois, il est très opportuniste : il consomme des lichens, des monocotylédones herbacées, des lemmings et des œufs d'oiseaux. Il peut également manger des animaux morts, des os, les déjections d'autres animaux (Geist, 1998). D'après Geist (1998), ces aliments lui apportent les minéraux dont il a besoin pour la croissance de ses bois. Les individus appartenant à de grands troupeaux sont moins sélectifs.

Pendant la période hivernale, les rennes consomment beaucoup de lichens (Nieminen & Heiskari, 1989 ; Skogland, 1984). Ce type d'aliment ayant une croissance lente, leur consommation importante par les rennes peut fortement impacter l'abondance de cette ressource (Gough, Shrestha, Johnson, & Moon, 2008). Cela amène le renne à fréquenter des forêts anciennes (Gunn, 2016). La courte période estivale est la seule durant laquelle les plantes peuvent croître en l'absence de neige (Nieminen & Heiskari, 1989). Durant cette période, les femelles consomment une nourriture riche et peu toxique afin de compenser l'énergie investie dans la production de lait (Gaare, Thomson, & Kjos-Hanssen, 1975). Les mâles passent également beaucoup de temps à s'alimenter avant la période de rut automnale.

Les rennes sont capables de consommer certaines ressources présentes dans l'habitat jusqu'à épuisement. Cela a pour conséquence des modifications importantes de la végétation (Geist & Bayer, 1988 ; Klein, 1968 ; remplacement des lichens par un couvert herbacé ; Moen, Andersen, & Illius, 2006).

Socialité et territoire : Les rennes ne sont pas territoriaux et forment de grands troupeaux. Ils effectuent de grandes migrations au printemps (avril ; Gaare et al., 1975) et à l'automne (octobre - novembre ; Gaare et al., 1975). Dans une étude portant sur des rennes de Norvège du plateau alpin de Hardangervidda au cours de quatre années successives, Gaare et Skogland (1975) ont montré que les rennes utilisent les mêmes habitats d'une année à l'autre en fonction de la saison. Les femelles de toundra suitées se regroupent afin de mieux protéger les jeunes, tandis que les rennes de forêt ont plutôt tendance à s'isoler et à cacher leur faon.

Survie : Les rennes adultes distancent plus facilement leurs prédateurs en milieu ouvert, paysage dans lequel ils sont rapides et endurants. Pour les populations occupant des habitats forestiers, la stratégie est différente : les rennes se cachent pour échapper aux prédateurs.

Cycle reproductif et antlérogenèse (figure 3) : La période principale du rut est le mois d'octobre. La période d'œstrus des femelles est courte (10-12 jours). Avant le rut, le mâle réduit sa prise alimentaire et alloue plus de temps aux femelles et aux combats. Pendant le rut, la prise alimentaire des mâles cesse complètement (Gaare et al., 1975). C'est la femelle qui choisit le mâle avec lequel elle s'accouple. Un mâle

féconde plusieurs femelles (Gunn, 2016). Contrairement aux rennes de toundra, les rennes de forêt forment des harems. Le poids et l'énergie des mâles sont au plus bas après le rut (Gaare et al., 1975 ; Gunn, 2016).

La gestation dure environ 240 jours (Thimonier & Sempere, 1989) et un unique faon voit le jour en mai ou juin à la fin de la migration printanière et au moment de la croissance végétale (Geist, 1998 ; Goss, 1983). Le poids des femelles est le plus bas pendant la période de vêlage (Gunn, 2016). Le faon tète sa mère jusqu'en septembre, mais reste avec elle tout l'hiver.

Les bois des mâles tombent entre la fin du mois de novembre pour les individus les plus âgés et le début du printemps pour les plus jeunes. Il y a donc un important délai pour les vieux mâles entre la chute des anciens et la croissance des nouveaux bois. Les femelles gardent leur bois plus tard que les mâles et la croissance des nouveaux bois débute également plus tard. Les femelles gravides perdent leurs bois en général peu de temps après la mise bas. Cela leur confère un avantage durant la gestation pour l'accès aux ressources dans un contexte de compétition intraspécifique, surtout dans le cas de grands troupeaux (Geist, 1998 ; Gilbert et al., 2006 ; Goss, 1983). Elles ont ainsi une plus grande chance de survie et d'accumuler l'énergie nécessaire à l'allaitement du nouveau-né.

**Tableau 1: Informations relatives aux populations de cervidés actuels étudiées.**

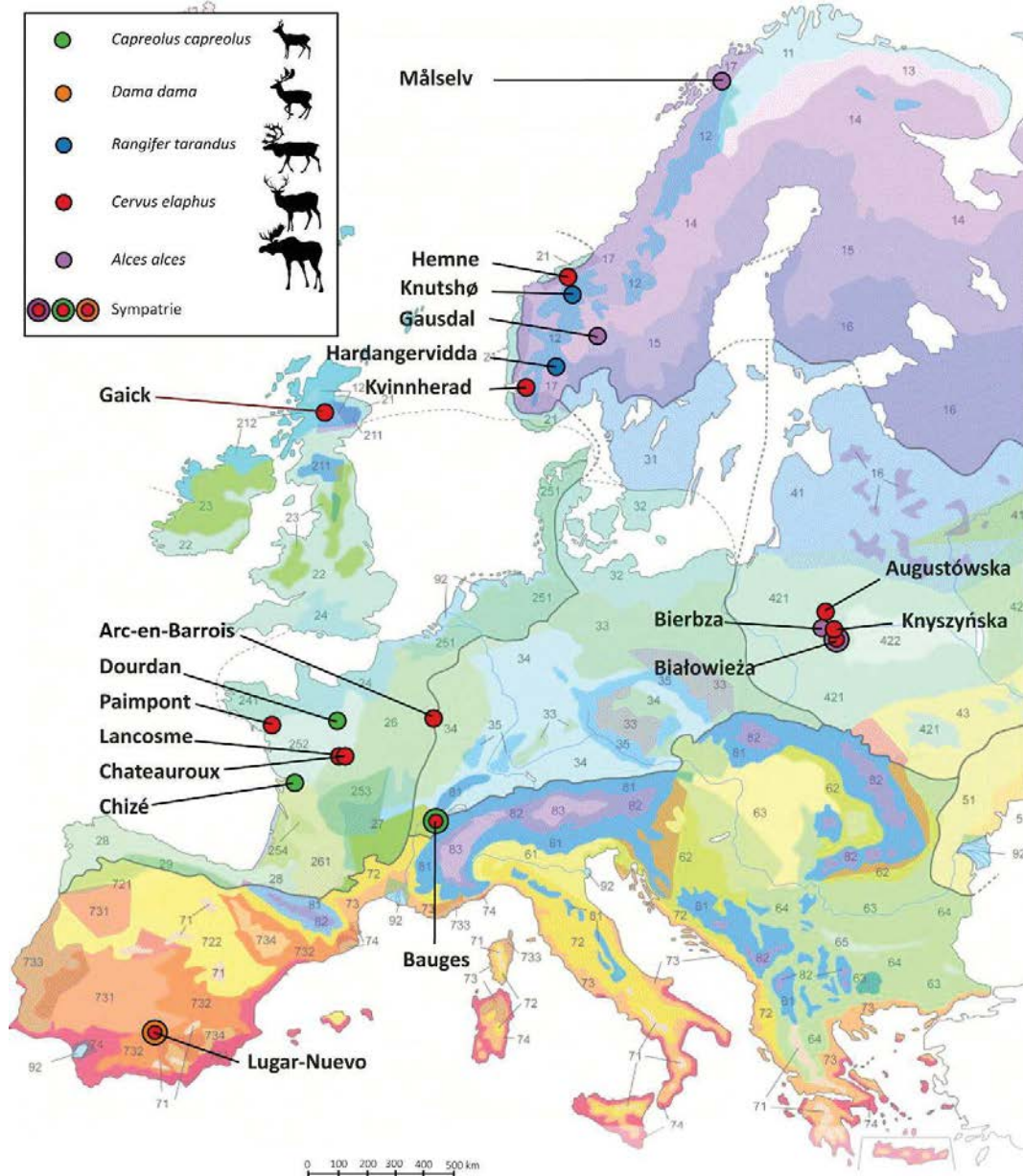
	Site	effectif	année et saison(s) d'abattage	âge	sexe	études précédentes
Espagne	Lugar Nuevo, parc Naturel de la Sierra de Andújar	<i>Cervus elaphus</i> : 116	2008-2009: Janvier-Février, Mars-Avril, Mai-Juin Juillet-Aout, Septembre-Octobre, Novembre-Décembre	<i>Cervus elaphus</i> : Adultes	<i>Cervus elaphus</i> : mâles et femelles	analyse du contenu des panses : Azorit et al., 2012 (même jeu de données)
		<i>Dama dama</i> : 48		<i>Dama dama</i> : Adultes	<i>Dama dama</i> : mâles et femelles	
France	Parc régional Naturel des Bauges	<i>Cervus elaphus</i> : 22  <i>Capreolus capreolus</i> : 18	Période de chasse 2015-2016 : Septembre-Février	Adultes  Adultes	<i>Cervus elaphus</i> : mâles et femelles  <i>Capreolus capreolus</i> : mâles et femelles	analyse du contenu des panses : Redjadj et al., 2014 (cervidés abattus entre 2003 et 2008)
	Réserve Nationale de Chasse de Chizé	<i>Capreolus capreolus</i> : 26	toutes les saisons, 1978 - 2002	Adultes	mâles et femelles	analyse du contenu des panses : Maizeret et al., 1989 (cervidés abattus entre décembre et mars, de 1984 et 1987) Maizeret et al., 1991 (cervidés abattus en été et en hivers durant la même période)
	Forêt domaniale de Chateauroux, Parc naturel régional de la Brenne	<i>Cervus elaphus</i> : 29	Période de chasse 2007-2008 : Septembre-Février	Adultes	mâles et femelles	/
	Forêt de Lancosme Parc naturel régional de la Brenne	<i>Cervus elaphus</i> : 32	Période de chasse 2015-2016 : Septembre-Janvier	Juveniles et Adultes	mâles et femelles	/
	Forêt domaniale d'Arc en Barrois	<i>Cervus elaphus</i> : 12	/	/	/	analyse des marques d'abrouissement: Allain et al., 1978
	Forêt de Paimpont, forêt de Brocéliande	<i>Cervus elaphus</i> : 20	Période de chasse 2005-2006: Septembre-Janvier principalement	Adultes	mâles et femelles	/
	Forêt domaniale de Dourdan	<i>Capreolus capreolus</i> : 84	Février 1989, 1990, Avril 1989, 1990 Aout 1989, 1990, Novembre 1989, 1990	Adultes	mâles et femelles	analyse du contenu des panses: Cransac et al., 2001 (même population) texture de micro-usure dentaire : Merceron et al., 2010 (même population)
Pologne	Forêt primaire de Białowieża	<i>Alces alces</i> : 10	<i>Alces</i> : 1968-2011 date de mort souvent non disponible  <i>Cervus</i> : périodes de chasse 1958-2010: Octobre - Janvier principalement	/	<i>Alces alces</i> : mâles et femelles	analyse du contenu des panses: Gębczyńska, 1980 (cervidés abattus avant 1980) texture de micro-usure dentaire : Merceron et al., 2014 (même population)
		<i>Cervus elaphus</i> : 22			<i>Cervus elaphus</i> : mâles et femelles	
	Parc naturel Knyszyńska	<i>Cervus elaphus</i> : 21	périodes de chasse 2006-2010: Octobre - Janvier	/	/	/
	Parc National de Biebrza	<i>Alces alces</i> : 46	toutes les saisons, 1964-2010	Adultes	mâles et femelles	analyse des fèces: Kuijper et al., 2016
Forêt d'Augustowska	<i>Cervus elaphus</i> : 18	périodes de chasse 2006-2009: Octobre - Janvier	/	/	/	
Ecosse	Gaick (Highland), parc national de Cairngorms	<i>Cervus elaphus</i> : 35	Année d'abattage inconnue période de chasse: Octobre - Janvier	/	Femelles exclusivement	analyse du contenu des panses: Staines et al., 1982 (même région géographique)
Norvège	Kvinnherad, Parc National de Folgefonna	<i>Cervus elaphus</i> : 60	période de chasse 2014: Septembre - Février	Adultes	mâles et femelles	/
	Parc National de Hardangervidda	<i>Rangifer tarandus</i> : 69	mi-Août-Septembre 2014	Adultes	mâles et femelles	texture de micro-usure dentaire : Bignon-Lau et al., 2016 (même population) Annexe 8
	Gausdal	<i>Alces alces</i> : 62	Septembre - Octobre 2014 principalement	Adultes	mâles et femelles	/
	Knutshø, Parc national de Forollhogna	<i>Rangifer tarandus</i> : 52	mi-Août-Septembre 2014	Adultes	mâles et femelles	texture de micro-usure dentaire : Bignon-Lau et al., 2016 (même population) Annexe 8
	Hemne	<i>Cervus elaphus</i> : 59	Septembre - Décembre 2014 principalement	Adultes	mâles et femelles	/
	Målselv, Parc national de Øvre Dividalen	<i>Alces alces</i> : 59	Septembre - Octobre 2014 principalement	Adultes	mâles et femelles	/

### 2.1.1.3- Base de données de référence : cervidés actuels européens

La base de données de référence de texture de micro-usure dentaire des cervidés actuels européens a été constituée afin par la suite de servir de référence pour la caractérisation de l'écologie alimentaire des cervidés fossiles. Un total de 913 spécimens, adultes pour la plupart, attribués aux cinq espèces de cervidés actuels européens, a été analysé (annexe 4-a, p. a-14 à a-31). Ces animaux ont été en grande majorité abattus dans le cadre de programmes de gestion cynégétique, le plus souvent en période de chasse. Le sexe des spécimens, la saison voire la date exacte de la mort ainsi que l'âge des individus sont des informations connues dans la majorité des cas (tableau 1). Ces spécimens appartenaient à vingt-deux populations de cervidés provenant d'habitats contrastés (figure 4). Le choix s'est porté sur des populations pour lesquelles de nombreuses informations étaient disponibles concernant leur habitat.

L'espèce *Cervus elaphus* est représentée par douze populations et 440 individus. La population de **Lugar-Nuevo** occupe un habitat de type dehesa au sud de l'Espagne. Cette population partage son habitat avec l'unique population de *Dama dama* de la base de données ( $N_{D. dama} = 48$ ). Dans le massif montagneux français du parc régional naturel **des Bauges** la population de cerfs élaphe incluse dans l'analyse est sympatrique avec une population de chevreuils. **Lancosme** et **Châteauroux** sont deux populations de cerfs situées en France, de part et d'autre de l'autoroute A20 dans le parc naturel régional de la Brenne. Plus à l'ouest, des cerfs élaphe ont été prélevés dans **la forêt de Paimpont** qui constitue un reliquat de la forêt de Brocéliande. **Arc-en-Barrois**, à l'est de la France est une forêt ouverte mixte. En Pologne, le cerf élaphe est représenté par trois populations. La première, qui vit en sympatrie avec une population d'élans, se trouve au sein de la forêt primaire de **Białowieża**. Les deux autres occupent les forêts de **Knyszyńska** et d'**Augustowska**. Des spécimens ont également été prélevés au sein de la population écossaise de **Gaick**, dans le parc national de Cairngorms. Enfin, deux populations norvégiennes ont été incluses dans l'analyse. **Kvinnherad**, au sein du parc national de Folgefonna, se situe au sud tandis que **Hemne** constitue la population de cerfs élaphe la plus septentrionale de la base de données. *Capreolus capreolus* est représenté par 128 individus provenant de trois populations françaises. Outre les chevreuils des **Bauges**, des spécimens ont également été prélevés au sein de la Réserve Nationale de Chasse de **Chizé** et de la forêt domaniale de **Dourdan**. Les élans (*Alces alces*) sont représentés par quatre populations et 176 spécimens. Deux populations proviennent de Pologne. Outre la population de **Białowieża**, sympatrique de la population de *Cervus elaphus*, une autre population provient des marais de **Bierbza**. Dans la base de données, l'élan est également représenté par deux populations norvégiennes. **Gausdal** est une forêt boréale située au sud du pays, tandis que la taïga de **Målselv** (comté de Troms) se trouve très au nord du

pays. Enfin, le renne (*Rangifer tarandus*) est représenté par deux populations norvégiennes. La localisation de l'ensemble des populations de cervidés actuels européens étudiées est présentée dans la figure 4. Le numéro d'inventaire de chaque spécimen étudié est disponible dans l'annexe 4-a (p. a-14 à a-31).



**Figure 4: Répartition géographique des vingt-deux populations actuelles de cervidés européens.** Le fond de carte utilisé illustre la diversité des formations végétales rencontrées en Europe, d'après Ozenda et Borel, 2001. Les codes numériques correspondent aux végétations suivantes : **12** : toundra montagneuse orcalédonienne (Hemne, Hardangervidda, Knutshø) ; **15** : taïga centrale (Gausdal) ; **17** : taïga atlantique, située sur la pente ouest des Alpes scandinaves (Kvinnherad et Målselv) ; **26** : forêts de chênes mixtes neutrophiles (Arc-en-Barrois) ; **81** : basse et moyenne montagne : ceintures de végétation de colline et de montagne (Les Bauges) ; **211** : landes montagneuses écossaises (Gaick) ; **241** : secteur armoricain hyperhygrophile (Paimpont) ; **252** : bois de chênes acidophiles continentaux, secteur de la Loire (Châteauroux, Lancosme, Chizé, Dourdan) ; **421** : secteur polonois-biélorusse (riche en charmes)(Białowieża, Knyszyńska, Bierbza, Augustowska) ; **731** : chênes à feuilles rondes, silicicoles (Lugar-Nuevo).

Les restes ostéo-dentaires des spécimens étudiés dans la présente étude sont conservés dans plusieurs collections d'Europe : les cerfs et daims de Lugar-Nuevo sont conservés au Département de Biologie Animale et Végétale et d'Ecologie de la Faculté des Sciences expérimentales de l'Université de Jaén en Espagne (annexe 4-a, p. a-14 à a-31 : DBAVE-UJ). Les cerfs et élans de Pologne, provenant des forêts de Białowieża Knyszyńska et Augustowska, ainsi que du parc national de Bierbza, sont conservés dans les collections de l'Institut de Recherche en Mammalogie de l'Académie Polonaise des Sciences de Białowieża en Pologne (annexe 4-a, p. a-14 à a-31 : IRM-APSB). Les mandibules des chevreuils de la forêt domaniale de Dourdan sont conservées au sein du Laboratoire de recherche INRA "Comportement et Ecologie de la Faune", à Castanet-Tolosan (annexe 4-a, p. a-14 à a-31 : INRA-CEF) en France tandis que ceux de Chizé sont conservés à l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage de Chizé (ONCSF-Chizé). Les rennes de Knutshø et Hardangervidda acquis au même titre que les cerfs et élans de Norvège dans le cadre d'une collaboration avec les laboratoires NINA (Norwegian Institut of Nature Research) et ArScaAn se trouvent dans les collections du laboratoire d'Archéologies et Sciences de l'Antiquité (annexe 4-a, p. a-14 à a-31 : ArScaAn, UMR 7041 et CNRS). Enfin, les cerfs et les élans de Norvège (populations de Kvinnherad, Hemne, Gausdal et Målselv), les cerfs de la population écossaise de Gaick, les cerfs élaphe d'Arc-en-Barrois, de Paimpont, de Lancosme, de Châteauroux et des Bauges, ainsi que les chevreuils des Bauges sont conservés à l'institut de Paléoprimatologie, Paléontologie humaine ; Evolution et Paléoenvironnements de Poitiers en France (iPHEP UMR 7262 - CNRS & Université de Poitiers).

### **2.1.2- Cervidés fossiles**

Du fait de l'importante homogénéité anatomique rencontrée au sein des taxa de cervidés, les espèces fossiles ont été déterminées à l'origine principalement sur la base de caractères morphologiques des bois (annexe 5, p. a-43). Ces structures – les plus variables d'une espèce à une autre (Kurtén, 1968) – permettent néanmoins d'identifier les taxa de cervidés à l'échelle générique et spécifique. Les bois de cervidés sont connus pour leur variabilité importante, sous l'influence de nombreux facteurs parmi lesquels l'âge, la période de l'année, les conditions du milieu et les éventuelles blessures. Il existe même une certaine variabilité intra-individuelle entre les bois droit et gauche (de Vos, Mol, & Reumer, 1995 ; Goss, 1983 ; Heintz, 1970). En ce qui concerne les cervidés fossiles, cette variabilité importante a dans certains cas été sous-estimée, ce qui a conduit à la création d'un nombre aberrant d'espèces de cervidés fossiles dans le Villafranchien d'Europe. A titre d'exemple, certains auteurs ont identifié dix espèces différentes ou plus de cervidés au sein d'un seul gisement (Pomel, 1853 ou Deperet, 1884 *vide* Heintz, 1970). Les travaux de nombreux auteurs (Azzaroli, 1992 ; Croitor, 2006a ; Croitor & Bonifay, 2001 ; de Vos

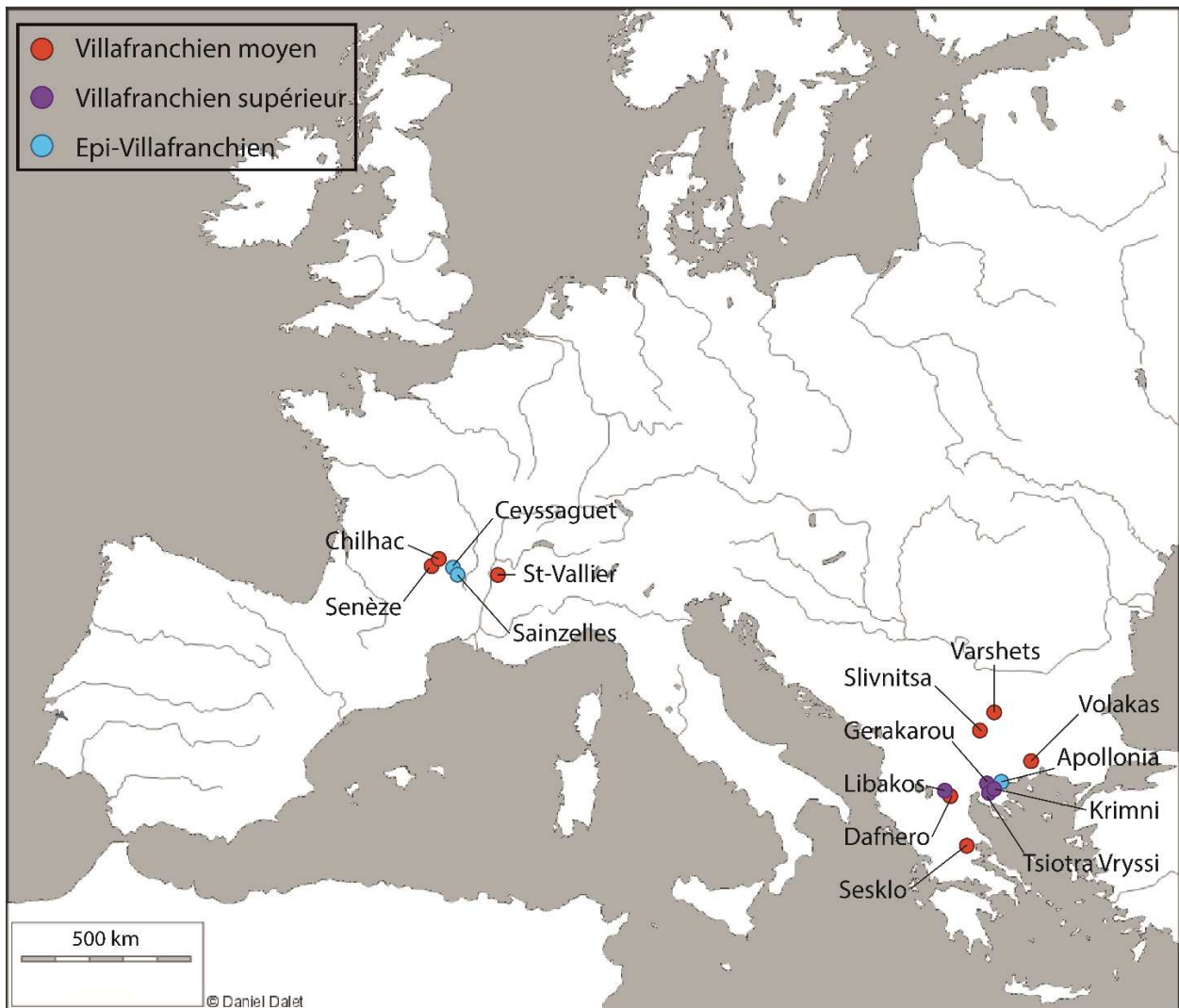
et al., 1995 ; Heintz, 1970 ; Spaan, 1992) ont permis de mettre en évidence un certain nombre de synonymies et ainsi d'atteindre une diversité des cervidés villafranchiens qui soit écologiquement plus réaliste (la présence de cinq espèces de cervidés au sein de la réserve sauvage nationale népalaise de Bardia, par exemple, constitue déjà une diversité rarement atteinte ; Dinerstein, 1987).

Cette partie a pour objectif de présenter brièvement une partie de la diversité villafranchienne des cervidés telle qu'elle est perçue actuellement. Ne seront présentés ici que les taxa dont il est question dans la suite de ce travail. Les travaux de Croitor (Brugal & Croitor, 2007 ; Croitor, 2001, 2006a, 2006b, 2009a, 2009b, 2011, 2014, 2017 ; Croitor & Bonifay, 2001 ; Croitor & Kostopoulos, 2004 ; Croitor & Stefaniak, 2009 ; Kaiser & Croitor, 2004) ayant grandement contribué à une meilleure compréhension de la taxinomie des cervidés du Villafranchien d'Europe, la révision de la littérature proposée ici reprend les attributions génériques et spécifiques utilisées par ce dernier.

La résolution taxinomique des cervidés villafranchiens atteint le rang de la sous-espèce. Ces sous-espèces sont définies sur la base de différences de taille ainsi que de quelques caractères de la morphologie dentaire entre populations temporellement ou spatialement distantes (Heintz, 1970). Néanmoins, cette subdivision basée sur des caractères anatomiques ne présente pas de réalité écologique. Je n'en tiendrai donc pas compte dans la suite de ce travail.

Ainsi, outre des éléments relatifs à la taxinomie des cervidés, la paléoécologie de ces taxa est ici mise en avant à partir des indicateurs utilisés dans la littérature (distribution paléo-biogéographique, estimation de la masse corporelle, morphologie dentaire, ...). Les taxa villafranchiens d'Europe dont j'ai étudié l'écologie alimentaire sont présentés ici selon leur appartenance à l'une ou l'autre des deux sous-familles de cervidés (plésiométacarpalien/Cervinae ou télémetacarpalien/Capreolinae ; figure 1 et annexe 2, p. a-4). Au sein de chacune des sous-familles, comme les relations entre les espèces sont le plus souvent non résolues, celles-ci sont présentées par ordre de taille (estimée à partir de mesures cranio-dentaires ; Brugal & Croitor, 2007). Pour les caractères dentaires, j'ai suivi la nomenclature établie par Heintz (1970), qui est largement appliquée dans la littérature (annexe 6, p. a-44).





**Figure 5: Provenance géographique des quinze assemblages fossiles dont il est question dans la suite de l'étude.** Les couleurs des points permettent d'identifier les localités du Villafranchien moyen (2,6-1,8 Ma ; rouge), supérieur (1,8-1,2Ma ; violet) et de l'épi-Villafranchien (1,2-0,9 Ma ; bleu).



### 2.1.2.1- *Cervinae* (*sensu Goldfuss, 1820*) (Plésiométacarpaliens ; annexe 2, p. a-4 ; Brook, 1848)

*a- Croizetoceros* (Heintz, 1970)

Espèce type : *Croizetoceros ramosus* (Heintz, 1970).

#### ***Croizetoceros ramosus* (Croizet et Joubert, 1828)**

##### Synonymies:

- *Croizetoceros ramosus* (Boivin et al., 2010; Brugal & Croitor, 2007 ; Geraads, 1990 ; Guérin et al., 2004 ; Heintz, 1970 ; Kostopoulos, 1997a ; Kostopoulos & Athanassiou, 2005 ; Kostopoulos & Koufos, 1994 ; Koufos, 2001 ; Koufos & Kostopoulos, 1997 ; Rivals & Athanassiou, 2008 ; Valli, 2004b ; Valli & Palombo, 2005, 2008)
- *Creuzetocera ramosus* (Geist, 1998).
- *Cervus ramosus* (Guérin et al., 2004)

Localité-type : Perrier-Etouaires, France (Giuli & Heintz, 1974 ; Heintz, 1970).

Taxinomie, phylogénie, paléo-biogéographie : *Croizetoceros* est un genre monospécifique (Heintz, 1970).

Il est présent en Europe de l'ouest et sur le pourtour nord du bassin méditerranéen du Pliocène au Pléistocène ancien jusqu'à la fin du Villafranchien moyen (Brugal & Croitor, 2007 ; biozones MNQ 16 à 18 ; Croitor, 2014 ; Heintz, 1970 ; Kostopoulos & Athanassiou, 2005 ; Lacombe et al., 2008), période durant laquelle il est courant voire abondant.

Mensurations : C'est le plus petit cervidé de la période d'intérêt, avec une masse corporelle un peu inférieure à celle du daim (*Dama dama*, 80 kg) actuel. D'après Stehlin (1923 ; *vide* Heintz, 1970) sa taille est similaire à celle du chevreuil de Sibérie, *Capreolus pygargus* (40-45 kg ; Geist, 1998). Valli et Palombo (2008) ont utilisé plusieurs méthodes d'estimation de la masse corporelle des *C. ramosus* de Saint-Vallier, qui concordent vers un poids d'environ 70 kg. Tandis que Croitor (2014) donne une masse corporelle estimée de 50-55 kg pour l'ensemble des représentants de l'espèce.

Ramure (annexe 5, p. a-43) : Une fois la croissance complètement achevée, *C. ramosus* présente des bois relativement grands et complexes. Ceux-ci portent 6 à 8 andouillers implantés sur le bord antérieur du merrain et recourbés vers le haut. Le premier andouiller est situé haut au-dessus de la meule (Croitor, 2014 ; Guérin & Delpech, 1996 ; Heintz, 1970). Cette morphologie particulière permet de le distinguer facilement des autres cervidés du Villafranchien d'Europe ainsi que des formes actuelles (Guérin & Delpech, 1996 ; E. Heintz, 1974 ; Heintz, 1970). Il existe des différences morphologiques entre les bois des

*C. ramosus* des différentes populations européennes ce qui a conduit à l'établissement de plusieurs sous-espèces (E. Heintz, 1974 ; Kostopoulos & Athanassiou, 2005).

Denture (annexes 3 et 6, respectivement p. a-8 à p. a-13 et p. a-44) : Les dents de *C. ramosus* présentent une morphologie dérivée : elles sont petites, ce qui constitue le principal caractère dentaire permettant de le distinguer des autres cervidés de la période (Heintz, 1970). Elles présentent de forts styles et piliers. Les molaires supérieures présentent un pli protocônal petit et un éperon hypocônal (Croitor, 2014 ; Heintz, 1970). L'éperon hypocônal est également visible sur les prémolaires. Un pli *Palaeomeryx* vestigial peut être observé sur les molaires inférieures de certains individus (Croitor, 2014). La P<sub>4</sub>, toujours molarisée, permet de distinguer *C. ramosus* des autres cervidés de la période (Croitor, 2014 ; Heintz, 1970). Les populations de *C. ramosus* les plus anciennes présentent un « paraconide » sur la P<sub>4</sub>, qui tend à disparaître chez les formes plus récentes. Ce « paraconide » est absent chez les espèces de cervidés de moyenne et grande taille (Heintz, 1970).

Inférences paléoécologiques : L'analyse couplée de la micro-usure dentaire en 2D (6 individus), de la méso-usure (23 spécimens) et de la morphologie crânienne des *Croizetoceros ramosus* de Saint-Vallier est en faveur d'un régime alimentaire mixte (Valli & Palombo, 2008). A Sesklo en Grèce (Rivals & Athanassiou, 2008), la micro-usure dentaire et la méso-usure des 3 spécimens analysés sont plutôt indicatrices d'une alimentation riche en feuilles d'arbres, tandis que celle d'autres taxa notamment des équidés (*Equus stenonis*), abondants dans le gisement, indique la présence d'une strate herbacée monocotylédone conséquente.

**Localités étudiées contenant *Croizetoceros ramosus* (figure 5) :**

- Saint Vallier (Valli, 2004b ; Valli & Palombo, 2005, 2008)
- Chilhac (Boivin et al., 2010 ; Guérin et al., 2004 ; Heintz, 1970)
- Varshets (Spassov, 1998, 2002 ; Spassov & Crégut-Bonnoure, 1999) ;
- Senèze (Geraads, 1990 ; Heintz, 1970 ; Pastre et al., 2015)
- Volakas (Guérin et al., 2004 ; Kostopoulos, 1997a ; Kostopoulos & Athanassiou, 2005 ; Kostopoulos & Koufos, 1994)
- Sesklo : il s'agit de *Croizetoceros* cf. *ramosus* car il existe peu de bois (Guérin et al., 2004 ; Kostopoulos & Athanassiou, 2005 ; Koufos & Kostopoulos, 1997 ; Rivals & Athanassiou, 2008),
- Slivnitsa (Spassov, 1998 ; Spassov & Crégut-Bonnoure, 1999)
- Gerakarou (Kostopoulos & Athanassiou, 2005 ; Kostopoulos & Koufos, 1994 ; Koufos & Melentis, 1983 ; Spassov, 2003)

On retrouve également ce taxon dans d'autres localités d'Espagne et d'Italie (Garrido, 2008b ; Giuli & Heintz, 1974).

*b- Cervus* (Linnaeus, 1758)

Espèce type : *Cervus elaphus* (Linné, 1758)

*Cervus nestii* (Azzaroli, 1947)

Synonymies :

- *Pseudodama nestii* (Azzaroli, 1992 ; Croitor, 2001 ; de Vos et al., 1995)
- *Cervus nestii* (Brugal & Croitor, 2007 ; Croitor, 2006a, 2014)
- « *Cervus* » *nestii* (Guérin & Delpech, 1996)
- « *Pseudodama* » *nestii* (Di Stefano & Petronio, 2002)
- « *Dama* » *nestii* (Spasov, 2016)
- *Dama nesti* (Agusti & Antón, 2002)

Localité-type : Tasso, Valdarno supérieur, Italie (Croitor, 2006a)

Taxinomie, phylogénie, paléo-biogéographie : Il est présent au Villafranchien moyen et supérieur (Croitor, 2006a). Certains caractères osseux, notamment au niveau des bois, suggèrent une proximité avec le groupe *elaphus* de l'ouest de la Méditerranée (Croitor, 2001). Pour Brugal et Croitor (2007), il s'agit du plus ancien représentant du genre *Cervus* actuellement connu en Europe. Il pourrait être mis en synonymie avec *Cervus abesalomi* du gisement de Dmanisi (Géorgie) d'après Croitor (2014).

Il est inclus par d'autres auteurs dans le genre *Pseudodama* (Azzaroli, 1992 ; de Vos et al., 1995) qui réunit les petites formes de cervidés du Pléistocène inférieur. Dans ce genre, Azzaroli (1992) intègre aussi *Metacervoceros pardinensis*, *Metacervoceros rhenanus*, *Pseudodama lyra* et *Pseudodama farnetensis*. La monophylie du genre *Pseudodama* n'est pas admise par l'ensemble de la communauté scientifique (Croitor, 2006a, 2014 ; Croitor & Bonifay, 2001 ; de Vos et al., 1995 ; Di Stefano & Petronio, 2002). Pour d'autres auteurs, *Cervus nestii* présente des affinités avec le genre *Dama* (Pfeiffer, 1999 fide Croitor, 2014) ou *Axis* (Di Stefano & Petronio, 2002).

Masse corporelle : Guérin et Patou-Mathis (1996) le décrivent comme un cervidé de taille intermédiaire entre les taxa actuels *Dama dama* et *Cervus elaphus*. Sa masse corporelle est estimée à 70 kg.

Ramure (annexe 5, p. a-43) : C'est un cervidé portant des bois simples, fins, à quatre pointes. De plus, leur morphologie rappelle celle des bois de certaines sous-espèces dites « primitives » de *Cervus elaphus*,

notamment *C. e. barbarus*, *C. e. hispanicus* et *C. e. corsicanus* (Croitor, 2001, 2014). Le premier andouiller est basal, tandis que le second andouiller est présent en position relativement centrale. Les andouillers 3 et 4, de tailles égales, forment une bifurcation distale orientée transversalement par rapport au plan sagittal (Croitor, 2001).

Denture (annexes 3 et 6, respectivement p. a-8 à p. a-13 et p. a-44) : *Cervus nestii* possède de petites canines supérieures. Les molaires supérieures présentent un entostyle de petite taille. Le pli *Palaeomeryx* est absent sur les molaires inférieures (Croitor, 2014). La P<sub>4</sub> présente une morphologie plésiomorphe, c'est-à-dire non molarisée (Croitor, 2001). La rangée de prémolaires est longue (Croitor, 2001).

Inférences paléoécologiques : La rangée de prémolaires longue et la P<sub>4</sub> non molarisée sont des caractères interprétés comme peu compatibles avec une alimentation à base de monocotylédones (Croitor, 2001 ; Spencer, 1995). L'association de métapodes courts, de phalanges proximales de taille importante, d'un développement important des épiphyses des os longs et d'un radius long solidement articulé avec l'ulna suggèrent également une alimentation en milieu forestier et une locomotion par saltation en contexte forestier montagnoux (Croitor, 2001, 2006a).

**Localités étudiées contenant *Cervus nestii* (figure 5) :**

- Sainzelles (Lacombat & Moullé, 2004)

*c- Dama* (Frisch, 1775)

*Dama vallonnetensis* (De Lumley et al., 1988)

Synonymies :

- *Pseudodama nestii vallonnetensis* (Echassoux, 2001 ; Moullé, Lacombat, & Echassoux, 2006)
- « *Cervus* » (s. l.) *nestii vallonnetensis* (Lumley, Kahlke, Moigne, & Moulle, 1988 ; Moullé, 1990)
- *Dama vallonnetensis* (Agusti & Antón, 2002; Brugal & Croitor, 2007 ; Croitor, 2001, 2006a, 2014 ; Croitor & Bonifay, 2001)
- *Pseudodama* cf. *nestii* (Koufos & Kostopoulos, 1997)

Localité-type : Le Vallonnet, France (Lumley et al., 1988)

Taxinomie, phylogénie, paléo-biogéographie : Il s'agit d'un taxon épi-Villafranchien rencontré en Italie, en Allemagne et dans le Sud de la France (Croitor, 2001, 2006a).

Il présente des ressemblances avec *Metacervoceros rhenanus* (Di Stefano & Petronio, 2002), ce qui lui a valu dans un premier temps d'être attribué à ce taxon (Echassoux, 2001 ; Moullé, 1990 ; Moullé et al., 2006). Il s'en distingue cependant par la morphologie de ses bois. Malgré des particularités propres à sa ramure et à sa denture, *Dama vallonnetensis* a ensuite été rapproché de *Pseudodama nestii* (Moullé, 1990 ; Moullé et al., 2006). Il présente des caractères crâniens typiques du genre *Dama* (Croitor, 2001) et Croitor (2014) le considère comme le dernier représentant du genre *Dama* du Pléistocène inférieur possédant des bois à trois pointes.

Masse corporelle : Il s'agit d'un cervidé de taille moyenne, proche du daim (80 kg) (Moullé, 1990). Brugal et Croitor (2007) estiment son poids à 70 kg.

Ramure (annexe 5, p. a-43) : Il présente des bois robustes, simples, à trois pointes, résultant de la perte du second andouiller par rapport à *D. eurygonos*, taxon considéré comme plésiomorphe (Croitor, 2001). Le premier andouiller de *Dama vallonnetensis* est basilaire, long et de diamètre important. Il part d'abord à l'horizontal puis se recourbe fortement à son extrémité en direction du merrain. Il se différencie du premier andouiller de *Pseudodama nestii* qui part de plus haut et se recourbe de manière plus régulière (Moullé, 1990 ; Moullé et al., 2006). Les andouillers 3 et 4 sont longs et forment une bifurcation dans le plan para-sagittal (Croitor, 2001).

Denture (annexes 3 et 6, respectivement p. a-8 à p. a-13 et p. a-44) : Les molaires supérieures présentent un cingulum et un pli protocônal. L'entostyle est souvent développé. Les P<sup>2</sup> et P<sup>3</sup> sont toujours bilobées mais pas les P<sup>4</sup>. On retrouve la même morphologie des prémolaires supérieures qu'au sein du genre *Metacervoceros*.

La P<sub>4</sub> est presque toujours molarisée alors que c'est rarement le cas chez les taxa *Pseudodama nestii* et *Metacervoceros*. La P<sub>2</sub> de *Dama vallonnetensis* est plus réduite, elle ne porte pas de « paraconide ». Ce caractère est partagé par les représentants du genre *Metacervoceros* (Moullé, 1990).

Le ratio prémolaires/molaires situe *Dama vallonnetensis* dans la gamme de variation de *Metacervoceros*, proche de la population de Senèze (Moullé, 1990).

Inférences paléoécologiques : En l'état actuel des connaissances, la dispersion de *Dama vallonnetensis* se limite au sud de l'Europe (Croitor & Bonifay, 2001). Sur la base de ces informations paléobiogéographiques, ces auteurs font l'hypothèse d'un cervidé évoluant en climat chaud et sec.

La perte du second andouiller chez *Dama vallonnetensis* par rapport aux formes plus anciennes et phylogénétiquement proches est interprété comme un changement dans les relations sociales de ce taxon notamment lors du rut. En effet cette morphologie de bois ne constitue pas une arme efficace et jouerait donc plutôt un rôle d'ornementation (Croitor, 2001). L'augmentation de taille de ces bois par rapport aux formes plus anciennes pourrait témoigner de l'occupation de milieux plus ouverts (Croitor, 2001). D'après Croitor (2001) le prémaxillaire large et robuste et la partie antérieure de la mandibule, allongée, sont également compatibles avec la prise d'aliments plus abrasifs de milieux ouverts.

**Localités étudiées contenant *Dama vallonnetensis* (figure 5) :**

- Libakos : (voir « Attribution taxinomique du cervidé de taille moyenne de Libakos »)
- Ceyssaguet : il s'agit de *Dama cf. vallonnetensis*. Le caractère fragmentaire du matériel connu à Ceyssaguet (absence de bois, restes peu nombreux) ne permet pas à l'heure actuelle d'affirmer avec certitude qu'il s'agisse de *Dama vallonnetensis* (Croitor, 2006a ; Croitor & Bonifay, 2001)

On le retrouve également dans d'autres gisements de France et d'Italie (Croitor, 2014).

**Attribution taxinomique du cervidé de taille moyenne de Libakos**

**(Mission mobilité de 4 mois à Thessalonique)**

**Spécimens étudiés :**

Denture supérieure:

- **LIB-48**: M3 sup sin
- **LIB-49**: M3 sup dex (illustré dans l'annexe 3, p. a-8, a-10)
- **LIB-50**: M1 sup sin
- **LIB-51**: M2 sup sin
- **LIB-52**: P3 sup sin
- **LIB-53**: P2 sup sin

Denture inférieure :

- **LIB-36**: dP4 inf sin
- **LIB-37+LIB-38**: 2 héli-mandibules provenant du même spécimen (annexe 3, p. a-12, a-13)
- **LIB-57**: P2+P3 inf sin
- **LIB-58**: M2 inf dex
- **LIB-85**: M3 inf dex
- **LIB-86**: M3 inf dex
- **LIB-87**: P4+M1 inf sin

#### Bois :

- **LIB-11:** bois présentant un premier andouiller basilaire dont l'extrémité est cassée. La partie proximale du merrain est préservée.
- **LIB-13:** fragment d'os frontal et pédicule préservé portant un bois droit fragmentaire. La meule ainsi que le premier andouiller (cassé), basilaire, sont préservés.
- **LIB-14:** fragment d'os frontal et pédicule préservé portant un bois gauche fragmentaire. La meule ainsi que le premier andouiller, basilaire, sont préservés.

#### Description du matériel dentaire (voir l'annexe 6, p. a-44) :

##### Denture supérieure :

- Eperon hypocônal et pli protocônal présents mais peu développés.
- Cingulum faible, interrompu sur la face linguale des molaires supérieures
- Parastyle, mésostyle et métastyle bien développés sur les molaires
- Ectostyle présent mais court, de forme ogivale, entre les lobes antérieur et postérieur des molaires

##### Denture inférieure :

- Pli *Palaeomeryx* absent
- Ectostylide présent entre les lobes antérieur et postérieur des molaires 1 et 2. Un seul ectostylide, en position antérieure, sur les molaires 3. Il est de taille réduite et de forme ogivale. La dP4 présente des ectostylides entre tous les lobes.
- La P4 inférieure présente une molarisation moyenne. L'entostylide et l'entoconide sont bien différenciés et parallèles, ne formant donc pas de vallée postérieure. L'aile antérieure du métaconide et le paraconide sont en contact, formant une vallée d'émail antérieure. L'aile postérieure du métaconide est moins développée. Le parastylide n'est pas développé.
- Les mesures effectuées sur la mandibule complète ont donné les résultats suivants :
  - Rangée dentaire : 92,0 mm
  - Rangée de prémolaires : 35,1 mm
  - Rangée de molaires : 59,9 mm

#### Description des bois :

- La meule est de section ovale
- Dans sa partie proximale, le merrain présente des perlures et sillons longitudinaux.
- Les bois sont robustes. Le diamètre varie entre 36 et 40 mm.
- Le premier andouiller est basilaire et présente une courbure forte vers l'arrière et latéralement. Dans sa partie basale, il forme avec le merrain un angle très ouvert.
- Le diamètre du premier andouiller est important, mais plus réduit que celui du merrain
- Le second andouiller semble absent (LIB-11 et LIB-13)
- Après le premier andouiller, le merrain est courbé latéralement et courbé vers l'arrière.

### Identification taxinomique du cervidé de taille moyenne de Libakos :

Ce cervidé de taille moyenne avait initialement été attribué à l'espèce *Cervus cf. nestii* (Koufos, 2001 ; Koufos & Kostopoulos, 1997).

Cependant, la morphologie dentaire, les mensurations de la denture inférieure, mais également la morphologie des bois sont en faveur d'une attribution du cervidé de taille moyenne de Libakos à l'espèce *Dama vallonnetensis* (Croitor, 2006a ; Lumley et al., 1988)

*d- Metacervoceros* (Dietrich, 1938)

Espèce type : *M. pardinensis* (= *Cervus pardinensis* ; Heintz, 1970) (Croitor & Bonifay, 2001 ; Kostopoulos & Athanassiou, 2005).

Le genre *Metacervoceros* n'est à l'heure actuelle pas connu en Asie, ce qui semble indiquer une origine européenne (Croitor, 2017).

*Metacervoceros rhenanus* (Dubois, 1904)

Synonymies (de Vos et al., 1995 ; Lister, 1993 alter alios):

- *Metacervoceros rhenanus* (Boivin et al., 2010; Brugal & Croitor, 2007 ; Croitor, 2006a, 2014, 2017 ; Croitor & Bonifay, 2001 ; Kaiser & Croitor, 2004 ; Kostopoulos & Athanassiou, 2005 ; Stefaniak, 2007)
- « *Metacervoceros* » *rhenanus* (Valli & Palombo, 2008)
- *Cervus philisi* (Echassoux, 2001 ; Geraads, 1990 ; Guérin et al., 2004 ; Heintz, 1970 ; Kostopoulos & Koufos, 1994 ; Koufos & Melentis, 1983 ; Spassov & Crégut-Bonnoure, 1999)
- « *Cervus* » *philisi* (Guérin & Delpech, 1996 ; E. Heintz, Guérin, Martin, & Prat, 1974 ; Kostopoulos, 1997a ; Koufos, 2001 ; Koufos & Kostopoulos, 1997 ; Moullé, 1990 ; Valli, 2004b ; Valli & Palombo, 2005)
- *Cervus rhenanus* (de Vos et al., 1995 ; Lister, 1993 ; Spaan, 1992 ; Spassov, 1998, 2002)
- « *Cervus* » *rhenanus* (Spassov, 2016)
- *Cervus perolensis* (Heintz, 1970)
- *Cervus ischnoceros* (Odile Boeuf, Geraads, & Guth, 1992)
- *Pseudodama lyra* (Azzaroli & Mazza, 1992)
- « *Pseudodama* » *rhenana* (Di Stefano & Petronio, 2002)
- *Rusa rhenana* (Di Stefano & Petronio, 2002)
- *Axis lyra* (Strani, DeMiguel, Sardella, & Bellucci, 2015, 2017)



Localité-type : Tegelen, Pays-bas (Garrido, 2008a)

Taxinomie, phylogénie, paléo-biogéographie : *Metacervoceros rhenanus* est connu dans les localités d'âge MNQ 17-19 (Valli, 2004b). Il s'agit d'une espèce plus récente que *M. pardinensis* (MNQ15-16). *M. rhenanus* se distingue de *M. pardinensis* par un cingulum réduit voire absent sur les molaires supérieures (Croitor, 2014). Cette espèce a été initialement décrite par Heintz (1970) sous le nom de *Cervus philisi*. Cet auteur décrit une lignée évolutive *Cervus pardinensis* > *Cervus philisi* > *Cervus perolensis*. Il évoque la possibilité que *C. perolensis* corresponde en fait à la forme juvénile de *Cervus philisi* (Heintz, 1970). *Cervus philisi* est mis en synonymie avec *C. rhenanus* et *C. perolensis* par De Vos et al. (1995) tandis que l'espèce *C. pardinensis* (= *M. pardinensis*) se distingue par un fort cingulum sur la P<sup>4</sup> et les molaires supérieures (Heintz, 1970 ; Spaan, 1992) et reste ainsi considérée comme une espèce à part entière.

Selon les auteurs, ce taxon est attribué soit au genre *Cervus* (de Vos et al., 1995 ; Lister, 1993 ; Spaan, 1992), soit à *Dama* (Pfeiffer 1999 fide Croitor, 2014), soit encore à *Rusa* (Di Stefano & Petronio, 2002). Pour Croitor (2014), il présente des affinités morphologiques avec l'espèce actuelle *Axis axis*.

Mensurations : Il s'agit d'un taxon de la taille du daim actuel (*Dama dama*). Sa masse corporelle a été estimée à environ 100 kg par plusieurs méthodes par Valli et Palombo (2005).

Ramure (annexe 5, p. a-43) : Il possède des bois à trois pointes. Le premier andouiller est long et basilaire. Le merrain diverge ensuite jusqu'au second andouiller qui est plus court et situé aux deux tiers du bois. Les pointes terminales sont dans le plan sagittal. Les andouillers sont insérés sur le bord antérieur du merrain (Guérin & Delpech, 1996).

Denture (annexes 3 et 6, p. a-8 à p. a-13 et p. a-44) : Les canines supérieures sont absentes au sein des *Metacervoceros rhenanus* (Croitor, 2014). Il partage avec l'espèce type *Metacervoceros pardinensis* une denture plésiomorphe, avec un mur lingual très oblique, un angle entre les murs lingual et labial important au niveau de la M<sub>2</sub> inférieure (supérieur à 40° ; Croitor, 2014). Il se distingue de *Metacervoceros pardinensis* par la réduction du cingulum sur la P<sup>4</sup> et les molaires supérieures (Spaan, 1992), qui ne se réduit plus qu'à un « bourrelet basal plus ou moins développé » (Heintz, 1970). Il est cependant plus prononcé que chez *C. ramosus* (Heintz, 1970). Le pli protocônal est en général présent mais il est de taille réduite. L'éperon hypocônal est présent. Les molaires inférieures ne présentent pas de pli *Palaeomeryx*. Les P<sub>3</sub> et P<sub>2</sub> sont toujours bilobées (Heintz, 1970). Le « paraconide » est absent sur la P<sub>2</sub> et réduit sur les P<sub>3</sub> et P<sub>4</sub>. La molarisation de la P<sub>4</sub> est variable et moins importante que chez *C. ramosus* (Heintz, 1970).

Inférences paléoécologiques : L'analyse couplée de la micro-usure dentaire 2D (7 individus), de la méso-usure (27 spécimens) et de la morphologie crânienne des *Metacervoceros rhenanus* de Saint-Vallier est en faveur d'une alimentation à base d'essences végétales dicotylédones (Valli & Palombo, 2008). A Ceyssaguet, Kaiser et Croitor (2004) concluent en un régime alimentaire de mangeur mixte pour *M. rhenanus* sur la base d'une analyse de méso-usure dentaire.

**Localités étudiées contenant *Metacervoceros rhenanus* (figure 5) :**

- Saint-Vallier (Valli, 2004b ; Valli & Palombo, 2005, 2008)
- Chilhac (Boivin et al., 2010 ; Guérin et al., 2004 ; Heintz, 1970)
- Varshets : il s'agit de cf. *M. rhenanus* (Guérin et al., 2004 ; Spassov, 1998, 2002, 2005 ; Spassov & Crégut-Bonnoure, 1999)
- Dafnero (Guérin et al., 2004 ; Kostopoulos & Koufos, 1994)
- Senèze (Azzaroli, De Giuli, Ficcarelli, & Torre, 1988 ; Geraads, 1990 ; Heintz, 1970 ; Pastre et al., 2015)
- Volakas (Guérin et al., 2004 ; Kostopoulos, 1997a ; Kostopoulos & Athanassiou, 2005 ; Kostopoulos & Koufos, 1994)
- Sesklo : il s'agit de cf. *Metacervoceros rhenanus* (Koufos & Kostopoulos, 1997 ; Rivals & Athanassiou, 2008)
- Slivnitsa (Spassov, 1998, 2003 ; Spassov & Crégut-Bonnoure, 1999)
- Gerakarou (Kostopoulos & Athanassiou, 2005 ; Kostopoulos & Koufos, 1994 ; Koufos & Melentis, 1983 ; Spassov, 2003)
- Tsiotra Vryssi (Konidaris et al., 2015)
- Ceyssaguet (Croitor, 2006a ; Croitor & Bonifay, 2001 ; Kaiser & Croitor, 2004)

On retrouve également ce taxon dans d'autres localités d'Espagne, de France, d'Angleterre, d'Europe orientale, de Grèce, de Hollande, d'ex-Yougoslavie (Valli, 2004b).

e- *Eucladoceros* (Falconer, 1868)

Espèce type : L'espèce type est *E. dicranios* (Croitor, 2014 ; de Vos et al., 1995). Il s'agit d'un genre d'origine asiatique, peu courant en Europe (Croitor, 2014).

La systématique du genre *Eucladoceros* est problématique du fait du grand nombre d'espèces décrites (plus de 14 ; Croitor & Bonifay, 2001 ; Kostopoulos & Athanassiou, 2005) sur la base de restes fragmentaires. Beaucoup d'entre elles sont en réalité synonymes et illustrent simplement une variabilité intraspécifique non prise en compte par les auteurs. Plusieurs auteurs ont travaillé à la révision du groupe

en mettant en synonymie plusieurs taxa (Croitor & Bonifay, 2001 ; de Vos et al., 1995 ; Heintz, 1970 ; Lister, 1993 ; Valli & Palombo, 2005). Si l'on s'en tient à de Vos et al. (1995) qui se basent sur la morphologie des bois, il existe trois espèces d'*Eucladoceros* : *E. ctenoides*, *E. tetraceros* et *E. dicranios*. Croitor et Bonifay (2001) considèrent les deux premières espèces comme des variants d'une espèce unique *E. ctenoides*. Dans ce travail, je m'en tiendrai à cette dernière prise de position.

*Eucladoceros ctenoides* (Nesti, 1841)

Synonymies (Croitor & Bonifay, 2001 ; de Vos et al., 1995 ; Lister, 1993 ; Valli & Palombo, 2005)

- *Eucladoceros senezensis* (Guérin & Delpech, 1996 ; E. Heintz et al., 1974 ; Heintz, 1970 ; Kostopoulos, 1997a ; Kostopoulos & Koufos, 1994 ; Koufos, 2001 ; Koufos & Kostopoulos, 1997 ; Koufos & Melentis, 1983 ; Spassov, 2002 ; Spassov & Crégut-Bonnoure, 1999)
- *Eucladoceros ctenoides* (Boivin et al., 2010 ; Brugal & Croitor, 2007 ; Croitor & Bonifay, 2001 ; de Vos et al., 1995 ; Guérin et al., 2004 ; Kaiser & Croitor, 2004 ; Kostopoulos & Athanassiou, 2005 ; Valli, 2004b ; Valli & Palombo, 2005, 2008)
- *Eucladoceros tegulensis* (Koufos & Kostopoulos, 2016 ; Spaan, 1992)

Localité-type : Valdarno supérieur, Italie (Heintz, 1970)

Taxinomie, phylogénie, paléo-biogéographie : Ce taxon est connu en Europe à partir de 2,5 Ma (Brugal & Croitor, 2007 ; Croitor, 2009a) et jusqu'à la fin du Villafranchien. Certains auteurs envisagent toutefois une origine plus ancienne mais les restes considérés sont fragmentaires (Lacombat et al., 2008). Sa distribution géographique semble limitée à l'ouest de l'Europe et à la région méditerranéenne (Croitor & Bonifay, 2001). Aucune affinité avec les cervidés modernes n'est défendue par les auteurs. Croitor (2011) voit en *Eucladoceros* une forme présentant des affinités phylogénétiques avec *Praemegaceros*.

Mensurations : *Eucladoceros ctenoides* est un cervidé de grande taille, comparable au cerf élaphe (*Cervus elaphus*). Sa masse corporelle a été estimée d'après des mesures cranio-dentaires à 250 - 300 kg (Croitor, 2014 ; Croitor & Bonifay, 2001). Sa hauteur au garrot pouvait atteindre 1,7 m (Agusti & Antón, 2002).

Ramure (annexe 5, p. a-43) : Il est facilement reconnaissable à la morphologie de ses bois, de très grande taille et qui portent 4-5 andouillers disposés « en peigne » sur le bord antérieur du merrain (Croitor, 2014). Le merrain est fortement incurvé vers le bas et l'arrière après le premier andouiller (Guérin & Delpech, 1996 ; Heintz, 1970). L'espèce est qualifiée de polymorphique du fait de la grande variation morphologique de ses bois (de Vos et al., 1995).

Denture (annexes 3 et 6, p. a-8 à p. a-13 et p. a-44) : Sa denture est de grande dimension, ce qui permet de le distinguer sur ce seul critère des cervidés de petite et moyenne taille (Heintz, 1970). Elle est plésiomorphe : *Eucladoceros ctenoides* ne possède pas de canines supérieures (Croitor, 2014). Les molaires supérieures possèdent un éperon hypocônal et les M<sup>2</sup> et M<sup>3</sup> présentent en plus un pli protocônal (Croitor & Kostopoulos, 2004). L'hypocône des prémolaires supérieures présente un pli d'émail intérieur. Sur la P<sup>2</sup>, ce pli forme un îlot d'émail. Le pli *Palaeomeryx* est absent sur les molaires inférieures (Heintz, 1970) et les entostylides sont de petite taille. La molarisation de la P<sub>4</sub> est un caractère variable (Croitor & Kostopoulos, 2004). La série de prémolaires inférieures est relativement courte, avec un ratio prémolaires/molaires de l'ordre de 55-67% (Croitor, 2014) ce qui permet de le différencier de *Arvenoceros giulii* et *Arvenoceros vereschtagini* (Croitor & Kostopoulos, 2004).

Inférences paléoécologiques : Il est considéré comme un mangeur mixte (Brugal & Croitor, 2007). Son alimentation varie selon l'habitat, de la consommation de feuilles (Strani et al., 2015 ; Valli & Palombo, 2005) à un régime plus riche en herbacées monocotylédones (Kaiser & Croitor, 2004).

Au sein de la localité de Ceysaguet, tous les bois d'*Eucladoceros ctenoides* sont des bois de chute (Croitor & Bonifay, 2001). D'un point de vue taphonomique, les auteurs concluent donc à un dépôt en un évènement ou une fréquentation du site de Ceysaguet au printemps.

#### **Localités étudiées contenant *Eucladoceros ctenoides* (figure 5) :**

Dans les gisements concernés par cette étude *Eucladoceros* est quasi exclusivement représenté par *E. ctenoides* (à l'exception du cervidae de grande taille de Krimni qui appartient à une autre espèce ; Kostopoulos & Koufos, 1994).

- Saint-Vallier (Valli, 2004b ; Valli & Palombo, 2005, 2008)
- Chilhac (Boivin et al., 2010 ; Guérin et al., 2004 ; Heintz, 1970)
- Varshets (Guérin et al., 2004 ; Spassov, 1998, 2002 ; Spassov & Crégut-Bonnoure, 1999)
- Dafnero (Guérin et al., 2004 ; Kostopoulos & Koufos, 1994)
- Senèze (Geraads, 1990 ; Heintz, 1970 ; Pastre et al., 2015)
- Volakas (Guérin et al., 2004 ; Kostopoulos, 1997a ; Kostopoulos & Athanassiou, 2005 ; Kostopoulos & Koufos, 1994)
- Sesklo : il s'agit de cf. *Eucladoceros* sp. (Guérin et al., 2004 ; Rivals & Athanassiou, 2008) car peu de bois ont été retrouvés.

- Slivnitsa : Il s'agit de *Eucladoceros* cf. *ctenoides* (Spassov, 1997, 2003 ; Spassov & Crégut-Bonnoure, 1999)
- Gerakarou (Kostopoulos & Athanassiou, 2005 ; Kostopoulos & Koufos, 1994 ; Koufos & Melentis, 1983 ; Spassov, 2003)
- Krimni : il s'agit de *Eucladoceros* sp. mais le nombre de restes n'est pas suffisant pour déterminer à quelle espèce il appartient (Kostopoulos, 1996 ; Kostopoulos & Koufos, 1994 ; Koufos, Syrides, Kostopoulos, & Koliadimou, 1995). Il s'agirait d'une espèce différente de *E. ctenoides* (Kostopoulos & Koufos, 1994).
- Libakos : Il s'agit de ? *Eucladoceros* sp. (Koufos & Kostopoulos, 1997)
- Ceyssaguet (Croitor & Bonifay, 2001 ; Kaiser & Croitor, 2004)

*f- Praemegaceros* (Portis, 1920)

**Espèce type** : *Cervus dawkinsi* (Newton, 1882). Cette espèce étant très autapomorphique, cela entraîne des problèmes en ce qui concerne ses relations phylogénétiques (Croitor, 2014).

Il s'agit d'un genre de cervidés du Pléistocène inférieur et moyen (Croitor, 2006b) appartenant à la tribu des Megacerini (Abbazzi, Croitor, & David, 1999 ; Guérin & Delpech, 1996), comprenant des formes géantes (300-500 kg) ainsi que des espèces naines (Croitor, 2014). Il serait d'origine asiatique (Brugal & Croitor, 2007).

Certains auteurs (Azzaroli 1979 ; Azzaroli Mazza 1993) incluent le genre *Praemegaceros* au sein du genre *Megaceroides* (Abbazzi et al., 1999 ; Azzaroli et al., 1988), mais ce point de vue est critiqué (Abbazzi, 2004 ; Croitor, 2014). Lister (1993) l'associe à *Megaloceros*. Sur la base de la morphologie des bois, Croitor (2014) distingue 3 sous-genres et souligne que le genre *Praemegaceros* pourrait même être paraphylétique.

#### **Localités étudiées contenant *Praemegaceros* :**

- Sainzelles : le plus grand cervidé de cette localité est attribué à *Praemegaceros* sp. L'absence de bois sur le gisement empêche d'aller plus loin dans la détermination (Lacombat, 2005 ; Lacombat & Moullé, 2004).

*Praemegaceros obscurus* (Azzaroli, 1953)

#### **Synonymies :**

- *Megaceroides obscurus* (Abbazzi et al., 1999 ; Azzaroli et al., 1988 ; Azzaroli & Mazza, 1993)

- *Megaloceros obscurus* (Agusti & Antón, 2002)
- *Praemegaceros obscurus* (Brugal & Croitor, 2007 ; Croitor, 2006b, 2014 ; Croitor & Bonifay, 2001 ; Croitor & Kostopoulos, 2004 ; Kaiser & Croitor, 2004 ; Lacombat, 2005)

Localité-type : Cromer Forest-bed formation, Angleterre (Abbazzi et al., 1999)

Taxinomie, phylogénie, paléo-biogéographie : Il s'agit du cervidé le plus connu et documenté (Croitor & Kostopoulos, 2004) présent en Europe au Villafranchien supérieur jusqu'à environ 1 Ma (en Russie, Brugal & Croitor, 2007). Il présente de nombreuses ressemblances au niveau de sa ramure avec l'espèce type *P. dawkinsi* (Croitor, 2006b). Il est considéré comme le représentant le plus « archaïque » du genre (Brugal & Croitor, 2007). Sur la base de caractères des bois, certains auteurs le rapprochent d'*Eucladoceros* (Abbazzi et al., 1999 ; Croitor & Kostopoulos, 2004), taxon avec lequel il coexiste jusqu'à la fin du Villafranchien (Croitor & Bonifay, 2001). *P. obscurus* constituerait une forme plus apomorphe (Azzaroli & Mazza, 1993 ; Croitor, 2014).

Mensurations : Il s'agit d'une espèce de très grande taille, comparable à celle du wapiti actuel (longtemps considéré comme une sous-espèce de *Cervus elaphus*, le wapiti est présent en Amérique du Nord et en Asie et considéré à l'heure actuelle comme une espèce à part entière : *Cervus canadensis* ; Lorenzini & Garofalo, 2015). Sa masse corporelle a été estimée à 400 kg (Kaiser & Croitor, 2004).

Ramure (annexe 5, p. a-43) : Les bois peuvent atteindre deux mètres d'envergure (Agusti & Antón, 2002). Le merrain est un peu divergent et fortement arrondi vers l'arrière. Le premier andouiller, sub-basal, est bien développé. Le second est également bien développé et inséré sur le bord médian du merrain. Il est d'abord dirigé vers le haut puis vers l'avant et l'extérieur au niveau distal (Abbazzi et al., 1999 ; Croitor & Kostopoulos, 2004). La partie centrale du merrain ne porte pas d'andouillers et est relativement horizontale. Il devient vertical à l'endroit où l'andouiller postérieur s'insère. Sa partie distale est ramifiée avec au moins deux pointes (Abbazzi et al., 1999).

Denture (annexes 3 et 6, p. a-8 à p. a-13 et p. a-44) (Croitor, 2006b) : Les molaires supérieures présentent un pli hypocônal mais pas de cingulum. Le mur lingual de la P<sup>2</sup> est bilobé (le protocône et l'hypocône sont complètement séparés). Cette séparation est moins marquée sur le mur lingual de la P<sup>3</sup>. Les P<sup>3</sup> et P<sup>4</sup> présentent un pli d'émail supplémentaire partant de l'hypocône vers l'intérieur. Le degré de molarisation de la P<sub>4</sub> est fort (contact entre le métaconide et le paraconide, et certaines fois entre l'entoconide et l'entostylide). La série de prémolaires est longue et le ratio prémolaires/molaires est relativement faible, de l'ordre de 60%.

Inférences paléoécologiques : Il est considéré comme un cervidé de milieu ouvert, mangeur mixte opportuniste, capable de consommer des aliments fibreux et peu énergétiques de type herbacées monocotylédones (Brugal & Croitor, 2007). Ses bois moins développés que ceux de *P. pliotarandoides* semblent plus efficaces pour le combat que ceux de ce dernier (Abbazzi et al., 1999).

**Localités étudiées contenant *Praemegaceros obscurus* (figure 5) :**

- Ceyssaguet (Croitor & Bonifay, 2001 ; Kaiser & Croitor, 2004 ; Lacombat, 2005)

Il est présent en Angleterre, France, Italie, Roumanie et Moldavie (Abbazzi et al., 1999 ; Croitor & Bonifay, 2001 ; Croitor & Kostopoulos, 2004).

*Praemegaceros pliotarandoides* (De Alessandri, 1903)

Synonymies :

- *Megaloceros* sp. (Kostopoulos, 1997b ; Koufos & Kostopoulos, 1997)
- *Eucladoceros giulii* (Van Der Made, 1999)
- *Praemegaceros pliotarandoides* (Brugal & Croitor, 2007 ; Croitor, 2006b, 2011 ; Croitor & Kostopoulos, 2004)

Localité-type : Cortillone Monferato, Italie (Croitor & Kostopoulos, 2004)

Taxinomie, phylogénie, paléo-biogéographie : Il s'agit d'un taxon très fréquent en Europe au Pléistocène ancien (Croitor, 2006b). Il est actuellement connu entre 2,2 Ma et environ 1,2-1,1 Ma (à Apollonia).

Mensurations : Il s'agit d'un taxon de grande taille. Sa masse corporelle est de 400-500 kg (Brugal & Croitor, 2007).

Ramure (annexe 5, p. a-43) : Ses bois sont robustes. Le merrain diverge postéro latéralement (Croitor, 2011). Les andouillers sont insérés antérieurement sur le merrain. Le premier andouiller, rudimentaire, est inséré proche de la meule. Il n'y a pas d'andouillers intermédiaires et les andouillers en position distale sont orientés vers le haut.

Denture (annexes 3 et 6, p. a-8 à p. a-13 et p. a-44) : Elle présente plusieurs caractères permettant de la différencier de *Arvenoceros verestchagini* (Croitor & Kostopoulos, 2004). En vue antéro-postérieure, le profil des molaires supérieures n'est pas concave (Croitor & Kostopoulos, 2004). Elles ne présentent ni pli protocônal ni éperon hypocônal ce qui les différencie d'*Eucladoceros* (Croitor, 2006b ; Croitor &

Kostopoulos, 2004). La M<sup>3</sup> ne présente pas de cingulum (Croitor & Kostopoulos, 2004). Le mur interne de l'hypocône des prémolaires supérieures présente de petites ondulations, ce qui différencie *P. pliotarandoides* d'*Eucladoceros* et de *P. obscurus* (Croitor, 2006b). Les P<sup>2</sup> ne sont pas bilobées (le protocône et le paracône ne sont pas clairement séparés) (Croitor & Kostopoulos, 2004). Les prémolaires supérieures présentent un hypocône un peu plissé ce qui les différencie de *Eucladoceros* et *P. obscurus*. Les molaires inférieures présentent des ectostylides robustes. La M<sub>3</sub> ne possède pas d'ectostylide. La rangée de prémolaires inférieures est relativement longue par rapport à *P. obscurus* (Croitor, 2006b). La P<sub>4</sub> est très molarisée ce qui permet de différencier *P. pliotarandoides* d'*Eucladoceros*. Sur les P<sub>3</sub> et P<sub>4</sub>, le parastylide et le paraconide n'entrent pas en contact (Croitor & Kostopoulos, 2004). La P<sub>2</sub> n'est pas bilobée.

Inférences paléoécologiques : Ses bois sont de grande taille et orientés latéralement, ce qui suggère pour certains auteurs que ce cervidé ne pouvait pas vivre en forêt dense. Ainsi, il est considéré par Croitor (2011) et Brugal et Croitor (2007) comme un mangeur mixte adapté aux milieux ouverts, capable de tolérer grâce à sa grande taille des aliments fibreux de basse qualité de type herbacées monocotylédones. Ces auteurs considèrent que ce type de comportement alimentaire est une innovation permettant à ces grands cervidés d'exploiter les milieux ouverts. D'autres travaux ont montré une plasticité alimentaire des cervidés et une ingestion d'aliments abrasifs dès le Miocène (DeMiguel, Azanza, & Morales, 2010 ; DeMiguel, Fortelius, Azanza, & Morales, 2008 ; Solounias & Moelleken, 1994). La morphologie des bois paraît plus compatible avec un rôle d'ornementation qu'à un rôle d'arme pour les combats (Abbazzi et al., 1999).

#### **Localités étudiées contenant *Praemegaceros pliotarandoides* (figure 5) :**

- Apollonia (Croitor & Kostopoulos, 2004 ; Koufos & Kostopoulos, 1997)

On retrouve également ce taxon dans d'autres localités de Grèce, France, Espagne, Allemagne, Géorgie (Croitor, 2009b ; Croitor & Kostopoulos, 2004 ; Van Der Made, 1999).

*g- Arvenoceros* (Heintz, 1970)

L'espèce type du genre est *A. ardei* (Croizet et Joubert, 1828), un cervidé de taille moyenne à grande (Croitor, 2014).

Le genre *Arvenoceros* fait son apparition en Europe de l'Est au cours de la biozone MNQ 15 (Croitor & Stefaniak 2009) et en Europe de l'ouest à MNQ16 (Heintz, 1970). Il inclut des espèces de taille moyenne à grande (Petronio & Pandolfi, 2011). Il s'agit d'un genre abondant dans les sites fossilifères mais paradoxalement encore mal connu (Brugal & Croitor, 2007).



Certains auteurs (Heintz, 1970 ; Vislobokova, 1990, 2002) supposent des relations phylogénétiques entre ce taxon et la tribu des *Megacerini* à laquelle appartient *Megaloceros* (Heintz, 1970). D'autres incluent le genre *Arvenoceros* dans le genre *Axis* (Di Stefano & Petronio, 2002) ou encore *Rucervus* (Croitor, 2009b, 2014).

*Arvenoceros verestchagini* (David, 1992)

Synonymies :

- *Arvenoceros verestchagini* (Brugal & Croitor, 2007 ; Croitor, 2009b, 2014 ; Croitor & Kostopoulos, 2004)
- *Megaloceros sp.* (Kostopoulos, 1997b ; Koufos & Kostopoulos, 1997)

Localité-type : Salcia, Moldavie (Croitor, 2009b)

Taxinomie, phylogénie, paléo-biogéographie : Il présente des caractères dentaires communs avec *Praemegaceros pliotarandoides* (Croitor & Kostopoulos, 2004).

Masse corporelle : Il s'agit d'un cervidé de très grande taille, l'un des plus grands d'Europe (Croitor & Kostopoulos, 2004). Il est connu jusqu'à l'épi-Villafranchien, à Apollonia (Brugal & Croitor, 2007). Sa masse corporelle est estimée à 700 kg (Brugal & Croitor, 2007 ; Croitor, 2009b).

Ramure (annexe 5, p. a-43) : Le bois est simple. Sa morphologie est proche de celle de *A. ardei*, mise à part son extrémité distale qui est en forme de fourche simple plutôt que palmée. L'andouiller basal et fort et se termine par une petite empaumure palmée à trois pointes.

Denture (annexes 3 et 6, p. a-8 à p. a-13 et p. a-44) : Les dents *A. verestchagini* sont de grande taille. Les spécimens possèdent des canines supérieures (Croitor, 2014). D'après la diagnose révisée présentée par Croitor et Kostopoulos (2004) et leurs observations sur le matériel de Apollonia, la denture présente des caractères dit « primitifs ». Les dents jugales supérieures présentent des plis d'émail additionnels, avec un éperon hypocônal bien développé sur les molaires supérieures. Le cingulum n'est présent que sur la M<sup>3</sup>. En vue antéro-postérieure, le profil des molaires est concave. On observe une séparation claire entre le protocône et l'hypocône de la P<sup>2</sup>, qui n'est pas visible sur les P<sup>3</sup> et P<sup>4</sup>. La M<sub>3</sub> ne présente qu'un seul ectostylide en position antérieure. La rangée prémolaire assez longue avec une P<sub>4</sub> peu molarisée (Croitor, 2014 ; Croitor & Kostopoulos, 2004). Sur les P<sub>3</sub> et P<sub>4</sub>, le parastylide et le paraconide se rejoignent et forment un îlot d'émail.

Inférences paléoécologiques : Sur la base de sa denture plésiomorphe et de ses membres particulièrement longs pour un animal de cette taille, Croitor et Kostopoulos (2004) considèrent *A. verestchagini* comme une espèce consommant les feuilles du sommet des arbres, une niche écologique comparable à celle des girafes actuelles.

**Localités étudiées contenant *Arvenoceros verestchagini* (figure 5) :**

- Apollonia : il s'agit de *A. cf. verestchagini* (Croitor & Kostopoulos, 2004 ; Koufos & Kostopoulos, 1997)

On retrouve également ce taxon dans d'autres localités de France, d'Italie, d'Espagne, de Russie, de Grèce et de Moldavie (Brugal & Croitor, 2007 ; Croitor, 2009b, 2014)

**2.1.2.2- *Capreolinae* (sensu Brookes, 1828) (Télémetacarpaliens ; annexe 2, p. a-4 ; Brooke, 1878)**

*a- Alces* (Gray, 1821)

**Espèce type** : *Alces gallicus* (Azzaroli, 1952)

Les représentants fossiles européens du genre *Alces* appartiennent à la tribu des Alceini (Simpson, 1945). Ils présentent des caractères synapomorphiques au niveau des bois, des membres (Croitor, 2014) et des dents jugales (Breda, 2008) qui les distinguent de tous les autres cervidés.

Il n'existe pas de consensus quant à l'attribution générique des différentes espèces de la tribu des Alceini. En effet, certains auteurs (Breda, 2001, 2008 ; Breda & Marchetti, 2005) considèrent l'existence de deux genres à savoir *Cervalces* (comprenant notamment les espèces *C. gallicus*, *C. carnutorum*, *C. latifrons*) et *Alces* (*Alces alces*). D'autres au contraire considèrent que les caractères distinguant les deux ensembles sont insuffisants pour les attribuer à deux genres différents. Ils attribuent donc les quatre espèces (*A. gallicus*, *A. carnutorum*, *A. latifrons*, *A. alces*) au genre *Alces* (Croitor, 2014 ; Heintz & Poplin, 1981 ; Lister, 1993).

*Alces gallicus* (Azzaroli 1952)

Synonymies:

- *Alces gallicus* (Brugal & Croitor, 2007 ; Croitor, 2014 ; Heintz & Poplin, 1981 ; Lister, 1987 ; Lister, 1993)
- *Libralces gallicus* (Azzaroli, 1952 ; Geraads, 1990 ; Guérin & Delpech, 1996 ; E. Heintz et al., 1974 ; Heintz, 1970 ; Pastre et al., 2015)
- *Cervalces gallicus* (Azzaroli et al., 1988 ; Breda, 2008 ; Breda & Marchetti, 2005 ; Lacombat, 2005 ; Stefaniak, 2007 ; Valli & Palombo, 2005)
- *Cervalces (Libralces) gallicus* (Breda, 2001)

Localité-type : Senèze, France (Azzaroli, 1952 ; Guérin & Delpech, 1996).

Taxinomie, phylogénie, paléo-biogéographie : Il s'agit du plus ancien représentant avéré des *Alceini* en Europe (Guérin & Delpech, 1996). Les plus anciens restes sont connus en Russie, ce qui pousse Brugal et Croitor (2007) à les considérer comme des migrants venant de l'est. Il est largement distribué en Europe de l'ouest, ainsi qu'en Europe de l'Est et jusqu'en Russie (Breda, 2008). Il s'agit du premier cervidé de la période à atteindre une grande taille et à présenter des spécialisations pour le milieu ouvert (Brugal & Croitor, 2007).

Mensurations : Il est de grande taille, sa hauteur au garrot est estimée à 1,5 m (Agusti & Antón, 2002). Ce qui est proche de *E. ctenoides* (Heintz, 1970). D'après Brugal et Croitor (2007), il atteint les 400 kg.

Ramure (annexe 5, p. a-43) : La morphologie des bois est caractéristique de la tribu des *Alceini* (Heintz, 1970). Les bois sont simples, les merrains sont longs et s'étendent horizontalement et perpendiculairement au plan sagittal du crâne. L'extrémité des bois se termine en une empauure palmée à l'extrémité de laquelle on observe un ensemble de petits andouillers. L'envergure des bois est importante (pouvant dépasser trois mètres ; Guérin & Delpech, 1996)

Denture (annexes 3 et 6, p. a-8 à p. a-13 et p. a-44) : Il existe un certain nombre de caractères communs aux *Alceini* européens actuels et fossiles (Breda, 2008). Les couronnes dentaires sont basses. Les parastyles et mésostyles des molaires supérieures sont projetés labialement. Les molaires supérieures présentent un pli protocônal bien développé (Croitor, 2014). Il forme avec l'aile du protocône un îlot d'émail caractéristique des élans actuels et fossiles (Heintz & Poplin, 1981). Le mur labial de la M<sup>3</sup> présente un pli d'émail supplémentaire. Les mésostylides et entostylides des molaires inférieures sont projetés lingualement. Le ratio prémolaires/molaires est important (entre 69 et plus de 80%) pour la rangée dentaire inférieure. La M<sub>3</sub> présente un talonide large. Les P<sub>3</sub> et P<sub>4</sub> bien molarisées (Croitor, 2014 ; Heintz, 1970) et l'hypoconide de la P<sub>4</sub> est isolé du mur labial. Les tubercules interlobaires des molaires sont bien développés, un caractère partagé avec *A. carnutorum* mais pas avec *A. latifrons* (Guérin & Delpech, 1996)

; Heintz & Poplin, 1981). Les incisives ont une morphologie asymétrique typique des cervidés mangeurs mixtes (Stefaniak, 2007). Il présente possiblement des canines supérieures (Azzaroli, 1952). Certains auteurs devinent un faible pli *Palaeomeryx*, visible sur les M<sub>1</sub> et M<sub>2</sub> de certains spécimens (Azzaroli, 1952 ; Croitor, 2014 ; Guérin & Delpech, 1996), mais ce caractère est contesté (Breda, 2008 ; Heintz & Poplin, 1981).

Inférences paléoécologiques : Du fait de la large envergure des bois des *Alces* fossiles européens (*Cervalces*), certains auteurs concluent qu'ils n'occupaient pas d'habitats forestiers (Agusti & Antón, 2002 ; Lister, 1987). Breda (2008) au contraire, en se basant sur l'analyse globale de la morphologie crânienne et postcrânienne des *Alces* fossiles, considère que ceux-ci pouvaient occuper des habitats comparables à ceux occupés par *Alces alces* actuel. D'après l'auteure, la morphologie de la mandibule des espèces fossiles témoigne d'une alimentation moins spécialisée que l'espèce actuelle dans la consommation d'essences dicotylédones ligneuses. De plus, la morphologie du prémaxillaire des *Alces* fossiles, intermédiaire entre celle d'*Alces alces*, qui possède un museau étendu en forme de proboscis, et celle des autres cervidés, pousse l'auteure à conclure que les fossiles devaient être moins inféodés à une alimentation à base de plantes aquatiques. La spécialisation alimentaire moins avancée chez les *Alces* fossiles soutenue par Breda est corroborée par les travaux de Stefaniak (2007). Celui-ci conclut à une alimentation composée autant de feuilles d'arbres que d'herbacées monocotylédones d'après la morphologie des incisives des taxa fossiles. Comme chez l'élan actuel, la grande taille des *Alces* fossiles leur permet d'accéder à des éléments végétaux situés en hauteur et non accessibles aux cervidés de plus petite taille (Stefaniak, 2007). Pour Stefaniak (2007), la morphologie des membres des taxa fossiles indique une adaptation aux milieux humides, toutefois moins marquée que chez *Alces alces*. Une révision de la littérature (Breda, Pini, & Ravazzi, 2005) a permis de montrer que les représentants fossiles du genre *Alces* occupaient une large gamme d'environnements. Ainsi, en Eurasie, on retrouve des fossiles autant dans des habitats ouverts de steppes que dans des plaines d'inondation et en milieu forestier sous une large gamme de climats froids à tempérés. La proximité de points d'eau conséquents semble être un élément nécessaire à la présence des représentants fossiles du genre *Alces*.

Pour Brugal et Croitor (2007) la mise en place d'une proportion de plus en plus importante de taxa de grande taille entre 1,6 et 0,8 Ma, notamment les représentants fossiles d'*Alces*, est le résultat des changements environnementaux caractérisés par l'ouverture et l'aridification des milieux à cette période. En effet, les ruminants présentant une masse corporelle importante sont plus à même de consommer des aliments de moins bonne qualité, plus riches en fibres (Illius & Gordon, 1992 ; Müller et al., 2013).

### **Localités étudiées contenant *Alces gallicus* (figure 5) :**

- Senèze (Azzaroli et al., 1988 ; Breda, 2001 ; Geraads, 1990 ; Heintz, 1970 ; Lister, 1993 ; Pastre et al., 2015)

Le taxon est connu en France, en Grande-Bretagne, en Allemagne, en Italie, en Slovaquie, en Roumanie, en Russie et au Tadjikistan (Guérin & Delpech, 1996).

*Alces carnutorum* (Laugel, 1862)

### Synonymies :

- *Alces carnutorum* (Brugal & Croitor, 2007 ; Croitor, 2014 ; Guérin & Delpech, 1996 ; Guérin, Dewolf, & Lautridou, 2003 ; Heintz & Poplin, 1981 ; Lacombat & Moullé, 2004 ; van der Made & Dimitrijević, 2015)
- *Cervalces carnutorum* (Breda, 2001, 2008 ; Breda & Marchetti, 2005 ; Lacombat, 2005 ; Stefaniak, 2007)
- *Megaceros carnutorum* (Laugel, 1862)

Localité-type : Saint-Prest, France (MNQ20 ; Guérin et al., 2003).

Taxinomie, phylogénie, paléo-biogéographie : Il s'agit d'un taxon rare, considéré comme morphologiquement intermédiaire entre *A. gallicus* et *A. latifrons* (Guérin & Delpech, 1996 ; Heintz & Poplin, 1981 ; Lacombat, 2005). *Alces latifrons* est un taxon de plus grande taille et plus récent. Du fait de sa position intermédiaire et du peu de restes connus à l'heure actuelle, le statut de *A. carnutorum* est discuté et certains auteurs l'associent plutôt à *A. gallicus* ou *A. latifrons* (Breda, 2001 ; Breda & Marchetti, 2005). D'après Kahlke (2009) il est typique de l'épi-Villafranchien.

Mensurations : Sa masse corporelle est supérieure à celle de *A. gallicus* et inférieure à celle de *A. latifrons* (Heintz & Poplin, 1981). C'est d'ailleurs la taille qui constitue le principal caractère diagnostique le distinguant des deux autres espèces (Guérin et al., 2003).

Ramure (annexe 5, p. a-43) : Il présente une ramure de grande taille, avec un merrain long, mais toutefois un peu plus réduit que celui de *A. gallicus* (Breda & Marchetti, 2005 ; van der Made & Dimitrijević, 2015). La base des merrains est rapprochée. La perche est aplatie et se termine par une empauvre palmée verticale portant environ 5 andouillers à longueur et courbure variables, eux-mêmes aplatis (Breda, 2008 ; Laugel, 1862).

Denture (annexes 3 et 6, p. a-8 à p. a-13 et p. a-44) : De nombreux caractères dentaires sont communs à l'ensemble des *Alces* (*sensu* Croitor). *Alces carnutorum* présente les caractères dentaires suivants (Breda, 2008 ; Stefaniak, 2007) : Les couronnes dentaires sont basses et les cingulums, styles et tubercules sont bien développés. Les tubercules interlobaires des molaires sont bien développés, un caractère partagé avec *A. gallicus* mais pas avec *A. latifrons* (Heintz & Poplin, 1981). L'angle formé par les murs labiaux et linguaux des molaires supérieures est important (Heintz & Poplin, 1981). Les parastyles et mésostyles des molaires supérieures sont projetés labialement. Le pli protocônal est bien développé sur les molaires supérieures. Il forme avec l'aile du protocône un îlot d'émail caractéristique des élans actuels et fossiles (Heintz & Poplin, 1981). La M<sup>3</sup> présente un éperon hypocônal particulièrement développé (Heintz & Poplin, 1981). Le protoconide de la M<sub>1</sub> présente une crête d'émail, que certains interprètent comme un vestige du pli *Palaeomeryx*. La M<sub>3</sub> présente un talonide large. Les mésostylides et entostylides des molaires inférieures sont projetés lingualement. Les prémolaires (notamment P<sub>3</sub> et P<sub>4</sub>) sont fortement molarisées. L'« hypoconide » de la P<sub>4</sub> est isolé du mur labial. Le ratio prémolaires/molaires est important (entre 69 et plus de 80% pour la rangée dentaire inférieure).

Inférences paléoécologiques : Les membres de la tribu des *Alceini* présentent de nombreux caractères communs. Ainsi les inférences écologiques sont valables pour l'ensemble des espèces du genre *Alces*. Elles sont présentées dans la section concernant l'écologie de *Alces gallicus*.

**Localités étudiées contenant *Alces carnutorum* (figure 5) :**

- Sainzelles (Lacombat, 2005 ; Lacombat & Moullé, 2004)

Il est présent essentiellement en Europe de l'ouest (France, Allemagne, Hongrie ; Breda, 2008 ; Pologne ; Stefaniak, 2007) ainsi qu'en Asie centrale (Stefaniak, 2007) et en Italie (Lacombat, 2005).

**2.1.2.3- Matériel fossile étudié : cervidés du Pléistocène inférieur d'Europe**

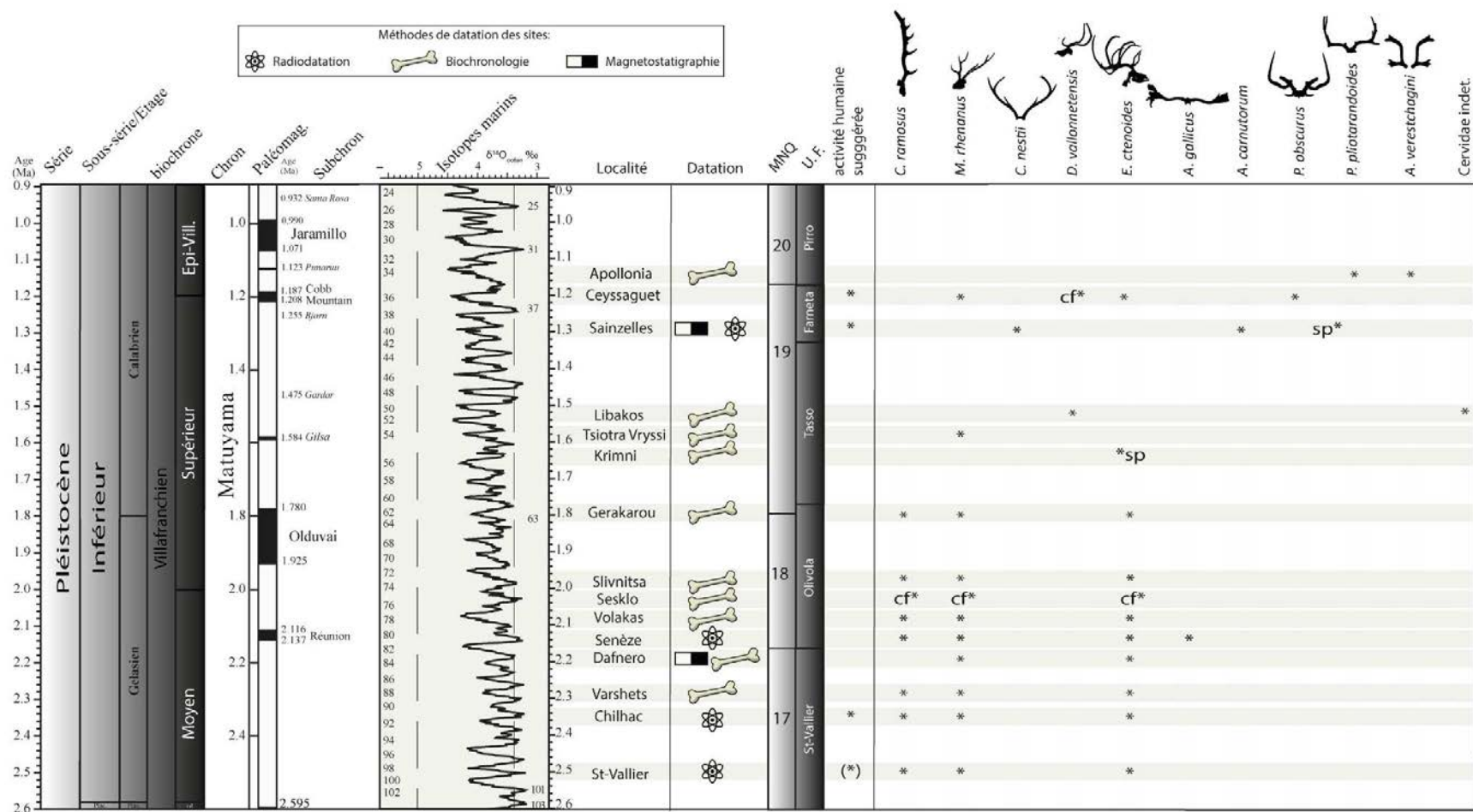
Afin d'explorer l'écologie alimentaire et de caractériser les paléoenvironnements des cervidés fossiles européens du Pléistocène inférieur, 543 spécimens ont fait l'objet de moulages dentaires (annexe 4-b, p. a-32 à p. a-42). Les spécimens sont issus des quinze localités fossilifères européennes situées en Grèce, en Bulgarie et en France (figure 5). Les effectifs détaillés par localité, les lieux de stockage des spécimens ainsi que des informations complémentaires concernant les sites fossilifères sont disponibles dans le tableau 2.

La figure 6 permet de situer chacune de ces localités dans le temps et d'identifier les taxa de cervidés qui y sont présents. Le cervidé *Croizetoceros ramosus* est représenté par 100 spécimens provenant des localités de Saint-Vallier, Volakas, Sesklo et Gerakarou. 176 spécimens de *Metacervoceros rhenanus*, provenant de Saint-Vallier, Chilhac, Varshets, Dafnero, Senèze, Volakas, Tsiotra Vryssi et Ceyssaguet sont inclus dans l'étude. *Dama vallonnetensis* est représentés par 9 spécimens provenant de la localité de Libakos. J'ai également analysé la texture de micro-usure dentaire de 211 *Eucladoceros ctenoides* provenant des localités de Saint-Vallier, Chilhac, Varshets, Senèze, Dafnero, Slivnitsa, Gerakarou et Ceyssaguet ainsi qu'un spécimen de *Eucladoceros* provenant de Krimni et appartenant vraisemblablement à une espèce différente (Kostopoulos & Koufos, 1994). *Praemegaceros* est représenté par 10 spécimens dont l'espèce est indéterminée provenant de Sainzelles, 16 *Praemegaceros obscurus* de Ceyssaguet et 2 *Praemegaceros pliotarandoides* découverts à Apollonia. Enfin, 4 spécimens de *Arvenoceros verestchagini* provenant d'Apollonia ont été inclus dans l'étude.

**Tableau 2: Informations concernant les spécimens fossiles étudiés.** L'effectif de spécimens est donné pour chaque taxon dans chacune des localités considérées. Seuls les cervidés de Dmanisi, qui n'ont pas été scannés, ne sont pas inclus dans la présente étude. Entre parenthèses sont indiquées les abréviations utilisées pour chaque collection paléontologique d'où proviennent des spécimens. Ces abréviations sont utilisées dans l'annexe 4 qui présente l'ensemble des spécimens étudiés.

site	âge	Pays	effectifs cervidés	présence humaine	études antérieures portant sur l'écologie des cervidés	Collections	moulage	Scan	paramètres texturaux
St-Vallier	2,5 Ma	France	<i>C. ramosus</i> : 53 <i>M. rhenanus</i> : 71 <i>E. ctenoides</i> : 22 indet. : 12	galets aménagés de provenance inconnue et perdus par la suite.  Bourdier 1961-1962 mais voir Valli, 2004	Valli et Palombo, 2005 (micro-usure 2D et morphologie) Valli et Palombo, 2008 (micro-usure 2D, méso-usure et morphologie) Guérin, 2004	Musée des Confluences de Lyon (MCL) Collections Géologiques, UMR CNRS 5276 Laboratoire de Géologie de Lyon - CERES, Université Lyon 1 (LGL-UCBL1)	✓	✓	✓
Chilhac	2,36 Ma	France	<i>C. ramosus</i> : - <i>M. rhenanus</i> : 16 <i>E. ctenoides</i> : 77 indet. : 4	galets aménagés à CHI-III mais provenance stratigraphique exacte inconnue.  Guth et Chavaillon, 1985 mais voir Raynal et al., 1995	Guérin, 2004	Une partie des spécimens appartient aux collections de l'Université de Poitiers (IPHEP) et est en dépôt au Musée de Paléontologie de Chilhac (MPC)	✓	✓	✓
Varshets	env. 2,3 Ma	Bulgarie	<i>C. ramosus</i> : - <i>M. rhenanus</i> : 4 <i>E. ctenoides</i> : 21	-		Museum National d'Histoire Naturelle de Sofia (MNHNS)	✓	✓	✓
Dafnero	env. 2,2 Ma	Grèce	<i>M. rhenanus</i> : 6 <i>E. ctenoides</i> : 3	-		Collections du Museum de Géologie-Paléontologie de l'Ecole de Géologie de l'Université Aristote, Thessalonique (LGPUT)	✓	✓	✓
Senèze	2,2-2,1 Ma	France	<i>C. ramosus</i> : - <i>M. rhenanus</i> : 27 <i>E. ctenoides</i> : 11 <i>A. gallicus</i> : - indet. : 37	-	Valli et Palombo, 2005 (micro-usure 2D et morphologie)	Musée des Confluences de Lyon (MCL) Collections Géologiques, UMR CNRS 5276 Laboratoire de Géologie de Lyon - CERES, Université Lyon 1 (LGL-UCBL1)	✓	✓	✓
Volakas	2,1-2,0 Ma	Grèce	<i>C. ramosus</i> : 3 <i>M. rhenanus</i> : 9 <i>E. ctenoides</i> : -	-		Collections du Museum de Géologie-Paléontologie de l'Ecole de Géologie de l'Université Aristote, Thessalonique (LGPUT)	✓	✓	✓
Sesklo	2,1-2,0 Ma	Grèce	cf. <i>C. ramosus</i> : 3 cf. <i>M. rhenanus</i> : - cf. <i>E. ctenoides</i> : -	-	Rivals et Athanassiou, 2008 (micro-usure 2D)	Collections de Géologie et de Paléontologie de l'Université Nationale et Kapodistrienne d'Athènes (NKUA)	✓	✓	✓
Silvinitza	env. 2,0 Ma	Bulgarie	<i>C. ramosus</i> : - <i>M. rhenanus</i> : - <i>E. ctenoides</i> : 1	-		Museum National d'Histoire Naturelle de Sofia (MNHNS)	✓	✓	✓
Gerakarou	env. 1,8 Ma	Grèce	<i>C. ramosus</i> : 41 <i>M. rhenanus</i> : - <i>E. ctenoides</i> : 9	-		Collections du Museum de Géologie-Paléontologie de l'Ecole de Géologie de l'Université Aristote, Thessalonique (LGPUT)	✓	✓	✓
Dmanisi	2,5 Ma	Géorgie	<i>C. abesalomi</i> <i>E. ctenoides</i> cf <i>Arvenoceros</i>	nombreux restes osseux avérés.  Gabunia et al., 2001 Rightmir et Lordkipanidze, 2010 Vekua et al., 2002		Museum National Géorgien de Tbilissi (MNGT)	✓	✗	✗
Krimni	1,7-1,6 Ma	Grèce	<i>Eucladoceros</i> sp. : 1	-		Collections du Museum de Géologie-Paléontologie de l'Ecole de Géologie de l'Université Aristote, Thessalonique (LGPUT)	✓	✓	✓
Tsiotra Vryssi	env. 1,6 Ma	Grèce	<i>M. rhenanus</i> : 4	-		Collections du Museum de Géologie-Paléontologie de l'Ecole de Géologie de l'Université Aristote, Thessalonique (LGPUT)	✓	✓	✓
Libakos	1,6-1,5 Ma	Grèce	<i>D. vallonetensis</i> : 9 grand cervidé indet. : 13 cervidé géant : -	-		Collections du Museum de Géologie-Paléontologie de l'Ecole de Géologie de l'Université Aristote, Thessalonique (LGPUT)	✓	✓	✓
Sainzelles	1,4-1,3 Ma	France	<i>C. nestii</i> : - <i>A. carnutorum</i> : - <i>Praemegaceros</i> sp. : 10	brisures, incisions et tri témoignant d'une présence humaine.  Bonifay et al., 1989 Geraads, 1990 Lacombat et Moullé, 2004		Musée Crozatier du Puy en Velay (MCPV)	✓	✓	✓
Ceyssaguet	env. 1,2 Ma	France	<i>M. rhenanus</i> : 39 cf. <i>D. vallonetensis</i> : - <i>E. ctenoides</i> : 66 <i>P. obscurus</i> : 16	fractures diaphysaires fraîches des os, tri laissant supposer une origine anthropique.	Kaiser et Croitor, 2004 (DMTA-DASTA)	Musée National de Préhistoire des Eyzies-de-Tayac (MNPET)	✓	✓	✓
Apollonia	env. 1,2 Ma	Grèce	<i>A. cf. verestchagini</i> : 4 <i>P. plotarandoides</i> : 2 indet.:20	-		Collections du Museum de Géologie-Paléontologie de l'Ecole de Géologie de l'Université Aristote, Thessalonique (LGPUT)	✓	✓	✓





**Figure 6: Situation temporelle et cervidés fossiles présents dans chacune des localités étudiées.** La partie gauche de la figure est modifiée d'après « Global chronostratigraphical correlation table for the last 2.7 million years » (<http://www.stratigraphy.org>). Deux échelles biochronologiques mammaliennes ont été établies afin de caractériser au mieux les trois unités fauniques du Villafranchien : Les biozones MNQ (Mammifères Néogènes et Quaternaires ; Guérin, 1990 ; Mein, 1975) ont été instaurées par Guérin (1982, 1990). Elles sont définies sur la base de premières occurrences de taxa, de stades évolutifs et s'appuient sur les événements de dispersion successifs de la faune (Palombo et Valli, 2003). Ces événements ne sont pas nécessairement synchrones à l'échelle de l'Europe (Rook et Martínez-Navarro, 2010). Les unités fauniques ont été instaurées par Azzaroli (1988) puis par Gliozzi (1997). Une unité faunique correspond à l'ensemble des espèces d'une faune continentale locale considérée comme une association typique. Les unités fauniques sont principalement utilisées par les chercheurs italiens et ont une définition plus locale que les biozones MNQ (Palombo et Valli, 2003 ; Rook et Martínez-Navarro, 2010). Les informations relatives aux cervidés fossiles sont tirées des références bibliographiques citées dans la section 2.1.2. Les informations relatives aux localités sont tirées de la littérature. Celle-ci est citée dans les chapitres 5 et 6.

## **2.2- METHODE : ANALYSE DE LA TEXTURE DE MICRO-USURE DENTAIRE (DMTA)**

### **2.2.1- Ecologie alimentaire des cervidés actuels et fossiles**

La détermination du régime alimentaire des espèces fossiles est souvent basée sur le principe d'uniformitarisme taxinomique (Schubert, Ungar, Sponheimer, & Reed, 2006), mais une connaissance limitée et une vision parfois simpliste de l'écologie des espèces actuelles ainsi qu'une sous-estimation de l'impact de l'anthropisation des habitats (et ce dès le Pléistocène ; Auffray, Cassaing, & Legendre, 1991 ; de Beaulieu & Goeury, 2004) sur le comportement écologique des espèces actuelles prises pour référence (Bocherens, Hofman-Kamińska, Drucker, Schmöölcke, & Kowalczyk, 2015 ; comme c'est notamment le cas du bison européen : Kerley, Kowalczyk, & Crowsigt, 2012) a conduit à des interprétations paléoécologiques certaines fois malheureuses, conduisant à des reconstructions paléoenvironnementales inexactes (Alcalde & Hoek Ostende, 2015 ; Rivals, 2012). L'assignation fréquente des cervidés fossiles aux habitats arborés en constitue un bon exemple (Guérin et al., 2004 ; Pastre et al., 2015 ; Rivals & Athanassiou, 2008 ; Spassov, 2002). Cependant, la répartition des cervidés actuels est déterminée non seulement par la disponibilité des ressources végétales, mais également par le risque de prédation. Dans une étude portant sur l'utilisation de l'habitat par une population de chevreuils, Bonnot et al. (2013) ont montré que le chevreuil évitait les zones ouvertes durant la journée ainsi que les zones fréquentées par l'homme durant la période de chasse (Bongi, 2009 ; voir aussi Kilgo et al., 1998). Ainsi, l'association fréquente entre les cervidés et les habitats forestiers est sans doute biaisée par les stratégies de survie développées par ces animaux en contexte anthropisé. L'écologie des cervidés est en réalité bien plus complexe, comme en témoignent plusieurs études portant sur les taxa actuels (Azorit et al., 2012 ; Bugalho & Milne, 2003 ; Gebert & Verheyden-Tixier, 2001 ; Geist, 1998 et les références citées dans cet ouvrage ; Schaller, 1967). Leur régime alimentaire est impacté par de nombreux facteurs environnementaux liés au climat et à la végétation disponible (Borowik et al., 2013 ; Bugalho & Milne, 2003 ; Gebert & Verheyden-Tixier, 2001 ; Maizeret, Bidet, Boutin, & Carlino, 1991 ; Mysterud et al., 1997 ; Nugent, 1990 ; Tixier & Duncan, 1996), à la densité de population (Kie & Bowyer, 1999 ; Kie et al., 1980 ; Maizeret et al., 1989 ; Ripple & Beschta, 2004, 2006), à la compétition interspécifique (Lovari et al., 2014 ; Smith & Julander, 1953), à la pression de prédation (Altendorf et al., 2001 ; Bonnot et al., 2013), ainsi qu'à l'âge, au sexe et aux besoins physiologiques des animaux au cours de l'année (Azorit et al., 2012 ; Bjørkvoll et al., 2009 ; Cransac et al., 2001 ; Groot Bruinderink & Hazebroek, 1995 ; Mitchell et al., 1976). De même, plusieurs études portant sur l'écologie alimentaire de cervidés fossiles ont permis de mettre en évidence chez ces taxa une certaine plasticité alimentaire et une capacité de réponse aux changements environnementaux induits par les fluctuations

climatiques par une modification de leur régime alimentaire (Berlioz, Kostopoulos, Blondel, & Merceron, 2017 ; DeMiguel, Azanza, & Morales, 2011 ; DeMiguel et al., 2008 ; Merceron, Costeur, Maridet, Ramdarshan, & Göhlich, 2012 ; Merceron, Schulz, Kordos, & Kaiser, 2007 ; Rivals & Lister, 2016 ; Solounias & Moelleken, 1994). A titre d'exemple, DeMiguel et al. (2010) ont montré grâce à l'étude de la méso-usure et de la micro-usure du cervidé miocène *Procervulus* que ce taxon présentait une plasticité alimentaire lui permettant de faire face à un important refroidissement se traduisant par l'ouverture des milieux au Miocène moyen par l'inclusion dans son alimentation de grandes quantités d'herbacées monocotylédones.

Dans l'Europe actuelle, l'extermination des prédateurs liée à l'anthropisation des milieux ainsi que la réintroduction et la mise en place d'une régulation de la chasse ont mené à la multiplication des grands mammifères herbivores sauvages, parmi lesquels le cerf élaphe et le chevreuil. Cette augmentation des populations a conduit à de sérieux problèmes de gestion des habitats naturels, liés à l'impact de l'herbivorie sur la végétation (Apollonio et al., 2010 ; Nugent, 1990 ; Ripple & Beschta, 2004, 2006 ; Sabalinskiene, Simkevicius, Petelis, Stankeviciute, & Talijunas, 2016). En effet ces taxa sont impliqués dans des cascades trophiques aboutissant à des modifications profondes et irréparables de la structure des paysages ainsi qu'à un important appauvrissement de la biodiversité animale et végétale. Le travail de Ripple et Beschta (2004), constitue un exemple éloquent de l'impact d'une forte densité de cervidés sur les paysages. La population de loups (*Canis lupus*) du Parc National de Yellowstone a été exterminée dans les années 1920. En l'absence de la mise en place d'autres systèmes de régulation, la densité de *Cervus elaphus* a augmenté drastiquement. Ceci a eu pour résultat la consommation par les cerfs de la majeure partie des jeunes pousses et graines d'essences ligneuses, stoppant ainsi le renouvellement du couvert arboré. Or le Parc National de Yellowstone abritait également une importante population de castors (*Castor canadensis*) qui a abattu les arbres matures pour se nourrir et effectuer des constructions. Avec la disparition du couvert arboré, les castors se sont raréfiés, entraînant la destruction de tous les habitats propices à une flore et une faune de vertébrés et d'invertébrés qui bénéficiait jusqu'alors des modifications géomorphologiques des cours d'eaux induites par les castors. Cela a eu pour résultat un élargissement des rivières et une rupture de la connexion entre les ruisseaux et la plaine d'inondation entraînant la disparition des zones humides dans le parc. Dans ce contexte, de nombreuses études (contenus de panses, analyses de fèces, observations de terrains et comptage des traces d'abrouissement pour ne citer que les études les plus classiques permettant d'évaluer l'écologie alimentaire des espèces de grands mammifères herbivores) se sont attachées au cours des dernières décennies à caractériser l'écologie des espèces actuelles qui nous entourent, notamment des cervidés. Ces travaux sur la faune

actuelle constituent une source d'information de référence précieuse pour les reconstructions paléocéologiques à laquelle il est fait référence tout au long de ce travail.

### **2.2.2- Catégorisation alimentaire**

Les cervidés sont des ruminants au sens physiologique du terme, caractérisés par un estomac à quatre compartiments. Trois d'entre eux constituent des pré-estomacs, lieu de fermentation microbienne des aliments (réticulum, omasum, rumen) tandis que le quatrième (abomasum) constitue l'estomac vrai (Jerbi & Pérez, 2013). Les aliments sont ingérés sans être mastiqués, régurgités plusieurs fois afin d'en réduire la taille jusqu'à atteindre un format de particule permettant l'extraction des nutriments. La rétention des aliments est donc longue dans le tube digestif (Duncan & Poppi, 2008 ; Hofmann, 1989) en comparaison des organismes non ruminants.

Hofmann (1989) identifie, sur la base de la morphologie du système digestif des ruminants, trois catégories alimentaires qui correspondent aux pousseurs, aux brouteurs et aux mangeurs mixtes. Cette tripartition constitue une importante simplification de la diversité réelle des régimes alimentaires existants. En effet, Gagnon et Chew (2000) reconnaissent au sein des bovidés africains une catégorisation alimentaire plus fine (frugivore, brouteur, généraliste, intermédiaire brouteur-pousseur, pousseur variable et pousseur strict). Ne sont présentées ici que les trois catégories alimentaires principales :

Les pousseurs (communément appelés « grazers » dans la littérature anglophone) consomment principalement des herbacées monocotylédones (60 à 100% du régime alimentaire ; Gagnon & Chew, 2000). Ces plantes poussent proche du sol dans les milieux ouverts (Clauss, Kaiser, & Hummel, 2008) tels que les pâturages, prairies, steppes et savanes. Parmi les herbacées monocotylédones on retrouve notamment les *Poaceae* (les graminées, en anglais « grass »), les *Cyperaceae* (les laïches, Carex ou « sedges ») et les *Juncaceae* (ou *joncaceae* ; joncs ou « rushes »). Ces plantes sont caractérisées par une forte concentration en fibres de cellulose non lignifiées. Celles-ci se concentrent au niveau d'épais murs cellulaires et rendent l'accès plus difficile aux protéines nutritives (Hofmann, 1989 ; Janis, 2008 ; Ungar, 2010). Les herbacées monocotylédones sont riches en phytolithes, qui sont des éléments de silice endogènes de taille microscopique à centimétrique contenus dans les plantes jouant notamment un rôle anti-herbivore. Ils sont abrasifs et réduisent la digestibilité de la plante (Clauss, Kaiser, & Hummel, 2008 ; Lucas, 2004 ; Lucas et al., 2013 ; Sanson, Kerr, & Gross, 2007 ; Schulz et al., 2013).

La consommation de ce type de végétaux nécessite l'induction et la propagation de fissures dans la plante. L'orientation parallèle des fibres de monocotylédones herbacées au sein de la plante et perpendiculaire

par rapport aux forces de cisaillement subies lors du prélèvement et de la mastication rend cette propagation plus difficile. On parle de plantes coriaces (« toughness » ; Calandra, 2012). Des mouvements masticatoires de cisaillement à composante latérale (mouvements de « shearing ») sont nécessaires pour réduire et consommer les monocotylédones herbacées (Schubert et al., 2006 ; J. R. Scott et al., 2009).

Les brouteurs quant à eux (« browsers » en anglais) favorisent les aliments dicotylédones (plus de 70% du régime alimentaire ; Gagnon & Chew, 2000). Ceux-ci peuvent provenir d'arbres ou d'herbacées. On parle alors de phorbes (ou forbes). Les dicotylédones proviennent plutôt d'habitats fermés, boisés ou forestiers (Clauss, Kaiser, & Hummel, 2008). Les murs cellulaires des dicotylédones sont moins riches en cellulose, mais plus lignifiés. Leur finesse permet un accès plus facile au cytoplasme, riche en sucres solubles et en protéines nutritives facilement assimilables (Clauss, Kaiser, & Hummel, 2008 ; Hofmann, 1989 ; Ungar, Merceron, & Scott, 2007). Les végétaux ligneux contiennent moins de phytolithes (Schubert et al., 2006) mais produisent des métabolites secondaires (Bryant et al., 1991). Ces molécules réduisent la digestibilité des végétaux et fonctionnent comme une stratégie anti-herbivorie (Clauss, Kaiser, & Hummel, 2008 ; A. J. Duncan & Poppi, 2008).

Les dicotylédones constituent un groupe taxinomique plus diversifié et hétérogène que les monocotylédones (Schubert et al., 2006 ; Ungar et al., 2007). En effet ils rassemblent des éléments aussi variés que des feuillages, des bourgeons, des rameaux lignifiés, des racines, des fruits, des fleurs, des graines, de l'écorce, etc. Cette diversité se traduit par une diversité plus importante de propriétés physiques, relativement aux monocotylédones. Ainsi par exemple, les écorces et les rameaux lignifiés sont durs et coriaces tandis que les graines sont dures et cassantes et que les feuilles sont plus coriaces.

Un élément présentant une dureté (« hardness ») importante nécessite l'application de forces de pression verticales (forces d'écrasement, ou « crushing ») pour être brisé. L'initiation de la fracture est difficile mais celle-ci se propage ensuite bien dans l'objet. On parle de matériau cassant (« brittle »). En revanche, un élément coriace (« toughness ») nécessite pour se déchirer des forces de déchirement à composante latérale (« shearing ») afin d'initier et de propager des fissures (Calandra, 2012 ; Lucas, 2004 ; Lucas, Turner, Dominy, & Yamashita, 2000).

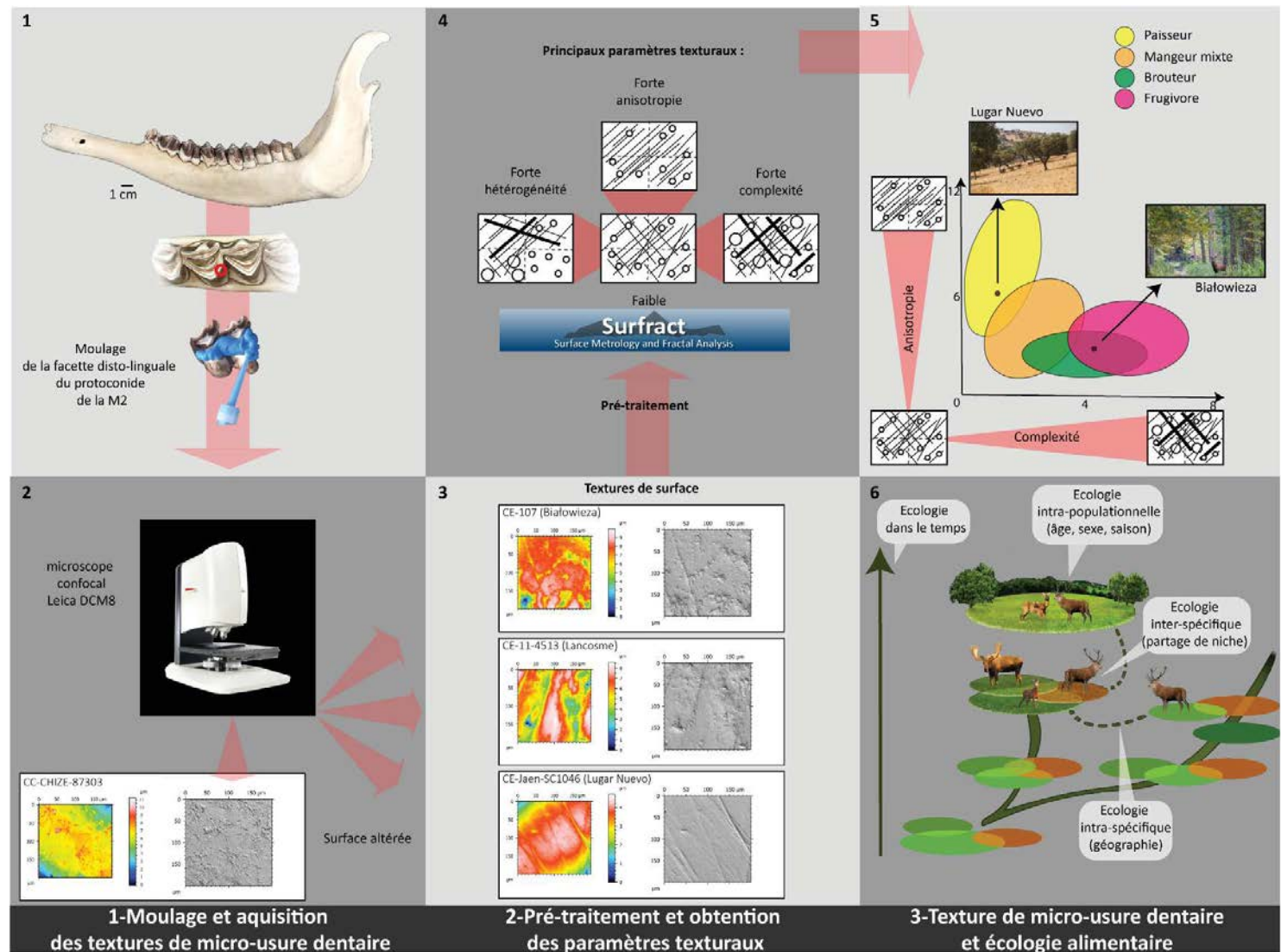
Certains herbivores ne sont ni strictement brouteurs, ni strictement pisseurs mais présentent plutôt une alimentation variable en fonction des végétaux disponibles dans l'habitat ou de la saison. Ce sont les mangeurs mixtes. Leur alimentation inclut autant des végétaux dicotylédones que monocotylédones et varie d'un jour à l'autre de manière opportuniste ou d'une saison à l'autre (Hofmann, 1989).

### 2.2.3- Méthodes d'exploration de l'écologie des espèces d'ongulés fossiles

De nombreuses approches morpho-anatomiques, parmi lesquelles le degré d'hypsodontie, la morphologie dentaire, l'étude de la morphologie crânienne, les analyses de méso-usure dentaire, ont été mises en œuvre afin d'explorer l'écologie des espèces éteintes (Alcalde & Hoek Ostende, 2015 ; Sabrina C. Curran, 2015 ; Fortelius & Solounias, 2000 ; Janis, 1988, 2008 ; Janis & Fortelius, 1988 ; Kovarovic & Andrews, 2007 ; Rivals & Athanassiou, 2008 ; Solounias & Semperebon, 2002 ; Valli & Palombo, 2005, 2008). Si ces approches constituent des indicateurs utiles pour effectuer des inférences écologiques à un rang taxinomique élevé ou sur des échelles de temps longues, elles sont limitées dans le cadre de détection de différences écologiques plus subtiles, notamment à une échelle populationnelle ou sur des périodes de temps courtes (Calandra & Merceron, 2016). A titre d'exemple, Valli et Palombo (2008) soulignent l'inefficacité de la morpho-anatomie cranio-dentaire dans la détection de différences de régime alimentaire entre *Metacervoceros rhenanus* et *Croizetoceros ramosus* de Saint-Vallier, qu'ils expliquent par comparaison au cerf élaphe actuel, versatile dans son alimentation malgré des caractères morphologiques relativement peu variables. De la même manière, l'utilisation du degré d'hypsodontie (rapport entre la hauteur de la couronne dentaire et la largeur de la dent ; Janis, 1988) pour la caractérisation du régime alimentaire des cervidés est limitée, puisque ceux-ci sont caractérisés par une relative brachyodontie dentaire, malgré une importante diversité de régimes alimentaires possibles (Gebert & Verheyden-Tixier, 2001). Certains cerfs élaphe et daims actuels présentent même un régime alimentaire de pousseurs dans certains habitats méditerranéens (Azorit et al., 2012 ; Bugalho & Milne, 2003). De la même manière, la capacité des cervidés fossiles à consommer des aliments abrasifs a été mise en évidence dans plusieurs études (DeMiguel et al., 2010 ; Merceron et al., 2007 ; Rivals & Lister, 2016). Les limitations liées à ces approches morpho-anatomiques sont dues au poids du conservatisme phylogénétique, des contraintes structurales sur les unités osseuses et au délai nécessaire à une modification anatomique en réponse à des changements environnementaux importants (concept de biomorphodynamiques ; Seilacher, 1991). La méso-usure dentaire (relief occlusal et forme des cuspidés) quant à elle, reflète l'usure résultant des phénomènes d'attrition et d'abrasion des dents et apporte des informations à une échelle plus fine, correspondant à quelques mois ou années de la vie de l'animal (Fortelius & Solounias, 2000). Cependant, Loffendo et DeSantis (2014) ont démontré que le signal obtenu avec cette approche ne pouvait être uniquement attribué au régime alimentaire de l'animal, de sorte que les interprétations en termes d'écologie alimentaire faites pour les taxa fossiles sur la base de cet outil uniquement sont à considérer avec prudence.

L'analyse de la texture de micro-usure dentaire permet d'étudier des différences d'écologie alimentaire subtiles aux échelles interspécifique et intraspécifique, entre populations et au sein d'une population (Berlioz, Kostopoulos, et al., 2017 ; DeSantis, 2016 ; Lucas & Omar, 2012 ; Merceron, Ramdarshan, et al., 2016 ; Schubert et al., 2006 ; Solounias & Semprebon, 2002). Elle se révèle capable de détecter de subtiles différences d'écologie alimentaire entre groupes, qui ne sont pas nécessairement mises en évidence par d'autres approches (DeSantis et al., 2013 ; Purnell, Seehausen, & Galis, 2012 ; J. R. Scott, 2012 ; Ungar, Brown, Bergstrom, & Walker, 2003).





**Figure 7: Analyse de la texture de micro-usure dentaire (DMTA): Principe de mise en œuvre et applications écologiques.** (1) : nettoyage et moulage silicone de la facette dentaire d'intérêt. (2) : scan du moulage effectué à l'aide d'un microscope confocal Leica DCM8 (iPHEP UMR 7262 & CNRS). Les surfaces présentant des altérations importantes sont écartées. (3) : étape de pré-traitement : suppression automatisée de pics aberrants et suppression manuelle des artefacts localisés (figure 8). Les représentations en fausses couleurs et les photo-simulations de trois cervidés actuels sont figurées. (4) : obtention des paramètres texturaux ( $Asfc$ ,  $eplsar$ ,  $Smc$ ,  $HAsfc$  9,  $HAsfc$  81 et  $Tfv$ ) via une analyse fractale multi-échelles (SSFA) à l'aide des logiciels SFrax et ToothFrax (Surfract, [www.surfract.com](http://www.surfract.com)). (5) : interprétation du signal textural des populations étudiées en termes de catégories d'aliments consommés. (6) : inférences (paléo-)écologiques et (paléo-)environnementales (modifié d'après Calandra et Merceron, 2016).



## 2.2.4- Texture de la micro-usure dentaire : principe et apport de la méthode

La consommation de végétaux par les consommateurs primaires de la chaîne trophique que sont les cervidés induit des stigmates à l'échelle micrométrique au niveau de l'émail des facettes dentaires (Calandra & Merceron, 2016 ; DeSantis, 2016 ; Ungar, 2015). Ceux-ci sont de tailles et de formes variées. La texture résultante présente des caractéristiques distinctes en fonction des propriétés physiques des aliments consommés. Ainsi on observe des différences de texture en fonction de la proportion d'herbacées riches en silice, de feuillages tendres ou encore de fruits à graines consommées (Calandra & Merceron, 2016). Il existe donc un lien direct entre l'animal et la végétation présente dans son milieu, ce qui permet de faire des inférences en termes d'écologie alimentaire et d'environnement.

La micro-usure dentaire est développée depuis les années 70 (Walker, Hoeck, & Perez, 1978). Il s'agit à l'origine pour l'observateur de compter les stries et les ponctuations à la surface de la facette d'émail dentaire en deux dimensions à l'aide d'un stéréomicroscope ou d'un microscope électronique à balayage (Solounias & Semprebon, 2002 ; Teaford, 1988). Cette méthode permet de discriminer entre des régimes alimentaires relativement contrastés (Solounias & Moelleken, 1994) mais présente néanmoins un certain nombre de limites, notamment en ce qui concerne la répétabilité (DeSantis et al., 2013 ; Mihlbachler, Beatty, Caldera-Siu, Chan, & Lee, 2012 ; ces derniers identifient une différence entre observateurs de 8-12% entre personnes expérimentées et jusqu'à 45% entre observateurs non expérimentés). Si l'analyse de micro-usure dentaire en deux dimensions est toujours utilisée (Rivals & Athanassiou, 2008 ; Rivals & Lister, 2016 ; Rivals & Semprebon, 2017 ; Rivals, Takatsuki, Albert, & Macià, 2014), plusieurs équipes (Calandra, 2012 ; Calandra & Merceron, 2016 ; Calandra, Schulz, Pinnow, Krohn, & Kaiser, 2012 ; DeSantis et al., 2013 ; Estebarez, Galbany, Martínez, & Pérez-Pérez, 2007 ; Merceron, Ramdarshan, et al., 2016 ; Merceron et al., 2010 ; Purnell et al., 2012 ; Ramdarshan et al., 2016 ; Schulz et al., 2013 ; J. R. Scott, 2012 ; R. S. Scott et al., 2006 ; Ungar, 2015) utilisent maintenant l'analyse de la texture de micro-usure dentaire en trois dimensions (« Dental Microwear Texture Analysis » ou DMTA). Deux types d'analyse des données 3D coexistent : l'approche STA (Purnell et al., 2012 ; « Surface texture analysis » ; Schulz, Calandra, & Kaiser, 2010) s'appuie sur l'étude de paramètres industriels standardisés (ISO 25178-2) tandis que la SSFA (Merceron, Ramdarshan, et al., 2016 ; Ramdarshan et al., 2016 ; J. R. Scott, 2012 ; « Scale Sensitive Fractal Analysis » ; R. S. Scott et al., 2006 ; Ungar et al., 2003) est basée sur l'analyse de paramètres permettant la caractérisation de la texture de surface. Dans les deux cas, la DMTA permet de ne plus considérer les seules stries et ponctuations à la surface de la facette, mais de prendre en compte l'intégralité de la texture de surface à différentes échelles. Cette approche étant automatisée, elle permet en outre de s'affranchir du

problème de l'erreur inter et intra-observateur, inhérente à l'analyse de micro-usure dentaire en deux dimensions ainsi que du problème lié à l'impact de l'orientation de la lumière sur l'échantillon dans la détection des stries et des ponctuations d'usure (DeSantis et al., 2013).

La texture de la micro-usure dentaire est peu impactée par le poids des relations phylogénétiques, la forme de la dent, les mouvements masticatoires et la microstructure de l'émail (Calandra, 2012 ; Calandra & Merceron, 2016 ; Schulz et al., 2010). De ce fait, les interprétations faites à partir du signal textural sont comparables à l'échelle des ongulés. Cette approche permet l'identification des différences subtiles entre catégories alimentaires (identification des six catégories alimentaires reconnues par Gagnon & Chew, 2000 ; J. R. Scott, 2012). De plus, la texture des facettes dentaires étant en constant renouvellement du fait d'une prise alimentaire continue, elle permet de caractériser le bol alimentaire des dernières semaines de la vie d'un animal (Calandra & Merceron, 2016 ; Merceron, Ramdarshan, et al., 2016 ; Ramdarshan et al., 2016 ; Teaford & Oyen, 1989). Grine (1986) a utilisé le terme parlant de « last supper effect » pour caractériser ce phénomène. Il en découle que l'étude de la texture de micro-usure dentaire d'animaux morts à différentes saisons permet la mise en évidence des variations annuelles du régime alimentaire à l'échelle intraspécifique, en lien avec les variations saisonnières de la phénologie végétale (Berlioz, Azorit, et al., 2017 ; Calandra, Zub, Szafrńska, Zalewski, & Merceron, 2016 ; Merceron et al., 2010 ; Walker et al., 1978). Les différences de régimes alimentaires entre mâles et femelles (Berlioz, Azorit, et al., 2017 ; Merceron et al., 2010) et en fonction de l'âge (Mahoney et al., 2016), induites par les besoins physiologiques propres à chacune de ces classes, peuvent également être mises en évidence grâce à cet outil. Outre ces différences intra-populationnelles, l'analyse de la texture de micro-usure dentaire permet également la mise en évidence de différences alimentaires à l'échelle intraspécifique entre populations géographiquement (Bignon-Lau et al., 2017), ou temporellement distantes (Berlioz, Kostopoulos, et al., 2017) et à l'échelle interspécifique (entre deux taxa pisseurs, Schulz et al., 2010 ; entre bovidés africains, J. R. Scott, 2012). Elle permet également d'explorer le partage de niches écologiques et les stratégies mises en œuvre dans le cadre du partage de niche écologique, pour limiter la compétition entre espèces (Berlioz, Azorit, et al., 2017).

La texture de micro-usure dentaire s'avère être un outil particulièrement précieux pour la caractérisation de l'écologie alimentaire et de la plasticité trophique des espèces fossiles (Berlioz, Kostopoulos, et al., 2017 ; J. R. Scott, 2012) ainsi que pour effectuer des inférences paléoenvironnementales et paléoclimatiques (Merceron et al., 2007 ; Merceron & Ungar, 2005 ; Ungar et al., 2007). Dans ce cas, la texture des micro-usures dentaires des individus fossiles est interprétée à la lumière des résultats obtenus pour des populations actuelles au régime alimentaire connu prises comme référence (Merceron et al., 2007 ; Schubert et al., 2006 ; Ungar et al., 2007).

## 2.2.5- Procédure d'acquisition des paramètres de texture de micro-usure dentaire

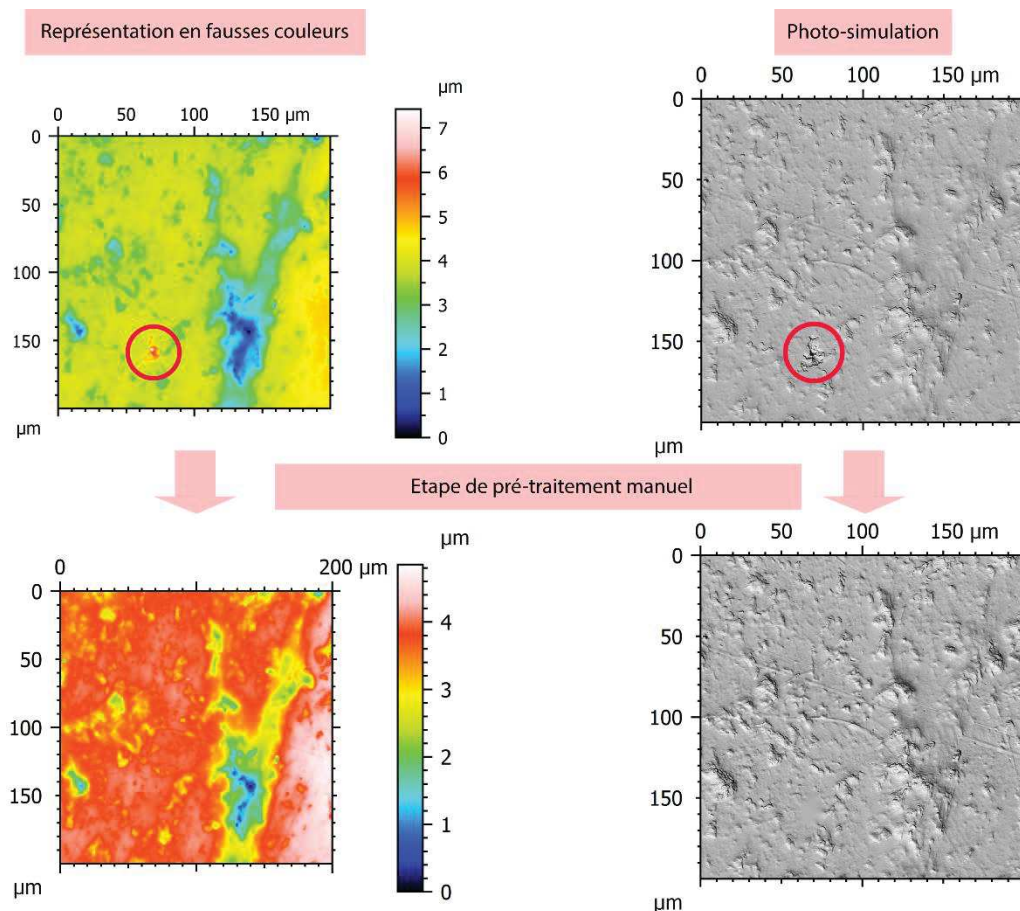
Pour les cervidés actuels, selon les populations considérées les mandibules de cervidés ont été récupérées propres ou ont dû subir une étape supplémentaire de nettoyage visant à éliminer la graisse et la chair restantes avant de pouvoir réaliser les moulages dentaires sur les secondes molaires inférieures des spécimens. Ensuite, un premier tri des spécimens a permis, quand l'effectif le permettait, notamment dans le cas des cervidés actuels, d'écarter les spécimens juvéniles de l'analyse afin de ne pas prendre en compte les variations alimentaires ayant cours dans les premiers temps de la vie de l'animal. Ainsi, les spécimens présentant une seconde molaire inférieure ( $M_2$ ) éruptée et visiblement usée ont été étudiés en priorité. A titre indicatif, la mise en place de la première molaire inférieure des *Cervus elaphus* a lieu au cours de la première année et la seconde molaire érupte au cours de la seconde année de la vie de l'animal (première molaire visible entre 2 et 10 mois et seconde molaire visible entre 14 et 22 mois, en fonction des individus et du contexte environnemental ; Azorit et al., 2002 ; Lowe, 1967). Dans le cas des fossiles, des effectifs souvent réduits m'ont obligée à inclure dans l'analyse un petit nombre d'individus jeunes. Ainsi, dans le cas où les molaires permanentes des spécimens n'étaient pas suffisamment usées pour présenter une facette dentaire exploitable, j'ai échantillonné la prémolaire 4 déciduale des spécimens. Ce cas de figure ne représente que quelques individus (annexe 4, p. a-14 à p. a-42). Il existe peu de travaux portant sur les différences alimentaires chez les cervidés en fonction de l'âge. Illius et Gordon (1987) font l'hypothèse qu'une différence de masse corporelle en fonction de l'âge devrait avoir pour conséquence des différences alimentaires. Duarte et al. (2011) et Veiberg et al. (2009) mettent en évidence des différences de capacité du reticulo-rumen en fonction de l'âge et de la masse corporelle des individus. Padmalal et Takatsuki (1994) démontrent l'existence de différences de qualité nutritive de l'alimentation consommée par les faons, les femelles et les mâles de cerf sika, qui soutiennent le principe de Jarman-Bell (Müller et al., 2013). Weckerly et Nelson Jr (1990) en revanche n'obtiennent pas de différences alimentaires significatives entre les juvéniles de moins d'un an et les adultes de 1,5 ans et plus. Dans une étude (Bignon-Lau et al., 2017) portant sur deux populations de rennes de Norvège et visant à évaluer l'impact de l'âge chez les adultes (adultes jeunes, matures et âgés) sur les paramètres de texture de micro-usure dentaire, cet outil bien que capable de détecter de subtiles différences alimentaires (Calandra et al., 2016) n'a pas permis de mettre en évidence de différences en fonction de l'âge des individus.

Un second tri a ensuite permis, par l'observation minutieuse à la loupe des facettes dentaires, d'écarter les spécimens principalement fossiles présentant des surfaces dentaires trop altérées pour présenter un signal de micro-usure dentaire intact (absence d'émail intact, traces laissées lors de l'extraction ou de la préparation des spécimens, ...). La facette linguale du protoconide des secondes molaires inférieures ( $M_2$ ) est utilisée en priorité dans un souci de comparaison avec la plupart des études de

micro-usure dentaire (figure 7-1). Si cette facette est altérée, le moulage est fait sur une autre facette linguale, le signal de micro-usure étant relativement homogène à l'échelle de la dent (Schulz et al., 2010). Dans le cas où la  $M_2$  ne peut être exploitée, notamment dans le cas des fossiles pour lesquels le matériel mandibulaire n'est pas toujours présent, l'analyse porte à défaut sur les autres molaires inférieures ou supérieures, puisqu'il a été montré que les textures de micro-usure dentaire des molaires d'un même individu présentent des valeurs de leurs paramètres texturaux comparables (Ramdarshan, Blondel, Gautier, Surault, & Merceron, 2017). Le signal de texture de micro-usure dentaire des molaires supérieures et inférieures d'un même individu présentant un décalage (Ramdarshan, Blondel, Gautier, Surault, & Merceron, 2017 ; Schulz et al., 2010), ces informations sont indiquées dans l'annexe 4 (p. a-14 à p. a-42). A l'issue de ce tri, les spécimens sélectionnés ont été nettoyés à l'aide d'un coton-tige imbibé d'acétone en insistant sur la facette dentaire d'intérêt. Un nettoyage approfondi est fondamental. En effet, il permet l'élimination des potentiels restes alimentaires et des poussières déposés sur la facette. Le nettoyage permet également d'éliminer de la facette les restes de la colle utilisée lors de la consolidation des fossiles ainsi que, principalement dans le cas des collections anciennes, d'ôter de la surface de la facette le vernis pouvant rendre inaccessible la texture de micro-usure dentaire. Pour chaque spécimen, le moulage de la facette d'intérêt est effectué en trois exemplaires à l'aide de silicone de haute précision utilisé classiquement pour les impressions dentaires en dentisterie humaine (figure 7-1) (Silicone Regular Body President, réf. 6015 - ISO 4823, consistance moyenne, polyvinylsiloxane addition type ; Coltene Whaledent). Le premier réplikat constitue un ultime nettoyage de la facette d'intérêt, puisque tout élément encore susceptible d'être déposé sur la facette partira lors du détachement du moulage de la facette. Le troisième réplikat est conservé pour d'éventuelles analyses ultérieures.

Le moulage est ensuite directement scanné à l'objectif x100 d'un microscope confocal Leica DCM8 (Leica Microsystems) en lumière blanche (ouverture numérique : 0,90 ; distance de travail : 0,9 mm), au laboratoire iPHEP (CNRS et Université Poitiers ; projet TRIDENT ; ANR-13-JSV7-0008 ; Porteur : Gildas Merceron, Leica DCM8 équipé et déposé à l'iPHEP) à l'aide du logiciel LeicaScan (figure 7-2). Le fait de scanner directement le moulage permet de s'affranchir d'une étape supplémentaire de moulage et ainsi de réduire le risque d'induire des artefacts. Pour chaque surface scannée on obtient une surface composée d'un nuage de points correspondant à un modèle d'élévation digital (2584 x 1945 points ; intervalle latéral en x et y de 0,129  $\mu\text{m}$ , pas numérique vertical de 1 nm) de 251 par 333  $\mu\text{m}$  au centre de la facette dentaire. A ce stade, les surfaces présentant des altérations importantes (liées à un mauvais nettoyage ou à l'altération post-mortem de la facette dentaire) sont écartées (figure 7-2, CC-CHIZE-87303).

Ensuite, une étape de pré-traitement consiste, à l'aide du logiciel LeicaMap, à générer à partir du centre de la surface scannée une surface de 200x200  $\mu\text{m}$  (figure 7-3). En effet, Merceron et al. (2016) ont montré qu'une unique surface de cette taille était suffisante pour discriminer des groupes de brebis aux régimes alimentaires connus. Il s'agit ensuite d'inverser la surface en Z, de remplir les points non mesurés (<5% des points de la surface) par la moyenne des points voisins et de redresser la surface. Le corollaire du choix d'effectuer le scan directement sur le silicone est la production fréquente de pics aberrants sur les surfaces obtenues. Ces pics sont le résultat d'interférences entre le faisceau lumineux du microscope confocal et les bulles d'air emprisonnées dans le silicone. Afin de s'affranchir de ces artéfacts, Merceron et al. (2016) ont développé une procédure automatisée qui



**Figure 8: Pré-traitement: suppression manuelle d'un artéfact. Spécimen AQP-3 (non inclus dans les analyses).**

permet par une suite d'étapes bien détaillées dans les données supplémentaires de leur article, de soustraire à la surface scannée les pics aberrants, sans induire d'altération du signal textural sur le reste de la surface comme le feraient des filtres classiques. Les surfaces sont ensuite toutes contrôlées une à une afin d'éliminer d'éventuels artéfacts ou éléments exogènes sur la surface risquant de fausser les analyses (figure 8).

Une Analyse Fractale Multi-échelle (SSFA : « Scale sensitive Fractal Analysis ») (R. S. Scott et al., 2006) est ensuite effectuée avec les logiciels SFrax et ToothFrax (Surfract, [www.surfract.com](http://www.surfract.com))(figure 7-4).

Cette approche est basée sur le principe selon lequel, à l'instar de la longueur des côtes françaises, une surface peut paraître lisse quand elle est observée à un faible grossissement et présenter un fort relief quand on l'observe à une échelle plus fine. Ainsi, une mesure de longueur, d'aire ou de volume sera plus élevée si observée à une échelle d'observation plus fine (R. S. Scott et al., 2006). Il résulte de cette analyse l'obtention de six paramètres quantitatifs descriptifs de la texture de micro-usure dentaire (Calandra & Merceron, 2016 ; J. R. Scott, 2012 ; R. S. Scott et al., 2006).

La complexité de la texture (« Area-scale fractal complexity » ou Asfc) quantifie le changement de la rugosité de surface en fonction de l'échelle d'acquisition. Une surface présentant des stries et des ponctuations de tailles variées présentera une complexité forte (DeSantis, 2016 ; J. R. Scott, 2012 ; J. R. Scott et al., 2009) (figure 7-4).

L'anisotropie de la texture (« exact proportion Length-scale anisotropy of the relief » ou epLsar), permet de quantifier l'orientation préférentielle des marques à la surface de la facette dentaire. Une orientation préférentielle des traces de micro-usure correspond à une forte anisotropie (DeSantis, 2016 ; J. R. Scott, 2012 ; R. S. Scott et al., 2006) (figure 7-4).

L'échelle de complexité maximale (« Scale of maximum complexity » ou Smc) correspond à l'échelle à laquelle la complexité est la plus forte. Elle est plus élevée pour une surface comportant plus de grosses ou larges marques et moins de marques à des échelles fines. Il s'agirait de l'échelle des particules causant l'usure (DeSantis, 2016 ; J. R. Scott, 2012 ; J. R. Scott et al., 2009 ; R. S. Scott et al., 2006).

Le volume de remplissage textural (« Textural fill volume » ou Tfv) tient compte du relief de texture de la surface dentaire à différentes échelles en s'affranchissant de la forme globale de la facette. Il s'agit de combler la surface avec des cuboïdes à base carrée de volumes différents correspondant aux différentes échelles (R. S. Scott et al., 2006). Il est fort dans le cas de marques profondes et/ou larges (DeSantis, 2016 ; J. R. Scott, 2012 ; R. S. Scott et al., 2006).

L'hétérogénéité de la complexité (« Heterogeneity of the Area-scale fractal complexity » ou HASfc) décrit le degré de variation de la complexité texturale d'une région à une autre de la facette, et ce à différentes échelles. On divise pour cela la surface en sous-surfaces qui sont comparées entre elles. L'hétérogénéité est forte quand il existe de fortes différences entre les sous-surfaces de la facette dentaire (DeSantis, 2016). Ce paramètre est interprétable en termes de diversité de nature et de taille des particules causant l'usure (J. R. Scott et al., 2009 ; R. S. Scott et al., 2006). On considère classiquement l'hétérogénéité de la complexité à deux échelles différentes, HASfc 9 correspond à une subdivision en 9 cellules (ou sous-surfaces) de taille identique et HASfc 81 à une subdivision en 81 cellules (J. R. Scott et al., 2009) (figure 7-4).



Si tous ces paramètres apportent des informations complémentaires et relativement indépendantes (Schulz et al., 2010 ; R. S. Scott et al., 2006), les paramètres de textures les plus utilisés et les plus efficaces pour discriminer les brouteurs et les paiseurs sont la complexité, l'anisotropie et l'hétérogénéité (Ungar et al., 2007).

### **2.2.6- Analyse de la texture de la micro-usure dentaire et écologie alimentaire des cervidés (figures 7-5 et 7-6).**

La consommation d'herbacées monocotylédones abrasives, riches en silice et coriaces (« tough ») par les paiseurs a pour conséquence la formation de stries induisant une forte anisotropie (epLsar) de la texture (DeSantis, 2016 ; Schulz et al., 2013 ; R. S. Scott et al., 2005) couplée à une faible complexité (Asfc). De plus, la dispersion des paramètres de la texture de micro-usure dentaire est moins importante que chez les brouteurs (Schulz et al., 2013).

Au contraire, les brouteurs consomment des végétaux ligneux généralement plus cassants (« brittle ») et pauvres en silice. La complexité de surface est moyenne à forte (DeSantis, 2016) couplée à une anisotropie faible à moyenne (J. R. Scott, 2012) traduisant notamment la présence de ponctuations à la surface (Merceron, Viriot, & Blondel, 2004 ; Schulz et al., 2013). Les textures de micro-usure dentaire de ces herbivores sont plus variables (Schulz et al., 2013).

Les animaux consommant des objets durs comme les granivores présentent une complexité encore plus forte (R. S. Scott et al., 2005) que les brouteurs ainsi qu'un remplissage textural (Tfv) plus élevé. Les valeurs élevées de Tfv résultent d'un relief de la texture de micro-usure dentaire profond ou étendu (J. R. Scott, 2012 ; J. R. Scott et al., 2009 ; R. S. Scott et al., 2006). L'hétérogénéité de la complexité (Hasfc) étant liée à la diversité de l'alimentation, une alimentation monotypique comme celle rencontrée chez les paiseurs stricts ou les consommateurs de feuilles conduira à une hétérogénéité de surface plus faible que chez les herbivores consommant une large gamme d'aliments. L'échelle de complexité maximum (Smc) est plus élevée pour les paiseurs (J. R. Scott, 2012). Au sein des brouteurs, une valeur forte de l'échelle de complexité maximale semble refléter l'inclusion de graines dans l'alimentation (Ramdarshan et al., 2016). Cependant, ce paramètre est peu utilisé dans la littérature car il est difficile à interpréter.

Il est à noter que les différentes parties d'une plante ne présentent pas nécessairement les mêmes propriétés physiques. De plus, ces propriétés varient en fonction de la maturité de la plante (Solounias & Semprebon, 2002). Ainsi, une jeune herbacée monocotylédone sera moins abrasive qu'une plante mature (Berlioz, Azorit, et al., 2017 ; Merceron et al., 2010).

Les particules terrigènes, de la même manière que les phytolithes de silice contenus dans les végétaux, sont responsables de l'usure dentaire (Sanson et al., 2007). De nombreux débats ont porté sur l'importance relative de ces deux facteurs dans le signal de micro-usure dentaire (DeSantis, 2016 ; Hoffman, Fraser, & Clementz, 2015 ; Lucas et al., 2013 ; Merceron et al., 2007 ; Sanson et al., 2007). La finalité de telles discussions était de déterminer si la texture des micro-usures dentaires constituait plutôt un indicateur de l'environnement occupé par un animal ou de son régime alimentaire. Merceron et al (2016) ont mis en place une expérience visant à comparer la texture des micro-usures dentaires de brebis nourries soit d'herbacées monocotylédones, soit d'essences dicotylédones, complétées ou non par d'importantes quantités de poussière. De ces analyses il ressort que la différence de signal textural entre les régimes alimentaires de paaisseur et de brouteur reste significative, même dans le cas où les brebis brouteuses ont ingéré d'importantes quantités de poussières. Ce travail, s'il montre l'impact de la poussière sur les facettes dentaires, valide l'importance du régime alimentaire comme principal acteur de la micro-usure dentaire.





# CHAPITRE 3 : PLASTICITE ALIMENTAIRE DES CERVIDES ACTUELS EUROPEENS



### 3.1- INTRODUCTION

Les cervidés actuels constituent un clade de ruminants généralement associé au milieu forestier. Le cervidé le plus connu en Europe, le cerf élaphe, est d'ailleurs souvent qualifié de « roi de la forêt ». Dans le registre fossile, l'occurrence de cervidés au sein d'un assemblage faunique est souvent interprétée comme le témoin de l'existence d'un couvert arboré conséquent (Guérin et al., 2004 ; Pastre et al., 2015 ; Rivals & Athanassiou, 2008).

Pourtant les écosystèmes occupés par les cervidés actuels sont en réalité beaucoup plus diversifiés. Ainsi on les retrouve de l'Afrique du Nord (*Cervus elaphus barbarus*, Hajji et al., 2007) au Svalbard (*Rangifer tarandus*, Veiberg et al., 2007) et à toutes les longitudes (figure 2 du Chapitre 2, p. 15), sous une grande diversité de climats et aussi bien dans des habitats forestiers (Borowik et al., 2013 ; Vincent, Bideau, Hewison, & Angibault, 1995) qu'en milieu ouvert (Azorit et al., 2012 ; Bugalho & Milne, 2003 ; Mitchell et al., 1977). Cette diversité d'habitats s'accompagne d'une diversité de plasticités trophiques et d'écologies alimentaires aux échelles inter et intraspécifiques, déjà évoquées dans le chapitre 2. Les stratégies alimentaires des ongulés, des cervidés en particulier, sont impactées par de nombreux facteurs environnementaux (Mitchell et al., 1977).

Ceux-ci peuvent être classés en quatre catégories :

- Les caractéristiques de l'habitat : le climat, le type de végétation disponible et l'altitude jouent un rôle sur la consommation alimentaire des herbivores (Borowik et al., 2013 ; Bugalho & Milne, 2003 ; Gebert & Verheyden-Tixier, 2001 ; Mysterud et al., 1997 ; Nugent, 1990 ; Tixier & Duncan, 1996).
- La présence d'autres espèces dans l'habitat : l'alimentation des herbivores est influencée par la compétition interspécifique ainsi que par la pression de prédation (Altendorf et al., 2001 ; Lovari et al., 2014 ; Ripple & Beschta, 2004, 2006 ; Smith & Julander, 1953).

- La densité de population : le comportement alimentaire des herbivores et leur sélectivité alimentaire est impactée par la densité de population (Kie & Bowyer, 1999 ; Kie et al., 1980 ; Maizeret et al., 1989).
- Les facteurs propres à la physiologie des individus : l'âge, le sexe et les besoins énergétiques de l'animal en fonction de la saison et de ses activités (gestation, lactation, rut), impactent le choix des essences végétales consommées (Azorit et al., 2012 ; Berlioz, Azorit, et al., 2017 ; Bjørkvoll et al., 2009 ; Cransac et al., 2001 ; Groot Bruinderink & Hazebroek, 1995 ; Lincoln, 1971 ; Merceron et al., 2010 ; Mitchell et al., 1977).

C'est la diversité d'écologies alimentaires des cervidés actuels européens (*Cervus elaphus*, *Dama dama*, *Capreolus capreolus*, *Alces alces*, *Rangifer tarandus*) que je me propose d'explorer dans ce chapitre, à l'aide de l'outil que constitue la texture de micro-usure dentaire. Cette étude a deux objectifs. (i) Explorer la diversité des textures de la micro-usure dentaire rencontrées chez les cervidés actuels à l'échelle interspécifique mais également intraspécifique, entre populations et saisons le cas échéant. Pour *Cervus elaphus*, étudier l'impact des facteurs environnementaux sur les résultats de la texture de micro-usure dentaire à l'échelle inter-populationnelle. (ii) Constituer, à l'instar de l'étude effectuée par Scott (2012) portant sur la texture de la micro-usure dentaire de nombreuses espèces de bovidés actuels africains, une vaste base de données de la texture de micro-usure dentaire des cervidés actuels européens. Ces résultats permettent non seulement d'explorer les différences interspécifiques, mais également de considérer la plasticité alimentaire des taxa grâce à l'intégration de plusieurs populations par espèce. Cette base de données servira ensuite de référence pour l'étude et l'interprétation des paramètres texturaux des cervidés fossiles.

## **3.2- MATERIEL ET METHODE**

### **3.2.1- Matériel dentaire**

Un total de 921 restes dentaires de cervidés, représentant les cinq espèces actuelles européennes, a été inclus dans cette analyse (tableau 1 du chapitre 2, p. 30; annexe 4-a, p. a-14 à p. a-31). Les restes

ostéo-dentaires de ces spécimens sont conservés dans plusieurs collections d'Europe, présentées dans le chapitre 2. L'espèce la plus représentée dans cette étude est le cerf élaphe (N *C. elaphus*=440), avec douze populations (allant du sud de l'Espagne à la Norvège ; Lugar-Nuevo, les Bauges, Châteauroux, Lancosme, Arc-en-Barrois, Paimpont, Białowieża, Knyszyńska, Augustowska, Gaick, Kvinnherad et Hemne) (figure 4 et tableau 1 du chapitre 2, respectivement p. 32 et p. 30). Le choix de considérer principalement ce taxon est justifié par sa capacité reconnue à occuper une large gamme d'habitats et par son importante plasticité alimentaire (Azorit et al., 2012 ; Bugalho & Milne, 2003 ; Gebert & Verheyden-Tixier, 2001 ; Lovari et al., 2015 ; Mitchell et al., 1977). Celle-ci s'oppose par exemple à la sélection alimentaire opérée par le chevreuil (P. Duncan, Tixier, Hofmann, & Lechner-Doll, 1998 ; Hofmann, 1989 ; Tixier & Duncan, 1996). A ces populations de cerfs s'ajoutent trois populations de chevreuils (N *C. capreolus*=128 ; Dourdan, Chizé et les Bauges), une population de daims (N *D. dama*= 48 ; Lugar-Nuevo), deux populations de rennes (N *R. tarandus*= 121 ; Knutshø et Hardangervidda) et quatre populations d'élans (N *A. alces*= 176 ; Gausdal, Målselv, Białowieża et Bierbza). Plusieurs de ces populations de cervidés sont sympatriques (figure 4 et tableau 1 du Chapitre 2, respectivement p. 32 et p. 30).

Les vingt-deux populations de cervidés incluses dans cette étude ont été sélectionnées sur la base de la richesse des informations disponibles les concernant et afin de représenter la diversité des habitats pouvant être occupés par les espèces considérées (tableau 1 du chapitre 2, p. 30 et tableau 3). Ainsi, pour la plupart, le sexe et la saison (annexe 10, p. a-72 à a-73), voire la date exacte de la mort sont renseignés. Quand la taille de l'échantillon le permettait, seuls les adultes ont été inclus dans l'analyse. Aucun spécimen n'a été exclu de l'étude sur la base de son appartenance à un sexe ou de la saison de sa mort, les résultats de cette étude étant comparés par la suite à ceux de spécimens fossiles pour lesquels la saison de la mort est inconnue. La grande majorité des spécimens a été prélevée en période de chasse, dans un contexte de régulation des populations. L'âge a été estimé lors de l'abattage pour de nombreux individus, principalement sur la base du stade d'éruption dentaire. De plus, plusieurs populations ont fait l'objet d'un examen des contenus des panses (tableau 1 du chapitre 2, p. 30 ;

Lugar-Nuevo: Azorit et al., 2012 [mêmes individus] ; Dourdan: Cransac et al., 2001 [mêmes individus] ; Białowieża-Gębczyńska, 1980 [certains individus possiblement en commun] ; Maizeret et al., 1991 [certains individus possiblement en commun], Chizé: 1989 ; les Bauges: Redjadj et al., 2014), des fèces (tableau 1 du chapitre 2, p. 30 ; Bierbza: Kuijper et al., 2016) ou des marques d'abrouissement (tableau 1 du chapitre 2, p. 30 ; Arc-en-Barrois: Allain, Commeau, & Picard, 1978). L'analyse de la texture de la micro-usure dentaire des rennes de Knutshø et Hardangervidda, ainsi que des daims et cerfs du site espagnol de Lugar-Nuevo ont fait l'objet d'études spécifiques présentées dans la suite de ce travail (chapitre 4: Berlioz, Azorit, et al., 2017, sous presse ; annexe 9: Bignon-Lau et al., 2017, p. a-62 à p. a-71). D'autre part, la texture de micro-usure dentaire d'un certain nombre de spécimens avait déjà été étudiée par le passé pour répondre à d'autres questionnements scientifiques (chevreuils de Dourdan, cerfs et élans de Białowieża Merceron et al., 2010, 2014). Afin d'éviter toute influence artéfactuelle de l'utilisation d'instruments d'optique différents pour l'acquisition des textures (Arman et al., 2016) et afin de maîtriser l'intégralité du protocole, les moulages de ces spécimens ont été à nouveau scannés pour l'étude. L'ensemble des informations disponibles pour chacune des populations est résumé dans le tableau 1 (chapitre 2, p. 30).

**Tableau 3 (1/4) : Informations relatives aux populations de cervidés actuels européens incluses dans l'analyse.** Les codes climat sont tirés de Peel et al. (2007) qui s'appuient sur la classification climatique de Köppen-Geiger. Cfb : climat tempéré sans saison sèche, caractérisé par un été chaud. Cfc : climat tempéré sans saison sèche, caractérisé par un été froid. Dfb : climat froid, sans saison sèche, avec un été relativement chaud. Dfc : climat froid, sans saison sèche, avec un été froid. BSh : climat semi-aride de type steppe chaude. Les codes de végétation sont tirés de Ozenda et Borel, 2001 et correspondent aux végétations suivantes : 12 : toundra montagnaise orcalédonienne ; 15 : taïga centrale ; 17 : taïga atlantique sur la pente ouest des Alpes scandinaves ; 26 : forêts de chênes mixtes neutrophiles ; 81 : basse et moyenne montagnes : ceintures de végétation de colline et de montagne ; 211 : landes montagneuses écossaises ; 241 : secteur armoricain hyperhygrophile ; 252 : bois de chênes acidophiles continentaux, secteur de la Loire ; 421 : secteur polonais-biélorusse (riche en charmes) ; 731 : chênes à feuilles rondes, silicoles.

Pays	Site	coordonnées GPS, altitude, Superficie	Climat	Végétation	Cervidés étudiés et densité de population	références
Espagne	Lugar Nuevo, parc Naturel de la Sierra de Andújar	38.26 N 4.11 W	<b>méditerranéen</b> hivers humides et doux précipitations importantes au printemps et en automne (200-900 mm par an) Période estivale caractérisée par une sécheresse importante et des températures élevées entraînant la senescence pour la strate herbacée.	<b>Dehesa:</b> forêt méditerranéenne secondairement transformée en système traditionnel agro-silvo-pastoral par la gestion humaine	<i>C. elaphus</i> (23,3 ind./km <sup>2</sup> )  <i>D.dama</i> (4 ind./km <sup>2</sup> )	AZORIT C. et al. (2012) BERLIOZ E. et al. (2017)
		500 - 1290 m  10 000 ha	<b>code climat:</b> BSh	<b>code végétation:</b> 731	<b>Faune associée:</b> <i>Lynx pardinus</i>	
France	Parc régional Naturel des Bauges	45.65 N 6.17 E	<b>montagnard, alpin</b> hivers froids, étés frais et humides, changements rapides de température. Température moyenne annuelle : 7,9°C Température max. : 17,2°C (juin) Température min. : -1,1°C (janvier) La neige recouvre le sol d'octobre à mai	<b>moyenne montagne:</b> jusqu'à 1400m : forêts à 70%, <b>couvert arboré:</b> <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Abies alba</i> , <i>Alnus viridis</i> <b>Strate arbustive:</b> <i>Hedera helix</i> , <i>Corylus avellana</i> , <i>Rubus</i> sp <b>au dessus de 1400 m :</b> prairies, pâtures ouvertes <b>couvert arboré:</b> <i>Acer</i> sp, <i>Salix</i> sp, <b>Strate arbustive:</b> <i>vaccinium myrtillus</i> , <i>rhododendron ferrugineum</i> <b>à partir de 1600 m :</b> falaises et éboulis rocheux, <b>strate herbacée</b> sous forme de patches de prairie alpine	<i>C. elaphus</i> (1 ind./km <sup>2</sup> )  <i>C. capreolus</i>	REDJADJ C. et al. (2014) GAUDRY W. et al. (2015) PFAFF E. et al. (2005) www.geoportail.gouv.fr
		900 - 2217 m (Cervidés : 500-1200 m)  81 000 ha	<b>code climat:</b> Dfb	<b>code végétation:</b> 81	<b>Faune associée:</b> <i>Ovis ammon</i> <i>Rupicapra rupicapra</i> <i>Sus scrofa</i>	absence de prédateurs
	Reserve Nationale de Chasse de Chizé	46°07 N 0°25 W	<b>Climat tempéré, influence océanique et méditerranéenne</b> Hivers doux, été chauds et souvent secs Température min.: 7,8 °C Température max.: 17,2 °C Précipitations annuelles: 867,2 mm (principalement en octobre et novembre) peu/pas de neige	<b>couvert arboré:</b> <i>Quercus pubescens</i> , <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Carpinus betulus</i> , <i>Prunus avium</i> , <i>Cedrus</i> sp, <i>Pinus</i> sp <b>sous-bois:</b> <i>Crataegus monogyna</i> , <i>Acer</i> sp, <i>Cornus mas</i> , <i>Cornus sanguinea</i> , <i>Ruscus aculeatus</i> , <i>Hedera helix</i> <b>strate herbacée:</b> <i>Brachypodium pinnatu</i> , <i>Carex</i> sp, <i>Melica uniflora</i>	<i>C. capreolus</i> (20 ind./km <sup>2</sup> en 1989)	GAREL M. et al. (2010) MAIZERET C. et al. (1989) MERCERON G., VIRIOT L., BLONDEL C. (2004) PETTORELLI N. et al. (2002) NILSEN E.B. et al. (2009) TOÏGO C. et al. (2006) DEAT A. et al. (1980) www.geoportail.gouv.fr
		50-90 m  2614 ha	<b>code climat:</b> Cfb	les chênes sont dominants au nord de la réserve et les hêtres dans la zone sud, qui constitue un habitat de plus pauvre qualité  <b>code végétation:</b> 252	<b>Faune associée:</b> <i>Sus scrofa</i>  <i>Vulpes vulpes</i> <i>Meles meles</i> (pas d'activité prédatrice sur les chevreuils)	
Forêt domaniale de Chateauroux, Parc naturel régional de la Brenne	46.81 N 1.691 E	<b>Climat tempéré, influence océanique</b> saisons estivale et hivernale bien marquées Température max.:16,3°C Température min.: 7,3°C précipitations annuelles: 740 mm	<b>Forêt mixte déciduale</b>  <b>couvert arboré :</b> <i>Quercus</i> sp, associé à <i>Fagus</i> sp, <i>Carpinus</i> sp, <i>Fraxinus</i> sp <b>sous-bois:</b> de type lande atlantique	<i>C. elaphus</i> (6 ind./km <sup>2</sup> )	RENÉ C. (1960) PFAFF E. et al. (2005) http://www.meteofrance.com www.geoportail.gouv.fr	
	140 - 190 m  5000 ha	<b>code climat:</b> Cfb	<b>code végétation:</b> 252	<b>Faune associée:</b> absence de prédateurs		
Forêt de Lancosme Parc naturel régional de la Brenne	46.81 N 1.39 E	<b>Climat tempéré, influence océanique</b> saisons estivale et hivernale bien marquées Température max.:16,3°C Température min.: 7,3°C précipitations annuelles: 740 mm	<b>Forêt mixte déciduale</b>  <b>couvert arboré :</b> <i>Quercus robur</i> , <i>Quercus petraea</i> , <i>Pinus</i> <b>sous-bois:</b> de type lande atlantique: arbrisseaux à feuilles persistantes, bruyère, gânet, fougères.	<i>C. elaphus</i> (6 ind./km <sup>2</sup> )	GIOVANINI J., ROMAN-AMAT B. (1986) MUSSET R. (1937) PFAFF E. et al. (2005) http://www.meteofrance.com www.geoportail.gouv.fr	
	110 - 130 m  4000 ha	<b>code climat:</b> Cfb	<b>code végétation:</b> 252	<b>Faune associée:</b> <i>Capreolus capreolus</i> (les cervidés sont en densité élevée)	absence de prédateurs	



Tableau 3 (2/4) : Suite.

Pays	Site	coordonnées GPS, altitude, Superficie	Climat	Végétation	Cervidés étudiés et densité de population	références
France	Forêt domaniale d'Arc en Barrois	47,95 N 5.01 E	<b>Climat continental, influence océanique</b> saisons estivale et hivernale bien marquées Température moyenne annuelle : 9°C précipitations annuelles: 895-1000 mm/an (maximum en automne) Température max.:13,4°C Température min.: 6,1°C 90 jours de gel par an	<b>Forêt mixte déciduale</b>  <b>couvert arboré:</b> <i>Quercus pedunculata</i> : 52%, <i>Fagus sylvatica</i> : 21%, <i>Carpinus betulus</i> <b>strate herbacée:</b> zones plus ouvertes, clairières	<i>C. elaphus</i> (3 ind./km <sup>2</sup> )  <b>Faune associée:</b> <i>Capreolus capreolus</i>  absence de prédateurs	ALLAIN R., COMMEAU A., PICARD J.-F. (1978) PFAFF E. et al. (2005) <a href="http://www.meteofrance.com">http://www.meteofrance.com</a> <a href="http://www.geoportail.gouv.fr">www.geoportail.gouv.fr</a>
		264 - 426 m	<b>code climat:</b> Cfb	<b>code végétation:</b> 26		
		10 690 ha				
France	Forêt de Paimpont, reliquat de la forêt de Brocéliande	48.03 N 2.13 W	<b>Climat tempéré, influence océanique</b> saisons estivale et hivernale bien marquées précipitations annuelles: 695 mm/an Température max.:16,4°C Température min.: 7,9°C	<b>forêt ouverte</b> <b>couvert arboré (10-40%):</b> Forêts caducifoliées : 22% Forêts de résineux : 3% <b>strate arbustive:</b> landes, broussailles, maquis et garrigues : 30% <b>strate herbacée:</b> pelouses sèches, steppes : 4% Marais, Tourbières : 3% Eaux douces : 37%	<i>C. elaphus</i> (9 ind./km <sup>2</sup> )  <b>Faune associée:</b> absence de prédateurs	<a href="https://inpn.mnhn.fr/site/natura2000/FR5300005">https://inpn.mnhn.fr/site/natura2000/FR5300005</a>  PFAFF E. et al. (2005) <a href="http://www.meteofrance.com">http://www.meteofrance.com</a> <a href="http://www.geoportail.gouv.fr">www.geoportail.gouv.fr</a>
		60 - 256 m	<b>code climat:</b> Cfb	<b>code végétation:</b> 241		
		1 500 ha				
France	Forêt domaniale de Dourdan	48.59 N 1.99 E	<b>Climat tempéré, influence océanique</b> saisons estivale et hivernale bien marquées précipitations annuelles: 695 mm/an Température max.:15,2°C Température min.: 7,2°C	<b>forêt ouverte</b> <b>couvert arboré (10-40%):</b> 90% de chênes: <i>Quercus sessiliflora</i> , <i>Quercus pedunculata</i> 10% de pins sylvestres : <i>Pinus sylvestris</i> <b>Sous-étage:</b> <i>Rubus</i> sp., <i>Crataegus</i> sp, <i>Lonicera periclymenum</i> , <i>Carpinus betulus</i> <i>Betula verrucosa</i> , <i>Ligustrum vulgare</i> , <i>Prunus spinosa</i> , <i>Hedera helix</i> , <i>Ilex aquifolium</i> , champignons, mousses, herbacées mono et dicotylédones	<i>C. capreolus</i> (25 ind./km <sup>2</sup> )  <b>Faune associée:</b> <i>Sus Scrofa</i> <i>Cervus elaphus</i> , présents de manière irrégulière  absence de prédateurs	VINCENT J.P. et al. (1995) CRANSAC N. et al. (2001) MERCERON G. et al. (2010) PFAFF E. et al. (2005) <a href="http://www.meteofrance.com">http://www.meteofrance.com</a> <a href="http://www.geoportail.gouv.fr">www.geoportail.gouv.fr</a>
		100-160 m	<b>code climat:</b> Cfb	<b>code végétation:</b> 252		
		900 ha				
Pologne	Forêt primaire de Bialowieża (Pologne et Biélorussie)	52.41 N 23.55 E	<b>Climat continental, influence océanique</b> Température annuelle: 6,8°C température minimale (janvier): -4,5°C Température maximale (juillet): 17,1°C Précipitations annuelles: 650 mm (64% estivales) la neige recouvre le sol env. 100 jours par an	<b>Forêt naturelle tempérée de basse altitude</b> 39,3% : forêt mixte de feuillus et de conifères 34,4%: Forêt déciduale riche 12,6% forêt Aulnes + Frênes 6,2% forêt de conifères 7% habitats ouverts  <b>couvert arboré:</b> <i>Pinus sylvestris</i> : 27% <i>Picea abies</i> : 25% <i>Betula</i> ( <i>B. pendula</i> , <i>B. tubescens</i> ) : 8% <i>Alnus glutinosa</i> : 20% <i>Quercus robur</i> : 12% en moindre abondance : <i>Tilia cordata</i> , <i>Acer platanoides</i> , <i>Fraxinus excelsior</i> , <i>Populus tremula</i> , <i>Carpinus betulus</i> , <i>Ulmus</i> sp	<i>A. alces</i> (0,08 ind./km <sup>2</sup> )  <i>C. elaphus</i> (6 ind./km <sup>2</sup> )  <b>Faune associée:</b> <i>Bison bonasus</i> <i>Capreolus capreolus</i> (2 ind/km <sup>2</sup> ) <i>Sus Scrofa</i> (5,4 ind/km <sup>2</sup> )  <i>Lynx lynx</i> <i>Canis lupus</i>	MERCERON G., HOFMAN-KAMIŃSKA E., KOWALCZYK R. (2014) JĘDRZEJEWSKI W. et al. (2002) GĘBCZYŃSKA Z. (1980) BOROWIK T., WAWRZYŃIAK P., JĘDRZEJEWSKA B. (2016)
		160 - 180 m	<b>code climat:</b> Dfb	<b>code végétation:</b> 421		
Pologne	Parc naturel Knyszyńska	53.14 N 23.14 E	<b>Climat continental, influence océanique</b> Température annuelle: 6,8°C température minimale (janvier): -4,5°C Température maximale (juillet): 17,1°C Précipitations annuelles: 650 mm (64% estivales) la neige recouvre le sol env. 100 jours par an	<b>Forêt de basse altitude, mixte, dominée par les conifères</b> <b>Forêt de conifères : 81%</b>  <b>couvert arboré:</b> <i>Pinus sylvestris</i> : 70% <i>Picea abies</i> : 11% <i>Betula</i> ( <i>B. pendula</i> , <i>B. tubescens</i> ) : 7% <i>Quercus robur</i> : 6% <i>Alnus glutinosa</i> : 4% (prédomine dans les zones marécageuses, représentant 300 ha)	<i>C. elaphus</i>  <b>Faune associée:</b> <i>Bison bonasus</i> <i>Alces alces</i> <i>Sus scrofa</i> <i>Capreolus capreolus</i> (abondant)  <i>Canis lupus</i> <i>Lynx lynx</i>	KOŁOŚ A. et al. (2015) BOROWIK T., WAWRZYŃIAK P., JĘDRZEJEWSKA B. (2016) KAMOŃSKI A.K., KOŁOŚ A., BANASZUK P. (2017)
		/	<b>code climat:</b> Dfb	<b>code végétation:</b> 421		
		114 000 ha				

Tableau 3 (3/4) : Suite.

Pays	Site	coordonnées GPS, altitude, Superficie	Climat	Végétation	Cervidés étudiés et densité de population	références
Pologne	Parc National de Biebrza	53.60 N 22.82 E vallée 95-130 m 100 000 ha	<b>Climat continental, influence océanique</b> Température annuelle: 6,8°C température minimale (janvier): -4,5°C Température maximale (juillet): 17,1°C Précipitations annuelles: 650 mm (64% estivales) la neige recouvre le sol environ 100 jours par an  <b>code climat:</b> Dfb	<b>Tourbières, bois et prairies de milieu humide, végétation aquatique</b>  <b>des zones les plus élevées à la plaine d'inondation:</b> Dans les zones les plus élevées, <b>forêt de conifères</b> : <i>Pinus sylvestris</i> , <i>Abies picea</i> <b>Forêt d'aulnes ou d'aulnes et de bouleaux</b> sur sol de tourbière : <i>Alnus glutinosa</i> , <i>Betula pubescens</i> , <i>Frangula alnus</i> <b>Sous-bois de saules</b> : <i>Salix cinerea</i> , <i>Salix pentandra</i> <b>Zone ouverte de marécages, présence de bandes de forêt ouverte</b> de bouleaux : <i>Betula pubescens</i> <b>Plaine d'inondation</b> dominée par les joncs : <i>Carex appropinquata</i> , <i>Carex elata</i> , <i>Carex acuta</i> et les roseaux ( <i>Phragmites australis</i> ) au plus près de la rivière.  <b>code végétation:</b> 421	<i>A. alces</i> (1-2 ind. /km <sup>2</sup> )  <b>Faune associée:</b> Rares <i>Capreolus capreolus</i> et <i>Cervus elaphus</i> dans les zones moins humides, Bétail,  <i>Canis lupus</i>	WASSEN M.J. et al. (2006) GĘBCZYŃSKA Z., RACZYŃSKI J. (1989) KUIJPER D.P.J. et al. (2016)
	Forêt d'Augustowska	53.84 N 22.98 E 135-190 m 116 000 ha	<b>Climat continental, influence océanique</b> Température annuelle: 6,8°C température minimale (janvier): -4,5°C Température maximale (juillet): 17,1°C Précipitations annuelles: 650 mm (64% estivales) la neige recouvre le sol env. 100 jours par an  <b>code climat:</b> Dfb	<b>Forêt de basse altitude, mixte, dominée par les conifères (93%) et lacs (6%)</b>  <b>Forêt de conifères : 85% couvert arboré:</b> <i>Pinus sylvestris</i> : 77,4% <i>Picea abies</i> : 7,4% Dans les zones d'altitude plus basse : <i>Betula (B. pendula, B. tubescens)</i> : 6,5% <i>Alnus glutinosa</i> : 6,3% <i>Quercus robur</i> : 1,9%  <b>sous-étage:</b> jeunes <i>Picea abies</i> , <i>Juniperus communis</i>  <b>code végétation:</b> 421	<i>C. elaphus</i> (0,174 ind. /km <sup>2</sup> en 2005)  <b>Faune associée:</b> <i>Bison bonasus</i> <i>Alces alces</i> <i>Sus scrofa</i> <i>Capreolus capreolus</i> (abondant)  <i>Canis lupus</i> <i>Lynx lynx</i> (au Sud)	BOBEK B. et al. (2005) ZAWADZKI J., ZAWADZKA D. (2012) BOROWIK T., WAWRZYŃIAK P., JĘDRZEJEWSKA B. (2016)
Ecosse	Gaick (Highland), parc national de Cairngorms	56.94 N 4.04 W / /	<b>Climat océanique</b>  <b>code climat:</b> Cfc	<b>Plateau montagneux de haute altitude</b> collines rocailleuses non boisées <b>couvert arboré:</b> rares forêts de conifères <b>strate arbustive:</b> <i>Calluna vulgaris</i> <b>strate herbacée:</b> dominante, herbacées mono et dicotylédones  <b>code végétation:</b> 211	<i>C. elaphus</i> (0,1 ind/km <sup>2</sup> )  <b>Faune associée:</b> <i>Vulpes vulpes</i>	MITCHELL B., STAINES B.W., WELCH D. (1977)
Norvège	Kvinnherad, Parc National de Folgefonna	60.09 N 6.41 E / 113 720 ha	<b>Climat océanique côtier à continental</b> saisonnalité forte, absence de saison sèche Hiver froid et neigeux la quantité de neige augmente, la température et les précipitations diminuent à mesure que l'on s'enfonce dans les terres  <b>code climat:</b> Dfc	<b>Forêt boréale</b> <b>couvert arboré:</b> forêts déciduales et forêts de conifères <i>Pinus sylvestris</i> , <i>Picea abies</i> <b>strate herbacée:</b> principalement en été  <b>code végétation:</b> 17	<i>C. elaphus</i>  <b>Faune associée:</b> bétail (mouton)	MARTÍNEZ-JAUREGUI M. et al. (2009) MYSTERUD A. et al. (2002)
	Parc National de Hardangervidda	60.17 N 7.47 E 900-1800 m 810 000 ha	<b>Conditions climatiques alpines à sub-arctiques</b> <b>influence océanique</b> au SW (pluies et neiges plus importantes) et plus <b>continentale</b> au NE température moyenne: -1°C température maximale: 10°C (été) température minimale : -30°C (hivers) précipitations annuelles: SW: 2000 mm - NE: 700 mm vents forts  <b>code climat:</b> ET	<b>toundra alpine continentale</b> végétation alpine à nord boréale rares forêts de bouleaux dans les zones les plus basses en altitude  SW: patches de végétation de type combe à neige, fourrés de saules, tourbières NE: végétation de bruyère et de lichens, exposée aux vents  <b>code végétation:</b> 12	<i>R. tarandus</i> (0,3-0,5 ind. /km <sup>2</sup> en 1989)  <b>Faune associée:</b> rares <i>Lynx lynx</i> et <i>Gulo gulo</i>  <i>Canis lupus</i> et <i>Ursus arctos</i> visitent rarement le parc	GAARE E., SKOGLAND T. (1975) BIGNON-LAU O. et al. (2017) SKOGLAND T. (1989) FALLDORF T. (2013) BJERKETVEDT D.K. et al. (2014)

Tableau 3 (4/4) : Suite et fin.

Pays	Site	coordonnées GPS, altitude, Superficie	Climat	Végétation	Cervidés étudiés et densité de population	références
Norvège	Gausdal	61.30 N 9.85 E 850 -1000 m 4000 ha	<b>Climat continental sub-alpin</b> températures estivales relativement élevées température hivernale (Janvier): -11°C Neige profonde de février à avril	<b>forêt boréale</b> Ensemble de forêts jeunes et anciennes de <i>Betula pubescens</i> Présence de <i>Picea abies</i> dans les zones les moins élevées	<i>A. alces</i> 0,121 ind./km <sup>2</sup> en 1985-1987)	ANDERSEN R. (1991) ANDERSEN R., SAETHER B.-E. (1992)
	Knutshø, Parc national de Forollhogna	62.42 N 10.17 E 1000-1600 m 160 000 ha	<b>Conditions climatiques alpines à sub-arctiques</b> conditions comparables à celles rencontrées à Hardangervidda	<b>toundra alpine continentale</b> végétation comparable à celle rencontrée à Hardangervidda	<i>R. tarandus</i> 0,74-2,34 ind./km <sup>2</sup> en 1989)	BIGNON-LAU O. et al. (2017) SKOGLAND T. (1989) SKOGLAND T. (1984)
	Hemne	63.25 N 9.02 E 40 - 400 m (Cervidés entre 40 et 150 m principalement)	<b>climat océanique faible</b> température maximale (juillet): 14,5 °C température minimale (janvier): -2,5°C précipitations fréquentes la neige recouvre le sol 4-5 mois par an (rendant impossible l'accès à la strate herbacée)	<b>Forêt ouverte de conifères, paysage de fjords:</b> <b>couvert végétal:</b> <i>Pinus sylvestris</i> , <i>Betula ssp</i> <b>strate arbustive:</b> <i>Juniperus</i> , <i>Calluna</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> <b>strate herbacée:</b> patches d'herbacées mono et dicotylédones (origine anthropique)	<i>C. elaphus</i>	AUNE E.I. (1973) ALBON S.D., LANGVATN R. (1992)
	Målselv (Comté de Troms), Parc national de øvre Dividalen	69°06'N 18°62'E côtier à montagneux (Cervidés: 50-300 m) 75 000 ha	<b>Climat sub-continental, influence océanique</b> hiver froid, été frais, précipitations faibles, neige abondante température minimale (janvier): -9,4°C température maximale (juillet): 12,8°C précipitations moyennes annuelles: 282 mm	<b>forêt boréale :</b> <b>zone boréale (jusqu'à 700 m):</b> forêts ouvertes de bouleaux ( <i>Betula nana</i> , <i>Betula pubescens</i> ) ou mixtes bouleaux et pins, lichens, bruyères, mousses, fougères, <i>Empetrium nigrum</i> <b>zones ouvertes:</b> bouleau nain, saule, bruyère, joncs <b>zones humides:</b> marécages, saules, bruyère, mousse, graminées, joncs <b>zone alpine basse (700-1100 m):</b> bouleaux nains, <i>Empetrium nigrum</i> , bruyère <b>prairies de montagne:</b> herbacées monoetdicotylédones, lichens <b>zone alpine moyenne et haute (1100-1700 m):</b> herbes hautes de montagne, joncs	<i>A. alces</i> <b>Faune associée:</b> <i>Rangifer tarandus</i> (1,5-2 ind./km <sup>2</sup> ) <i>Ursus arctos</i> , <i>Gulo gulo</i> , <i>Lynx lynx</i> , <i>Vulpes vulpes</i> , <i>Alopex lagopus</i>	DAVIDS et al. (2006) SAETHER B.-E., ANDERSEN R. (1990) WIELGOLASKI F.E. et al. (2005)

### 3.2.2- Habitats sélectionnés

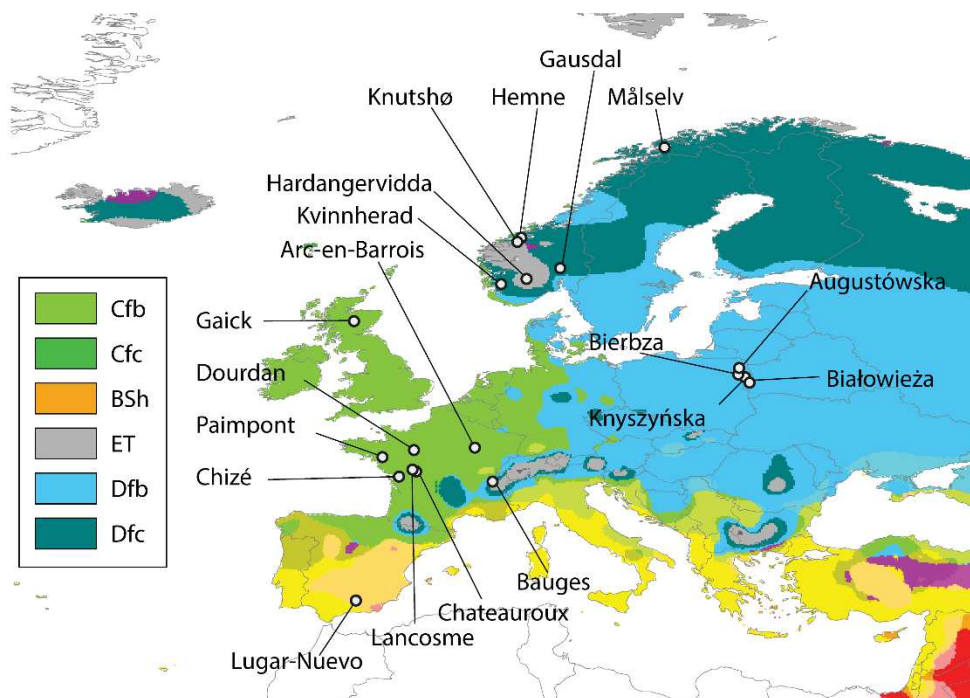
Les vingt-deux populations de cervidés étudiés ici proviennent de dix-neuf environnements (tableau 3), distribués dans cinq pays d'Europe entre 4°11 W et 23°89 E et suivant un transect sud-nord de 38° 26 N à 69°06 N (figure 4 du chapitre 2, p. 32). Les sites sont répartis entre 0 et 2217 m d'altitude. Les individus évoluent sous une large gamme de climats (Peel, Finlayson, & McMahon, 2007) et de types de végétations (Ozenda & Borel, 2000) (tableau 3). En fonction de l'habitat considéré, ils ne subissent pas les mêmes pressions de prédation et présentent des densités de populations très différentes. De plus, certains habitats sont plus riches en taxa d'ongulés que d'autres, ce qui impacte potentiellement les stratégies alimentaires des cervidés. Un important travail bibliographique (tableau 3) a permis de réunir, quand celles-ci étaient disponibles dans la littérature, ces informations pour les dix-neuf habitats dont il est question dans ce chapitre (**Albon & Langvatn, 1992 ; Forêt domaniale d'Arc-en-Barrois: Allain et al., 1978 ; Gausdal: Andersen, 1991 ; Andersen & Saether, 1992 ; Hemne: Aune, 1973 ; Lugar-Nuevo: Azorit et al., 2012 ; Bignon-Lau et al., 2017 ; Bjerketvedt, Reimers, Parker, & Borgstrøm, 2014 ; Forêt d'Augustowska: Bobek et al., 2005 ; Borowik et al., 2013 ; Borowik, Wawrzyniak, & Jędrzejewska, 2016 ; Borowik et al., 2016 ; Cransac et al., 2001 ; Målselv (Comté de Troms): Davids, Gwynn, & Dowdall, 2006 ; Deat, Mauget, Mauget, Maurel, & Sempere, 1980 ; Falldorf, 2013 ; Parc national de Hardangervidda: Gaare et al., 1975 ; Garel et al., 2010 ; Gaudry et al., 2015 ; Z. Gębczyńska, 1980 ; Gębczyńska & Raczyński, 1989 ; Forêt de Lancosme: Giovanini & Roman-Amat, 1986 ; Forêt de Białowieża: Jędrzejewski et al., 2002 ; Kamocki, Kołos, & Banaszuk, 2017 ; Parc naturel de Knyszyńska: Kołos, Wołkowycki, Banaszuk, & Kamocki, 2015 ; Kuijper et al., 2016 ; Chizé: Maizeret et al., 1991, 1989 ; Kvinnherad: Martínez-Jauregui et al., 2009 ; Gaick: Mitchell et al., 1977 ; Musset, 1937 ; Mysterud et al., 2002 ; Nilsen et al., 2009 ; Pettorelli et al., 2002 ; Pfaff, Klein, Saint-Andrieux, & Guibert, 2005 ; Pfaff et al., 2005, 2005, 2005, Forêt de Paimpont: 2005, 2005 ; Les Bauges: Redjadj et al., 2014 ; Forêt domaniale de Châteauroux: René, 1960 ; Knutshø: Skogland, 1984, 1989, 1989 ; Toïgo, Gaillard, Van Laere, Hewison, & Morellet, 2006 ; Forêt de Dourdan: Vincent et al., 1995 ; Parc national de Bierbza: Wassen et al., 2006 ; Zawadzki & Zawadzka, 2012).** Les facteurs « données climatiques »,

« altitude », « végétation locale », « densité de population » et « pression de prédation » étaient relativement bien documentées dans la littérature concernant les habitats étudiés ici. J'ai identifié des catégories au sein de chacun de ces facteurs environnementaux, afin de comprendre leur impact sur les valeurs de texture de micro-usure dentaire de *Cervus elaphus*. Cela m'a permis de caractériser au mieux les particularités environnementales de chacun des habitats de *Cervus elaphus* considérés ici.

Pour les données climatiques, je me suis appuyée sur le travail de Peel et al. (2007) dans lequel les auteurs proposent une carte climatique mondiale basée sur des données de précipitations et de

**Tableau 4: Correspondance des codes climats utilisés dans l'étude, basés sur la classification climatique de Köppen-Geiger. Ces informations sont tirées de Peel et al. (2007).**

Code climat	description
Cfb	climat tempéré sans saison sèche, caractérisé par un été chaud
Cfc	climat tempéré sans saison sèche, caractérisé par un été froid
BSh	climat semi-aride de type steppe chaude
ET	climat polaire de toundra
Dfb	climat froid, sans saison sèche, avec un été relativement chaud
Dfc	climat froid, sans saison sèche, avec un été froid



**Figure 9: Contexte climatique des 19 environnements considérés (modifié d'après Peel et al., 2007).**  
 Cfb : climat tempéré sans saison sèche, caractérisé par un été chaud.  
 Cfc : climat tempéré sans saison sèche, caractérisé par un été froid.  
 Dfb : climat froid, sans saison sèche, avec un été relativement chaud.  
 Dfc : climat froid, sans saison sèche, avec un été froid.  
 BSh : climat semi-aride de type steppe chaude.  
 ET : climat polaire de toundra.

températures mensuelles enregistrées durant plusieurs dizaines d'années (figure 9 et tableau 4). Ainsi,



dans la présente étude, le facteur climat comprend cinq modalités parmi celles classiquement utilisées dans la classification climatique de Köppen-Geiger.

La végétation a été caractérisée à une échelle locale (les codes de végétation établis par Ozenda & Borel, 2000 [figure 4 du chapitre 2, p. 32 et tableau 3] étaient à des échelles géographiques trop larges par rapport au signal local apporté par l'analyse texturale). Sept catégories ont ainsi été établies sur la base du type de végétation majoritaire dans l'habitat : la lande, la dehesa, la forêt mixte, la forêt de conifères, la forêt ouverte (caractérisée par un couvert arboré inférieur à 40%), l'habitat montagnard et la taïga (tableau 3).

Pour l'altitude des différents habitats, quatre catégories ont été identifiées, en fonction de la gamme d'altitudes préférentiellement fréquentée par les cervidés (tableau 3). Ainsi, la catégorie basse (<250 m) inclut les populations polonaises (Białowieża, Bierbza, Augustowska, Knyszyńska), les populations françaises de Paimpont, Châteauroux, Lancosme, et les populations norvégiennes de Kvinnherad et Hemne. L'altitude moyenne inférieure (250-450 m) correspond uniquement aux cerfs d'Arc-en-Barrois. L'altitude moyenne supérieure (450-1000 m) inclut les populations des Bauges et de Lugar-Nuevo. Enfin, l'altitude haute (>1000 m) comprend le site écossais de Gaick. Le choix de ces catégories a été effectué afin de refléter au mieux les différences d'habitats.

La densité de population a été divisée en 5 catégories établies par mes soins afin de représenter au mieux l'effet de densités très faibles à très fortes sur le comportement alimentaire des populations de cervidés étudiées (tableau 3) : densité inférieure à 1 individu au km<sup>2</sup>, densité entre 1 et 2, densité entre 2 et 5, 5 et 10 et enfin densité supérieure à 10 individus par km<sup>2</sup>.

Dans les environnements étudiés ici, plusieurs prédateurs ont un impact plus ou moins important sur les populations de cervidés (tableau 3). Il s'agit de l'ours (*Ursus arctos*), du loup (*Canis lupus*), du lynx (*Lynx lynx*), du glouton (*Gulo gulo*). Le renard (*Vulpes vulpes*) et le renard polaire (*Alopex lagopus*) ont une activité prédatrice sur les juvéniles (Mitchell et al., 1977). La pression de prédation a été définie en quatre catégories : « pression nulle », « pression faible », « pression moyenne » et « pression

relativement forte ». Elle ne tient pas compte de la prédation par l'homme, qui n'est pas facile à estimer en termes d'intensité. L'effet de l'anthropisation des milieux est discuté dans la suite de ce chapitre.

Entre les habitats des populations étudiées, il existe des différences de diversité et d'abondance d'autres espèces d'herbivores. Ceux-ci entrent potentiellement en compétition pour les mêmes ressources. Malheureusement, l'impact de ce facteur sur les textures de micro-usure dentaire des cervidés n'a pas pu être testé en raison du caractère trop lacunaire des informations disponibles dans la littérature.

### **3.2.3- Méthode**

Après un nettoyage de la facette d'intérêt à l'acétone, celle-ci a été moulée puis scannée selon le protocole présenté dans le chapitre 2 (figure 7 du chapitre 2, p. 67). La complexité (Asfc), l'anisotropie (epLsar) et l'hétérogénéité de la complexité à 9 et à 81 cellules (HASfc 9 et 81) sont les principaux paramètres texturaux permettant de différencier les caractéristiques des régimes alimentaires des herbivores. L'échelle de complexité maximale (Smc) et le volume de remplissage textural (Tfv), dont l'interprétation est moins aisée, apportent des nuances entre régimes alimentaires proches (chapitre 2). Les facettes dentaires des spécimens qui avaient fait l'objet de publications antérieures (Merceron et al., 2010, 2014) ont été à nouveau scannées. Les résultats obtenus dans le cadre de ce travail peuvent présenter des différences de valeurs des paramètres texturaux avec ceux de ces études. Cela est dû à l'effet combiné de l'utilisation d'un matériel d'acquisition différent, du fait qu'il est statistiquement impossible de scanner deux fois la facette dentaire d'un même individu exactement au même endroit et du fait de l'application d'un protocole d'analyse modifié (Merceron, Ramdarshan, et al., 2016) par rapport au protocole classique (R. S. Scott et al., 2006). En effet, au vu des résultats de Merceron et al. (2016), j'ai fait ici le choix de travailler sur des surfaces de 200x200  $\mu\text{m}$  et non plus sur la médiane de quatre sous-surfaces de 100x140  $\mu\text{m}$ , comme classiquement pratiqué jusqu'alors. Ceci peut expliquer les légères variations entre les résultats des cervidés de Lugar-Nuevo, Knutshø et

Hardangervidda dans ce chapitre et dans le chapitre 4 et l'annexe 9 (p. a-62 à p. a-71) qui correspondent à des analyses effectuées plus tôt au cours de la rédaction de ce manuscrit.

### 3.2.4- Traitement statistique

Les analyses statistiques ont été effectuées avec le logiciel libre R (R version 3.4.1, The R Foundation for Statistical Computing) à l'aide des packages « vegan », « ape », « dunn.test » et « RVAideMemoire » (Dinno, 2017 ; Hervé, 2017 ; Oksanen et al., 2013 ; Paradis, Claude, & Strimmer, 2004). Les moyennes et leur erreur-type ont été calculées pour chacune des populations incluses dans l'analyse (tableau 5). Afin de tenir compte de l'impact de l'appartenance des spécimens à l'une ou l'autre des espèces, j'ai effectué une première analyse de variance multivariée (MANOVA) non paramétrique de type I (traitement séquentiel des facteurs explicatifs, dans le cadre d'un jeu de données équilibré ; Hervé, 2017) avec permutations ( $p=999$ ) à deux facteurs hiérarchisés (espèce et population emboîtés ; Hervé, 2011) sur l'ensemble des paramètres texturaux (Asfc, epLsar, Smc, HASfc 9, HASfc 81, Tfv). En effet, les données ne remplissaient pas les conditions requises pour l'application de MANOVAs paramétriques. Le  $R^2$  obtenu (tableau 7) constitue un indicateur de la quantité de variance expliquée par le facteur explicatif considéré. Dans un second temps, j'ai effectué des tests de comparaison par paire d'espèces et par paire de populations de cervidés à l'aide du test de Dunn. Celui-ci permet d'identifier les paramètres texturaux responsables des différences entre espèces et entre populations (tableau 6). Il permet également de savoir entre quels couples d'espèces (cases colorées, tableau 8) et de populations (cases colorées, tableau 9) sont situées les différences significatives. Afin de comprendre l'impact des facteurs environnementaux sur les valeurs de texture de micro-usure dentaire de *Cervus elaphus*, l'espèce la plus représentée dans ce travail, j'ai ensuite effectué plusieurs MANOVAs non paramétriques de type I à un facteur avec permutations ( $p=999$ ) (tableau 7). En effet l'hétérogénéité des données concernant les facteurs environnementaux (certaines informations étaient non disponibles dans la littérature ; voir le tableau 3 et les effectifs disponibles pour chaque facteur environnemental dans le tableau 5) rendait difficile une MANOVA incluant tous



ces facteurs environnementaux. A la suite de cela, j'ai effectué des tests de Kruskal-Wallis afin d'identifier les paramètres texturaux impliqués dans les différences de texture significatives identifiées à l'issue des MANOVAs. Comme précédemment, des tests de Dunn m'ont permis d'identifier quels paramètres texturaux étaient impliqués dans les différences entre populations de *Cervus elaphus*, et entre quelles paires de populations se situaient les différences significatives (tableaux 10 à 13).

Pour chacune des populations représentées par des spécimens abattus à différentes saisons (annexe 10, p. a-72 à p. a-73), une MANOVA non paramétrique à un facteur avec permutations ( $P=100$ ) a été mise en œuvre afin de mettre en évidence d'éventuelles différences de texture de la micro-usure dentaire entre les saisons (jf : janvier-février ; ma : mars-avril ; mj : mai-juin ; juillet-août ; so : septembre-octobre ; nd : novembre-décembre). Lorsqu'il existait des différences significatives entre saisons, des tests de Kruskal-Wallis ont permis de mettre en évidence les paramètres texturaux responsables de ces différences. Des tests de Dunn ont ensuite permis de montrer entre quelles paires de saisons se situaient ces différences. Les résultats de ces analyses sont résumés dans les tableaux 14 et 15.

### 3.3- RESULTATS

#### 3.3.1- Différences entre espèces (figure 10-a, tableaux 5 à 8)

**Tableau 5: Effectif, moyenne et erreur-type de la moyenne pour les populations de cervidés actuels européens incluses dans l'analyse et pour chacune des modalités des facteurs environnementaux testés pour le cerf élaphe, pour les six paramètres texturaux analysés. err. t. : erreur-type. Cfb : climat tempéré sans saison sèche, caractérisé par un été chaud. Cfc : climat tempéré sans saison sèche, caractérisé par un été froid. Dfb : climat froid, sans saison sèche, avec un été relativement chaud. Dfc : climat froid, sans saison sèche, avec un été froid. BSh : climat semi-aride de type steppe chaude. Densité : en nombre d'individus par km<sup>2</sup>.**

espèce	pays	population	N.	Asfc		epLsar (x10 <sup>3</sup> )		Smc		Hasfc 9		Hasfc 81		Tfv		
				Moyenne	err. t.	Moyenne	err. t.	Moyenne	err. t.	Moyenne	err. t.	Moyenne	err. t.	Moyenne	err. t.	
<i>Alces alces</i>	Pologne	Białowieża	10	2.646	0.772	2.990	0.822	0.729	0.164	0.593	0.111	1.204	0.216	33501.1	4876.6	
		Bierbza	45	4.096	0.489	2.196	0.231	2.168	0.585	0.686	0.074	1.614	0.157	28851.0	2581.9	
	Norvège	Gausdal	62	2.251	0.357	3.302	0.297	4.077	2.594	0.748	0.157	1.453	0.205	20262.1	2210.2	
		Målselv	59	1.787	0.158	2.871	0.276	2.610	1.470	0.541	0.045	1.247	0.124	24376.5	2096.1	
<i>Capreolus capreolus</i>	France	A. <i>alces</i>	176	2.590	0.201	2.857	0.160	2.907	1.046	0.654	0.061	1.411	0.093	24589.6	1294.7	
		Bauges	18	2.614	0.587	6.053	0.552	0.398	0.113	0.569	0.054	1.289	0.144	36152.8	4490.7	
		Dourdan	84	1.638	0.080	5.808	0.252	14.662	6.343	0.463	0.032	0.840	0.049	33275.2	1656.1	
		Chizé	26	1.991	0.298	4.495	0.540	28.424	19.435	0.615	0.114	1.043	0.117	38332.1	3504.7	
<i>Cervus elaphus</i>	Espagne	<i>C. capreolus</i>	128	1.847	0.117	5.576	0.217	15.451	5.734	0.509	0.033	0.944	0.046	34707.1	1442.6	
		Lugar-Nuevo	116	1.237	0.052	5.440	0.222	3.407	1.549	0.351	0.017	0.741	0.031	37549.9	1315.7	
		Bauges	22	1.341	0.122	6.051	0.550	5.065	2.312	0.551	0.101	0.887	0.116	37020.4	2094.9	
	France	Châteauroux	29	2.198	0.150	4.145	0.364	5.049	3.283	0.454	0.038	0.886	0.069	42347.6	2743.3	
		Lancosme	26	2.302	0.260	3.733	0.346	27.707	8.194	0.528	0.070	0.964	0.090	41665.5	2023.4	
		Arc en Barrois	12	1.289	0.110	4.450	0.468	1.270	0.578	0.268	0.020	0.551	0.044	25718.9	3578.3	
	Pologne	Paimpont	20	1.932	0.250	3.855	0.631	0.401	0.051	0.471	0.062	1.208	0.132	36934.7	2334.6	
		Białowieża	23	2.905	0.374	2.813	0.323	2.308	1.503	0.474	0.124	0.966	0.098	42145.1	2224.9	
		Knyszynska	20	1.593	0.129	4.715	0.372	2.361	1.164	0.361	0.025	0.811	0.049	40624.7	2377.6	
		Augustowska	18	1.905	0.173	4.284	0.504	37.725	36.155	0.308	0.025	0.673	0.053	43587.8	1487.3	
		Ecosse	Gaick	35	1.496	0.083	5.203	0.381	12.440	5.222	0.417	0.036	0.819	0.044	34147.4	1980.2
		Norvège	Kvinnherad	60	2.130	0.202	3.854	0.307	2.026	0.551	0.416	0.029	0.885	0.047	31323.5	1815.6
Hemne	59		1.770	0.183	3.726	0.363	3.776	1.246	0.399	0.029	0.869	0.051	30973.7	1763.0		
<i>Dama dama</i>	Espagne	<i>C. elaphus</i>	440	1.746	0.055	4.503	0.117	6.718	1.707	0.407	0.013	0.842	0.019	36357.7	638.5	
		Lugar-Nuevo	48	1.845	0.162	2.676	0.265	2.566	0.750	0.508	0.033	1.106	0.066	38969.4	1829.9	
<i>Rangifer tarandus</i>	Norvège	<i>D. dama</i>	48	1.845	0.162	2.676	0.265	2.566	0.750	0.508	0.033	1.106	0.066	38969.4	1829.9	
		Hardangervidda	69	2.441	0.141	3.008	0.199	6.111	4.086	0.496	0.041	0.906	0.053	41940.1	1233.4	
		Knutshø	52	1.838	0.094	4.011	0.270	8.353	3.014	0.421	0.027	0.771	0.043	38338.0	1607.8	
<i>Facteurs environnementaux</i>	Climat (N=440)	<i>R. tarandus</i>	121	2.182	0.094	3.439	0.168	7.075	2.658	0.464	0.026	0.848	0.036	40392.1	995.1	
		BSh	116	1.237	0.052	5.440	0.222	3.407	1.549	0.351	0.017	0.741	0.031	37549.9	1315.7	
		Cfb	87	2.043	0.114	3.997	0.223	10.231	2.926	0.455	0.029	0.937	0.051	38605.8	1426.8	
		Cfc	35	1.496	0.083	5.203	0.381	12.440	5.222	0.417	0.036	0.819	0.044	34147.4	1980.2	
		Dfb	83	1.957	0.135	4.448	0.255	10.733	7.865	0.431	0.045	0.844	0.045	40733.3	1074.2	
	Végétation (N=440)	Dfc	119	1.952	0.137	3.791	0.237	2.894	0.679	0.407	0.020	0.877	0.034	31150.1	1260.5	
		Lande rocailleuse	35	1.496	0.083	5.203	0.381	12.440	5.222	0.417	0.036	0.819	0.044	34147.4	1980.2	
		Dehesa	116	1.237	0.052	5.440	0.222	3.407	1.549	0.351	0.017	0.741	0.031	37549.9	1315.7	
		Forêt de conifères	90	1.759	0.119	4.033	0.254	9.784	6.741	0.374	0.019	0.821	0.034	35304.3	1325.8	
		Forêt mixte	97	2.288	0.139	3.726	0.193	10.391	2.842	0.456	0.040	0.884	0.044	39881.6	1402.3	
	Densité (N=301)	Forêt ouverte	20	1.932	0.250	3.855	0.631	0.401	0.051	0.471	0.062	1.208	0.132	36934.7	2334.6	
		Montagne	22	1.341	0.122	6.051	0.550	5.065	2.312	0.551	0.101	0.887	0.116	37020.4	2094.9	
		Taïga	60	2.130	0.202	3.854	0.307	2.026	0.551	0.416	0.029	0.885	0.047	31323.5	1815.6	
		< 1	53	1.635	0.084	4.891	0.307	21.027	12.636	0.380	0.026	0.770	0.035	37353.6	1524.2	
		entre 1 et 2	22	1.341	0.122	6.051	0.550	5.065	2.312	0.551	0.101	0.887	0.116	37020.4	2094.9	
		entre 2 et 5	12	1.289	0.110	4.450	0.468	1.270	0.578	0.268	0.020	0.551	0.044	25718.9	3578.3	
		entre 5 et 10	98	2.337	0.133	3.664	0.209	9.469	2.627	0.482	0.038	0.991	0.048	41014.4	1203.7	
		> 10	116	1.237	0.052	5.440	0.222	3.407	1.549	0.351	0.017	0.741	0.031	37549.9	1315.7	
Pression de prédation (N=321)	pression nulle	109	1.901	0.098	4.412	0.223	9.188	2.386	0.474	0.031	0.927	0.047	38285.8	1212.4		
	pression faible	35	1.496	0.083	5.203	0.381	12.440	5.222	0.417	0.036	0.819	0.044	34147.4	1980.2		
	pression moyenne	116	1.237	0.052	5.440	0.222	3.407	1.549	0.351	0.017	0.741	0.031	37549.9	1315.7		
	pression forte	61	2.180	0.171	3.870	0.249	12.776	10.681	0.388	0.048	0.829	0.045	42072.3	1216.1		

Tableau 7: Résultats des analyses de variances multivariées effectuées sur l'ensemble du jeu de données ("Phylogénie") et sur le jeu de données de cerfs élaphe ("Facteurs environnementaux"). Le R<sup>2</sup> est un indicateur de la variance expliquée par le facteur testé. Les différences significatives sont mises en évidence en gras.

MANOVAs	jeu de données	facteur	Ddl	SC	CM	F	R <sup>2</sup>	valeur p
Facteurs environnementaux	<i>Cervus elaphus</i>	Climat	4	1,2985	0,32462	6,7864	0,05874	<b>0,001</b>
		Végétation	6	0,7745	0,129088	2,6202	0,3504	<b>0,004</b>
		Altitude	3	0,3122	0,104081	2,0822	0,01412	0,052
		Densité de population	4	0,5318	0,132956	3,0381	0,03944	<b>0,006</b>
		Pression de prédation	3	0,3435	0,114489	2,6739	0,02468	<b>0,01</b>
"Phylogénie"	5 taxons de Cervidés	espèce	4	5.874	1.46862	19.0391	0.0755	<b>0.001</b>
		espèce x population	17	3.202	0.18833	2.4414	0.04115	<b>0.001</b>
		Résidu	891	68.729	0.07714		0.88335	
		Total	912	77.805			1	

Les résultats de la MANOVA de type I hiérarchisée avec permutations mettent en évidence des différences de texture significatives entre les espèces (tableau 7, p=0.001). Le R<sup>2</sup> obtenu pour le facteur « espèce » à l'issue de la MANOVA est faible (tableau 7 : 0.0755) ce qui indique que seulement 7,55%

de la variance observée peut être expliquée par l'appartenance à l'une ou l'autre des espèces. Les tests de comparaison par paire d'espèces sont significatifs pour toutes les paires (cases colorées du tableau 8, figure 10-a). Les tests de Kruskal-Wallis ont permis de montrer que tous les paramètres texturaux sont impliqués dans ces différences entre espèces (tableau 6 : p<0,001 dans tous les cas) et d'identifier, pour chaque paire d'espèces, le ou les paramètres texturaux responsable(s) de ces différences interspécifiques (tableau 8). Les valeurs des paramètres texturaux sont présentées pour l'ensemble des populations étudiées dans le tableau 5.

Tableau 6: Résultats des tests de Kruskal-Wallis permettant d'identifier les paramètres texturaux responsables des différences significatives entre espèces et entre populations. Les différences significatives sont mises en évidence en gras. Asfc : complexité ; epLsar : anisotropie ; HAsfc 9 : hétérogénéité de la complexité à 9 cellules ; HAsfc 81 : hétérogénéité de la complexité à 81 cellules ; Tfv : volume de remplissage textural.

		Chi2	ddl	p-value
espèce	Asfc	34.746	4	<b>&lt;0,001</b>
	epLsar	128.75	4	<b>&lt;0,001</b>
	Smc	21.426	4	<b>&lt;0,001</b>
	HAsfc 9	44.009	4	<b>&lt;0,001</b>
	HAsfc 81	59.792	4	<b>&lt;0,001</b>
	Tfv	85.037	4	<b>&lt;0,001</b>
population	Asfc	158.7	21	<b>&lt;0,001</b>
	epLsar	201.8	21	<b>&lt;0,001</b>
	Smc	165.77	21	<b>&lt;0,001</b>
	HAsfc 9	83.271	21	<b>&lt;0,001</b>
	HAsfc 81	126.39	21	<b>&lt;0,001</b>
	Tfv	144.73	21	<b>&lt;0,001</b>

La complexité (Asfc) de *Capreolus capreolus* est de 1,85 (tableau 5 ; figure 10-a) ce qui le distingue de *Rangifer tarandus* et *Alces alces* (respectivement 2,18 et 2,59). Son anisotropie (epLsar=  $5,58 \times 10^{-3}$ ) le

**Tableau 8: Résultats des tests de Dunn permettant d'identifier les paires d'espèces qui diffèrent (identifiées par des cases bleutées) et les paramètres texturaux responsables de ces différences. 1 : complexité (Asfc), 2 : anisotropie (epLsar), 3 : échelle de complexité maximale (Smc), 4 : hétérogénéité de la complexité à 9 cellules (HASfc 9), 5 : hétérogénéité de la complexité à 81 cellules (HASfc 81), 6 : volume de remplissage textural (Tfv).**

	A. alces	C. capreolus	C. elaphus	D. dama
C. capreolus	1-3, 5, 6			
C. elaphus	1-6	2-5		
D. dama	3, 6	2, 5, 6	2, 4, 5	
R. tarandus	1-6	1-3, 6	1-3, 6	1, 2, 4, 5

distingue significativement des quatre autres cervidés (*Alces alces* :  $2,86 \times 10^{-3}$  ; *Cervus elaphus* :  $4,50 \times 10^{-3}$  ; *Dama dama* :  $2,68 \times 10^{-3}$  ; *Rangifer tarandus* :  $3,44 \times 10^{-3}$ ). L'hétérogénéité de la complexité à 9 cellules est significativement différente entre *Capreolus capreolus* et *Cervus elaphus* (HASfc 9 ; respectivement 0,51 et 0,41). L'hétérogénéité de la complexité à 81 cellules (HASfc 81) permet de distinguer *Capreolus capreolus* (HASfc 81=0,94) de *Dama dama*, *Cervus elaphus* et *Alces alces* (respectivement 1,11, 0,84 et 1,41). L'échelle de complexité maximale est significativement plus élevée chez *Capreolus capreolus* (Smc= 15,45) que chez *Alces alces* (Smc = 2,91), *Cervus elaphus* (Smc=6,72) et *Rangifer tarandus* (Smc =7,08). Le volume de remplissage textural de *Capreolus capreolus* (Tfv= 34707,1) est significativement plus faible que celui de *Dama dama* (Tfv= 38969,4) et *Rangifer tarandus* (Tfv= 40392,1). Il est plus élevé que celui d'*Alces alces* (Tfv= 24589,6).

*Cervus elaphus* (tableau 5 : Asfc : 1,75 ; epLsar :  $4,50 \times 10^{-3}$  ; Smc : 6,72 ; HASfc 9 : 0,41 ; HASfc 81 : 0,84 ; Tfv :36357,7) se distingue d'*Alces alces* (Asfc : 2,59 ; epLsar :  $2,86 \times 10^{-3}$  ; Smc : 2,91 ; HASfc 9 : 0,65 ; HASfc 81 : 1,41 ; Tfv : 24589,6) par l'ensemble de ses paramètres texturaux. Seule l'hétérogénéité de la complexité (HASfc 9 et HASfc 81) ne permet pas de différencier *Cervus elaphus* (HASfc 9=0,41 ; HASfc 81=0,84) de *Rangifer tarandus* (HASfc 9=0,46 ; HASfc 81=0,85). *Dama dama* et *Cervus elaphus* se distinguent par leur anisotropie (epLsar, respectivement  $2,68 \times 10^{-3}$  et  $4,50 \times 10^{-3}$ ), leur hétérogénéité de la complexité à 9 cellules (HASfc 9 ; respectivement 0,51 et 0,41) et leur hétérogénéité de la complexité à 81 cellules (HASfc 81 ; respectivement 1,11 et 0,84).

		<i>A. alces</i>				<i>C. capreolus</i>				<i>C. elaphus</i>								<i>D. dama</i>	<i>R. t.</i>				
		Białowieża	Bierbza	Gausdal	Målselv	Bauges	Chizé	Dourdan	Arc-en-Barrois	Augustowska	Bauges	Białowieża	Chateauroux	Gaick	Hemne	Knyszyńska	Kvinnherad	Lancosme	Lugar-Nuevo	Paimpont	Lugar-Nuevo	Hardangervidda	Knutshø
<i>A. alces</i>	Bierbza	-	-																				
	Gausdal	1, 6	1-6	-																			
	Målselv	1	1, 3, 5	-	-																		
<i>C. capreolus</i>	Bauges	2, 3	1-3, 6	2, 3, 6	2, 3, 6	-																	
	Chizé	2	1-3, 5, 6	2, 3, 6	2, 3, 6	2	-																
	Dourdan	2, 3, 5	1, 2, 4, 5	2, 3, 5, 6	2, 3, 5, 6	3, 4, 5	2, 3, 5	-															
<i>C. elaphus</i>	Arc-en-Barrois	1, 2, 4, 5	1, 2, 4, 5	2, 4, 5	2, 4, 5	1, 3-6	4, 5, 6	3-6	-														
	Augustowska	3-6	1, 2, 4-6	1-6	2-6	2-5	3-6	2, 4, 6	1, 6	-													
	Bauges	1, 2, 5	1-3, 5, 6	2, 5, 6	2, 5, 6	1, 3, 5	2, 3	3	4-6	1-4, 6	-												
	Białowieża	4	1, 3-6	1, 4, 6	1, 4, 6	2-5	1, 2, 4	1-3, 6	1, 2, 4-6	2, 3, 5	1, 2, 4	-											
	Chateauroux	-	1-6	1, 2, 6	1, 2, 6	2, 3, 5	1, 3	1-3, 6	1, 4-6	3-5	1, 2	2	-										
	Gaick	1-3, 5	1, 2, 4, 5	2, 3, 5, 6	2, 3, 5, 6	3-5	3	-	3-6	4, 6	3	1-3, 6	1, 3, 6	-									
<i>C. elaphus</i>	Hemne	1, 3-5	1, 2, 4, 5	3-6	2-6	2-5	3-6	2	3-5	1, 5, 6	2, 3, 4, 6	1, 3, 6	1, 3, 6	2	-								
	Knyszyńska	2-4	1-6	2-6	2-6	3-5	3, 4	6	3-6	-	3, 4	1-3	1, 3	6	2, 6	-							
	Kvinnherad	-	1, 2, 4-6	1, 3, 4, 6	2-4, 6	2-5	3, 4	2	1, 4, 5	4-6	1-4	1-3, 6	1, 3, 6	2	1	2, 6	-						
	Lancosme	3, 6	1-6	1, 3, 6	1-3, 6	2-5	1, 3	1-3, 6	1, 3-6	3-5	1-3	3	3	1-3, 6	1, 3, 6	3	3, 6	-					
	Lugar-Nuevo	1, 2, 4, 5	1, 2, 4-6	1-6	1-6	1, 3-5	1-5	1, 3, 4, 6	2, 3, 5	5, 6	1, 6	4	1, 2, 5	1, 2, 4, 5	1, 3-6	1-6	1, 3	1, 2, 4-6	-				
<i>D. dama</i>	Paimpont	3	1-3, 6	3, 6	3, 6	2	-	2, 3, 5	3-6	3-6	1-3, 5	1, 3	3, 5	2, 3, 5	3, 5, 6	3, 5	3, 5	3, 5	1-5	-			
<i>D. dama</i>	Lugar-Nuevo	-	1, 5, 6	3, 6	3, 6	2, 3	2, 3	2, 4-6	2, 4-6	2, 4, 5	1, 2, 5	1, 3, 4	1, 2, 5	2, 4-6	2, 4-6	2, 4, 5	4-6	2, 3	1, 2, 4, 5	2, 3	-		
<i>R. tarandus</i>	Hardangervidda	5, 6	1, 2, 4-6	1, 3, 5, 6	1, 3, 5, 6	1-5	1-3	1-3, 6	1, 2, 4-6	2, 4, 5	1, 2	-	2	1, 2, 6	1, 3, 4, 6	1-3	1, 2, 6	3	1, 2, 4, 5	1, 3, 5	1, 5	-	
	Knutshø	3, 5	1-6	1-3, 5, 6	1-3, 5, 6	2-5	3, 5	2, 3, 6	1, 3-6	4, 6	1-3	2, 3, 5	3	1-3	1, 3, 6	-	3, 5, 6	5	1-4	3, 5	2-5	1-3	-

**Tableau 9: Différences de texture de la micro-usure dentaire entre populations de cervidés actuels européens.** Les différences significatives de texture sont identifiées par des cases colorées : orangées pour les différences entre populations au sein de chaque espèce, vertes pour les différences entre populations sympatriques, bleues pour les différences entre populations occupant des habitats différents et appartenant à des espèces différentes. 1 : complexité (Asfc), 2 : anisotropie (epLsar), 3 : échelle de complexité maximale (Smc), 4 : hétérogénéité de la complexité à 9 cellules (HASfc 9), 5 : hétérogénéité de la complexité à 81 cellules (HASfc 81), 6 : volume de remplissage textural (Tfv). R. t. : Rangifer tarandus.

*Alces alces* est significativement différent de *Rangifer tarandus* (tableau 5 : Asfc : 2,18 ; epLsar :  $3,44 \times 10^{-3}$  ; Smc : 7,08 ; HASfc 9 : 0,46 ; HASfc 81 : 0,85 ; Tfv : 40392,1) par l'ensemble de ses paramètres texturaux.

Il se distingue de *Dama dama* par les paramètres d'échelle de complexité maximale (Smc) et de volume de remplissage textural (Tfv) (respectivement 2,91 et 2,57 pour Smc ; 24589,6 et 38969,4 pour Tfv).

Enfin, *Rangifer tarandus* et *Dama dama* diffèrent par tous les paramètres texturaux exceptés l'échelle de complexité maximale (Smc) et le volume de remplissage textural (Tfv).

### **3.3.2- Différences entre populations conspécifiques (figures 10-b et 11, tableaux 5, 6, 7 et 9)**

De la même manière que pour les espèces, la première MANOVA a également permis de mettre en évidence des différences entre populations (tableau 7,  $p= 0,001$ ). Les comparaisons par paire de populations ont permis d'identifier de nombreuses différences significatives de texture de micro-usure dentaire (cases colorées, tableau 9). Il existe non seulement des différences texturales entre populations au sein de chaque espèce, colorées en orangé, mais également des différences entre populations appartenant à des habitats et des espèces différents identifiées par des cases bleutées. Les différences significatives entre populations sympatriques sont identifiées en vert. Les tests de Dunn ont permis de mettre en évidence l'implication des six paramètres texturaux dans les différences inter-populationnelles (tableau 6 :  $p<0,001$  dans tous les cas) et d'identifier entre quelles paires de populations ces différences significatives se situaient (tableau 9). La distribution des spécimens au sein de chaque population de cervidés actuels étudiée est présentée dans l'annexe 7-a (pages a-44 à a-51).

Les valeurs moyennes des paramètres texturaux des cervidés étudiés ici sont comparées entre elles et avec les valeurs obtenues par Scott (2012) pour les bovidés africains. Ainsi, l'ensemble des populations d'*Alces alces* est caractérisé par des valeurs d'anisotropie (epLsar) faibles (de  $2,20 \times 10^{-3}$  à  $3,30 \times 10^{-3}$ ), des valeurs de complexité (Asfc) moyennes à fortes (1,79 à 4,10) (figure 10-b et 11, tableau 5) et des valeurs

d'hétérogénéité de la complexité (HAsfc 9 et 81) fortes (respectivement 0,54 à 0,75 et 1,20 à 1,61). Au sein des élans, la population polonaise de Bierbza [identifiée par le numéro 5 dans les figures 10 et 11] ne présente pas de différences de texture significatives avec la population de Białowieża [4] mais diffère des populations norvégiennes (Gausdal [10] et Målselv [18]) (tableaux 5 et 9). En effet, elle est caractérisée par des valeurs de complexité (Asfc) et d'hétérogénéité de la complexité à 81 cellules (HAsfc 81) nettement plus élevées. Ses valeurs d'échelle de complexité maximale (Smc) sont plus basses que Gausdal et Målselv. Bierbza diffère également de Gausdal par des valeurs significativement plus basses d'anisotropie (epLsar) et d'hétérogénéité de la complexité à 9 cellules (HAsfc 9) et significativement plus hautes de volume de remplissage textural (Tfv). *Rangifer tarandus* présente des valeurs d'anisotropie faibles à moyennes (epLsar : 3,01 à Knutshø [14] et 4,01 à Hardangervidda [12]) et des valeurs de complexité (Asfc ; 1,84 à Knutshø et 2,44 à Hardangervidda) et d'hétérogénéité de la complexité moyennes (respectivement 0,42 et 0,47 pour HAsfc 9 et 0,77 et 0,91 pour HAsfc 81 à Knutshø et Hardangervidda) (tableau 5, figures 10-b et 11). Les populations de Knutshø et Hardangervidda présentent entre elles des différences significatives de complexité (Asfc), plus élevée à Hardangervidda ainsi que d'anisotropie (epLsar) et d'échelle de complexité maximale (Smc) plus élevées à Knutshø (tableau 5 et 9). *Dama dama* n'est représenté ici que par une unique population [17]. Celle-ci est caractérisée par une complexité et une hétérogénéité de la complexité moyennes (Asfc=1,85 ; HAsfc 9= 0,51 ; HAsfc 81= 1,11). L'anisotropie est plutôt basse (epLsar=2,68) comparée à celles des autres populations (tableaux 5 et 9 ; figures 10-b et 11). La texture des micro-usures dentaires des représentants de l'espèce *Cervus elaphus* occupe la quasi-totalité de la gamme des textures de micro-usure dentaire rencontrées chez les cervidés actuels européens (figure 10-b). Cette espèce est globalement caractérisée par des valeurs faibles à moyennes de complexité (Asfc : 1,24 à 2,91) ainsi que des valeurs moyennes à élevées d'anisotropie (epLsar :  $2,81 \times 10^{-3}$  à  $6,05 \times 10^{-3}$ ) (tableaux 5 et 9, figures 10-b et 11). L'hétérogénéité de la complexité à 9 cellules (HAsfc 9) des *Cervus elaphus* est moyenne (0,27 à 0,55) tandis que l'hétérogénéité de la complexité à 81 cellules (HAsfc 81) est

moyenne à forte (0,55 à 1,21). Parmi les populations de *Cervus elaphus*, on observe de nombreuses différences significatives de texture de micro-usure dentaire. Les cerfs élaphe de Białowieża [4 dans les figures 10 et 11] sont ceux qui présentent la plus forte complexité ( $Asfc=2,91$ ) et la plus faible anisotropie ( $epLsar=2,81 \times 10^{-3}$ ) (tableau 5, figure 10-b). Ils sont caractérisés par une hétérogénéité de la complexité moyenne à élevée ( $HAsfc 9=0,47$  et  $HAsfc 81=0,97$  ; figure 11). La texture des micro-usures dentaires de cette population se distingue de celle de toutes les autres populations de *Cervus elaphus* à l'exception de Châteauroux [6], Lancosme [16] et Augustowska [1] (tableau 9). A l'autre extrémité de la gamme de dispersion des cerfs élaphe (figures 10-b et 11), les populations des Bauges [3] et de Gaick [9] sont caractérisées par les plus fortes anisotropies ( $epLsar$  ; respectivement  $6,05 \times 10^{-3}$  et  $5,20 \times 10^{-3}$ ). Elles présentent des complexités ( $Asfc$  ; respectivement 1,34 et 1,50) particulièrement faibles et des hétérogénéités de la complexité ( $HAsfc 9$  : respectivement 0,55 et 0,42 ;  $HAsfc 81$  : respectivement 0,89 et 0,82) moyennement fortes (tableaux 5 et 9 ; figures 10-b et 11). Les populations de Lugar-Nuevo [identifiée dans les figures 10 et 11 par le numéro 17], de Gaick [9], d'Arc-en-Barrois [2] et de Knyszyńska [13] présentent également des valeurs d'anisotropie ( $epLsar$ ) fortes et de complexité ( $Asfc$ ) faibles. Gaick est caractérisée par des valeurs d'hétérogénéité de la complexité moyennes ( $HAsfc 9$  et  $HAsfc 81$ ). L'hétérogénéité de la complexité ( $HAsfc 9$  et  $HAsfc 81$ ) des représentants des populations de Lugar-Nuevo [17] et d'Arc-en-Barrois [2] est faible (tableau 5). L'hétérogénéité de la complexité à 9 cellules ( $HAsfc 9$ ) des cervidés de Knyszyńska [13] est faible et leur hétérogénéité de la complexité à 81 cellules ( $HAsfc 81$ ) est moyenne. Entre ces deux extrêmes, les populations d'Augustowska [1], de Paimpont [19], de Hemne [11], de Châteauroux [6], de Lancosme [16] et de Kvinnherad [15] présentent des complexités ( $Asfc$ ) et des anisotropies ( $epLsar$ ) moyennes. Hemne, Châteauroux et Kvinnherad sont en plus caractérisées par des hétérogénéités de la complexité à 9 et 81 cellules ( $HAsfc 9$  et  $HAsfc 81$ ) moyennes (tableau 5). Les cerfs d'Augustowska [1] présentent une hétérogénéité de la complexité faible ( $HAsfc 9$  et  $HAsfc 81$ ). Les populations de Paimpont [19] et Lancosme sont caractérisées par une hétérogénéité de la complexité à 9



cellules (HAsfc 9) moyenne et une hétérogénéité de la complexité à 81 cellules (HAsfc 81) forte. Enfin, la texture des micro-usures dentaires de *Capreolus capreolus* est caractérisé par des valeurs moyennes à fortes d'anisotropie (epLsar entre  $4,50 \times 10^{-3}$  et  $6,05 \times 10^{-3}$ ) et des valeurs moyennes de complexité (Asfc entre 1,64 et 2,61) (tableau 5 ; figures 10-a). En outre, l'hétérogénéité de la complexité (HAsfc 9 entre 0,46 et 0,62 ; HAsfc 81 entre 0,84 et 1,29) des *Capreolus capreolus* est forte (figure 11). Au sein des chevreuils, il existe des différences texturales entre les populations (tableau 9). Ainsi, les chevreuils des Bauges [3] présentent une anisotropie (epLsar) significativement plus forte que celle des chevreuils de Chizé [7]. Les chevreuils des Bauges se distinguent également de ceux de Dourdan [8] par des valeurs d'échelle de complexité maximale (Smc) nettement moins élevées et d'hétérogénéité de la complexité à 81 cellules plus fortes (tableaux 5 et 9).

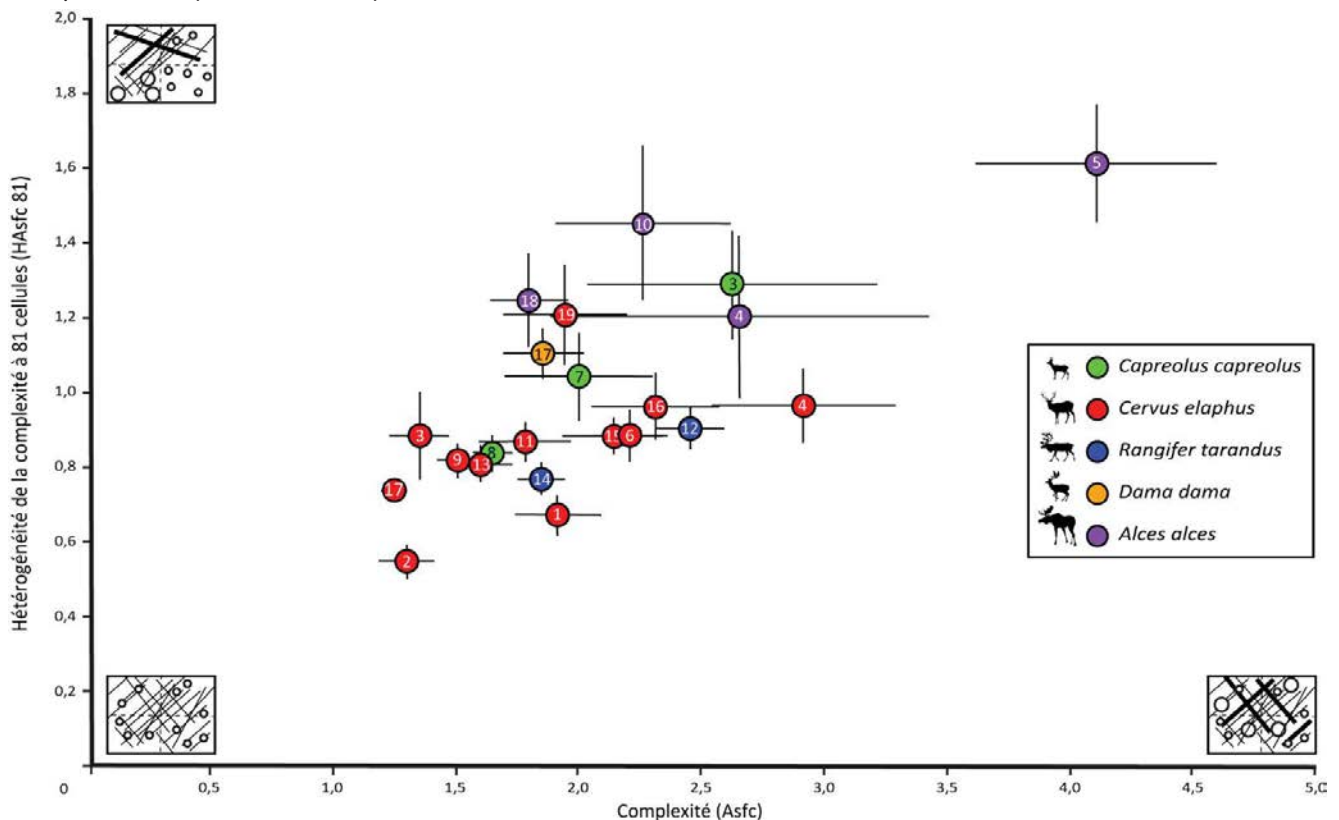
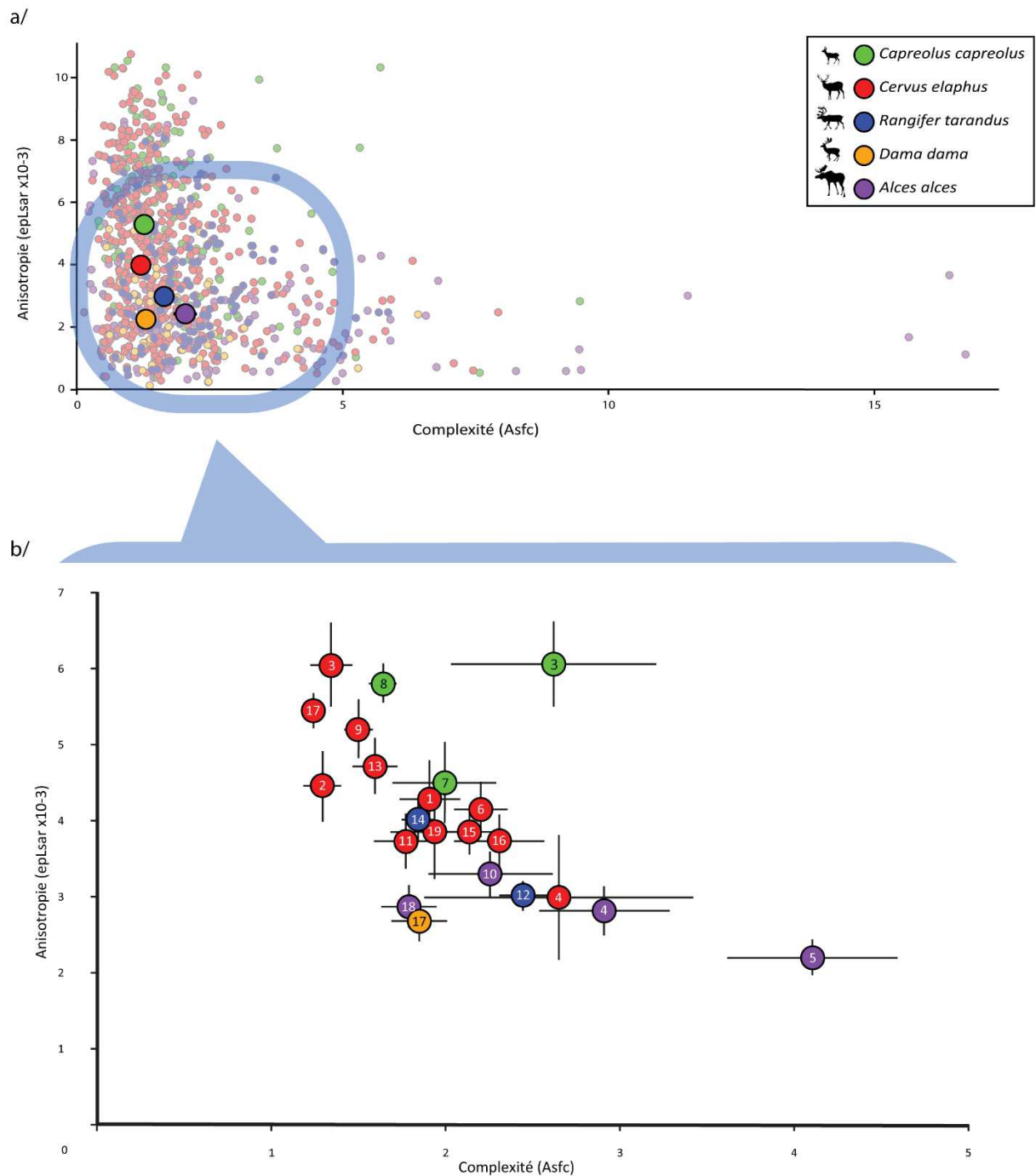


Figure 10: Graphique bivarié représentant la dispersion des vingt-deux populations de cervidés actuels européens pour la complexité (Asfc) et l'hétérogénéité de la complexité (HAsfc 81). Les couleurs correspondent au taxon d'appartenance (rouge : Cervus elaphus, vert : Capreolus capreolus ; orange : Dama dama ; violet : Alces alces et bleu : Rangifer tarandus). Les numéros correspondent aux populations suivantes : 1 : Augustowska ; 2 : Arc-en-Barrois, 3 : les Bauges ; 4 : Białowieża ; 5 : Bierbza ; 6 : Châteauroux ; 7 : Chizé ; 8 : Dourdan ; 9 : Gaick ; 10 : Gausdal ; 11 : Hemne ; 12 : Hardangervidda ; 13 : Knyszyńska ; 14 : Knutshø ; 15 : Kvinnherad ; 16 : Lancosme ; 17 : Lugar-Nuevo ; 18 : Målselv ; 19 : Paimpont.



**Figure 11: Graphiques bivariés représentant la complexité (Asfc) et l'anisotropie (epLsar  $\times 10^{-3}$ ) des cervidés actuels européens (a/). Tous les spécimens sont présents sur le graphique. Les moyennes des cinq espèces sont représentées par des cercles de grande taille. La partie b/ de la figure représente un grossissement sur la dispersion des vingt-deux populations de cervidés actuels européens. Les couleurs correspondent au taxon d'appartenance (rouge : *Cervus elaphus*, vert : *Capreolus capreolus* ; orange : *Dama dama* ; violet : *Alces alces* et bleu : *Rangifer tarandus*). Les numéros correspondent aux populations suivantes : 1 : Augustówska ; 2 : Arc-en-Barrois, 3 : les Bauges ; 4 : Białowieża ; 5 : Bierbza ; 6 : Châteauroux ; 7 : Chizé ; 8 : Dourdan ; 9 : Gaick ; 10 : Gausdal ; 11 : Hemne ; 12 : Hardangervidda ; 13 : Knyszyńska ; 14 : Knutshø ; 15 : Kvinnherad ; 16 : Lancosme ; 17 : Lugar-Nuevo ; 18 : Målselv ; 19 : Paimpont.**

### 3.3.3- Modèle *Cervus elaphus* : effet des facteurs environnementaux sur la texture de micro-usure dentaire

Les résultats des MANOVAs à un facteur testant l'impact des facteurs environnementaux sur la dispersion des textures de micro-usure dentaire des *Cervus elaphus* actuels ont permis d'étudier le lien entre les valeurs des paramètres texturaux et les conditions de vie des animaux considérés. Alors que l'altitude ne permet pas d'identifier de groupes significativement différents de populations (tableau 7 :  $p=0,052$ ), il existe des différences significatives entre les modalités des facteurs « données climatiques » (tableau 7 :  $p= 0,001$ ), « végétation » ( $p= 0,004$ ), « densité de population » ( $p= 0,006$ ) et « pression de prédation » ( $p= 0,01$ ). La variance expliquée par l'ensemble de ces facteurs environnementaux atteint 47,3% ( $R^2$  dans le tableau 7).

**Tableau 10: Résultats des tests de Dunn d'identification des différences significatives entre paires de modalités de la végétation.** Les différences significatives sont identifiées par des cases grisées. Pour chaque paire de modalités, les paramètres texturaux expliquant les différences sont renseignés. 1 : complexité (Asfc), 2 : anisotropie (epLsar), 3 : échelle de complexité maximale (Smc), 4 : hétérogénéité de la complexité à 9 cellules (HAsfc 9), 5 : hétérogénéité de la complexité à 81 cellules (HAsfc 81), 6 : volume de remplissage textural (Tfv). Lande : Gaick ; Dehesa : Lugar-Nuevo ; forêt de conifères : Augustowska, Knyszyńska, Hemne ; forêt mixte : Arc-en-Barrois, Białowieża, Lancosme, Châteauroux ; forêt ouverte : Paimpont ; habitat montagnard : les Bauges ; taïga : Kvinnherad.

Végétation	N	Landes	Dehesa	Forêt de conifères	Forêt mixte	Forêt ouverte	Montagne	Taïga
Landes	35	-	-	-	-	-	-	-
Dehesa	116	1, 3-6	-	-	-	-	-	-
Forêt de conifères	90	2	1-3, 5, 6	-	-	-	-	-
Forêt mixte	97	1, 2, 6	1, 2, 4, 5	1, 6	-	-	-	-
Forêt ouverte	20	2, 3, 5	1-5	3-5	3, 5	-	-	-
Montagne	22	3	4	2, 3, 4	1, 2, 4	3, 5	-	-
Taïga	60	2	1, 2, 4-6	-	1, 6	1-3, 5	1-4	-

D'après la MANOVA portant sur l'impact de la végétation sur les valeurs de texture de micro-usure dentaire, ce facteur explique environ 35% de la variance observée (tableau 7 :  $R^2= 0,3504$ ). La texture des micro-usures dentaires des cerfs de la dehesa de Lugar-Nuevo [17] diffère de celles des cerfs élaphe

occupant les autres types de végétation (tableau 10). Le signal textural est différent de celui des cerfs de la lande de Gaick [9] par l'ensemble des paramètres texturaux, à l'exception de l'anisotropie (epLsar) (tableaux 5 et 10). Seule l'hétérogénéité de la complexité à 9 cellules (HASfc 9) ne diffère pas entre la dehesa et les forêts de conifères d'Augustowska [1], Knyszyńska [13] et Hemne [11]. Seuls l'échelle de complexité maximale (Smc) et le volume de remplissage textural (Tfv) ne sont pas significativement différents entre les cerfs de la dehesa [17] et ceux des forêts mixtes d'Arc-en-Barrois [2], Białowieża [4], Lancosme [16] et Châteauroux [6]. Entre les populations de la dehesa et de la forêt ouverte de Paimpont [19], la texture de micro-usure dentaire diffère par tous ses paramètres à l'exception du volume de remplissage textural (Tfv). La texture de micro-usure dentaire des cervidés de l'habitat montagneux des Bauges [3] ne diffère de celle des cerfs élaphe de la dehesa [17] que par son hétérogénéité de la complexité à 9 cellules (HASfc 9). Enfin, la texture des micro-usures dentaires des cerfs de la taïga de Kvinnherad [15] diffère de celle de la dehesa par l'ensemble de ses paramètres texturaux, exceptée l'échelle de complexité maximale (Smc). Les cerfs de la lande de Gaick [9] présentent des différences de complexité, d'anisotropie et de volume de remplissage textural (Asfc, epLsar et Tfv) avec les cerfs occupant les habitats des forêts mixtes [2,4, 6, 16]. Les cerfs élaphe de Gaick diffèrent également de ceux de la forêt ouverte de Paimpont [19] par leur anisotropie, leur échelle de complexité maximale et leur hétérogénéité de la complexité à 81 cellules (epLsar, Smc, HASfc 81) et de ceux de la taïga de Kvinnherad [15] par leur anisotropie (epLsar). Les cerfs des forêts de conifères [1, 11, 13] présentent des différences d'échelle de complexité maximale et d'hétérogénéité de la complexité (Smc et HASfc à 9 et 81 cellules) avec ceux occupant des forêts mixtes. Ils diffèrent par leur échelle de complexité maximale et leur hétérogénéité de la complexité (Smc, HASfc 9, HASfc 81) de la forêt ouverte de Paimpont [19] et de l'habitat montagnard des Bauges [3] par leur anisotropie, leur échelle de complexité maximale et leur hétérogénéité de la complexité à 9 cellules (epLsar, Smc et HASfc 9). La population de l'habitat montagnard des Bauges [3] présente des différences significatives de complexité, d'anisotropie et d'hétérogénéité de

la complexité à 9 cellules (Asfc, epLsar, HAsfc 9) avec les populations de forêt mixte [2, 4, 6, 16]. Elle présente également des différences d'échelle de complexité maximale et d'hétérogénéité de la complexité à 81 cellules (Smc et HAsfc 81) avec la population de la forêt ouverte de Paimpont [19]. Enfin, il existe des différences de complexité, d'anisotropie, d'échelle de complexité maximale et d'hétérogénéité de la complexité à 9 cellules (Asfc, epLsar, Smc, HAsfc 9) entre les populations des Bauges [3] et de la taïga de Kvinnherad [15]. La texture des micro-usures dentaires des populations occupant des forêts mixtes [2, 4, 6, 16] est significativement différente de celle de la forêt ouverte de Paimpont [19] et de la taïga de Kvinnherad [15] par ses valeurs d'échelle de complexité maximale et d'hétérogénéité de la complexité à 81 cellules (Smc et HAsfc 81). Pour finir, la texture de micro-usure de la population de Paimpont [19] est

significativement différente de celle de la population de taïga de Kvinnherad [15], sauf pour l'échelle de complexité maximale et le volume de remplissage textural (Smc et Tfv).

D'après les résultats de la MANOVA portant sur le facteur

**Tableau 11: Résultats des tests de Dunn d'identification des différences significatives entre paires de modalités de climat.** Les différences significatives sont identifiées par des cases grisées. Pour chaque paire de modalités, les paramètres texturaux expliquant les différences sont renseignés. 1 : complexité (Asfc), 2 : anisotropie (epLsar), 3 : échelle de complexité maximale (Smc), 4 : hétérogénéité de la complexité à 9 cellules (HAsfc 9), 5 : hétérogénéité de la complexité à 81 cellules (HAsfc 81), 6 : volume de remplissage textural (Tfv). Les codes climat sont tirés de Peel et al. (2007) qui s'appuient sur la classification climatique de Köppen-Geiger. Cfb (Paimpont, Arc-en-Barrois, Lancosme, Châteauroux) : climat tempéré sans saison sèche, caractérisé par un été chaud. Cfc (Gaick) : climat tempéré sans saison sèche, caractérisé par un été froid. Dfb (Augustowska, Białowieża, Knyszyńska, les Bauges) : climat froid, sans saison sèche, avec un été relativement chaud. Dfc (Kvinnherad, Hemne) : climat froid, sans saison sèche, avec un été froid. BSh (Lugar-Nuevo) : climat semi-aride de type steppe chaude.

Climat	N	BSh	Cfb	Cfc	Dfb	Dfc
BSh	116	-	-	-	-	-
Cfb	87	1, 2, 4, 5	-	-	-	-
Cfc	35	1, 3-6	1, 2, 6	-	-	-
Dfb	83	1, 2, 5	-	6	-	-
Dfc	119	1-6	1, 3, 6	2	2,3	-

« données climatiques », l'appartenance à l'une ou l'autre des catégories de climat explique près de 6% de la variance (tableau 7 :  $R^2= 0,0587$ ). Les tests de comparaison par paires entre les modalités du facteur « données climatiques » ont permis d'identifier de nombreuses différences significatives entre les types de climat (tableaux 5 et 11). En effet, seule la différence de texture entre les climats Cfb [2, 6, 16, 19] (Climat tempéré sans saison sèche, caractérisé par un été chaud) et Dfb [1, 3, 4, 13] (climat froid, sans saison sèche, avec un été relativement chaud) n'est pas significative (tableau 11). Le climat Cfb (climat

tempéré sans saison sèche, caractérisé par un été chaud) correspond aux populations de Châteauroux [6], Lancosme [16], Arc-en-Barrois [2] et Paimpont [19] tandis que Dfb (climat froid, sans saison sèche, avec un été relativement chaud) correspond à la population des Bauges [3] et aux populations polonaises de Białowieża [4], Knyszyńska [13] et Augustowska [1]. La texture des micro-usures dentaires des cervidés provenant de la dehesa espagnole Lugar-Nuevo [17] (BSH : climat semi-aride de type steppe chaude) diffère de ceux des populations vivant sous d'autres climats (Cfb, Cfc, Dfb, Dfc ; tableaux 5 et 11). Les populations de Châteauroux [6], Lancosme [16], Arc-en-Barrois [2] et Paimpont [19] (Cfb : climat tempéré sans saison sèche, caractérisé par un été chaud) diffèrent significativement par leur complexité (Asfc), leur anisotropie (epLsar) et leur volume de remplissage textural (Tfv) de la population de Gaick [9], celle-ci correspondant à un climat tempéré sans saison sèche, caractérisé par un été froid (Cfc). Châteauroux [6], Lancosme [16], Arc-en-Barrois [2] et Paimpont [19] diffèrent également en termes de complexité (Asfc), d'échelle de complexité maximale (Smc) et de volume de remplissage textural (Tfv) des cerfs norvégiens de Hemne [11] et Kvinnherad [15] qui vivent sous un climat froid, sans saison sèche, avec un été froid (Dfc). Les *Cervus elaphus* de Gaick [9] (Cfc : climat tempéré sans saison sèche caractérisé par un été froid) présentent avec ceux des Bauges [3] et des populations polonaises [4, 13, 1] (Dfb : climat froid, sans saison sèche, avec un été relativement chaud) une différence significative de volume de remplissage textural. Ils diffèrent également des cerfs norvégiens [11, 15] (Dfc : climat froid, sans saison sèche, avec un été froid) par leur anisotropie (epLsar). Enfin il y a une différence significative d'anisotropie (epLsar) et d'échelle de complexité maximale (Smc) entre les populations des Bauges [3] et de Pologne [4, 13, 1] d'une part (Dfb :

climat froid, sans saison sèche, avec un été relativement chaud) et les populations norvégiennes [11, 15]

d'autre part (Dfc : climat froid, sans saison sèche, avec un été froid).

D'après la MANOVA évaluant l'impact de la densité de population sur la texture de micro-usure des cerfs, la densité explique environ 4% de la variance du jeu de données (tableau 7 :  $R^2= 0,0394$ ). Les tests de comparaison par paires faisant suite à cette MANOVA ont permis de mettre en évidence des différences texturales (tableau 12). Ainsi, d'après ce

**Tableau 12: Résultats des tests de Dunn d'identification des différences significatives entre paires de modalités de la densité de population (en ind./km<sup>2</sup>).** Les différences significatives sont identifiées par des cases grisées. Pour chaque paire de modalités, les paramètres texturaux expliquant les différences sont renseignés. 1 : complexité (Asfc), 2 : anisotropie (epLsar), 3 : échelle de complexité maximale (Smc), 4 : hétérogénéité de la complexité à 9 cellules (HASfc 9), 5 : hétérogénéité de la complexité à 81 cellules (HASfc 81), 6 : volume de remplissage textural (Tfv). Densité <1 individu/km<sup>2</sup>: Gaick, Augustowska ; densité entre 1 et 2 : les Bauges ; entre 2 et 5 : Arc-en-Barrois ; entre 5 et 10 : Białowieża, Châteauroux, Lancosme, Paimpont ; >10 : Lugar-Nuevo . Cette information n'était pas disponible pour Hemne, Knyszyńska et Kvinnherad.

densité de population	N	<1	>10	1 - 2	2 - 5	5 - 10
<1	53	-	-	-	-	-
>10	116	1, 3	-	-	-	-
1 - 2	22	1-4	4	-	-	-
2 - 5	12	1, 4-6	5,6	2,4-6	-	-
5 - 10	98	1-5	1, 2, 4, 5	1,2	1, 4-6	-

modèle, une population présentant une densité de population inférieure à 1 individu par km<sup>2</sup>, comme Augustowska [1] et Gaick [9], présente une différence de complexité (Asfc) et d'échelle de complexité maximale (Smc) avec une population dont la densité est supérieure à 10 individus par km<sup>2</sup> telle que Lugar-Nuevo [17]. De même, elle présentera une différence de complexité (Asfc), d'anisotropie (epLsar), d'échelle de complexité maximale (Smc) et d'hétérogénéité de la complexité (HASfc 9) avec une population de densité entre 1 et 2 individus par km<sup>2</sup>, comme dans les Bauges [3]. Elle présentera également des différences de complexité (Asfc), d'hétérogénéité de la complexité (HASfc 9 et HASfc 81) et de volume de remplissage textural (Tfv) avec une population entre 2 et 5 individus, comme Arc-en-Barrois [2]. En revanche, la différence entre les catégories « <1 individu par km<sup>2</sup> » et « entre 5 et 10 individus par km<sup>2</sup> » n'est pas significative. On observe une différence significative d'hétérogénéité de la complexité à 9 cellules (HASfc 9) entre Lugar-Nuevo [17], caractérisé par une densité supérieure à 10 individus par km<sup>2</sup> et les Bauges [3] qui correspondent à une densité de 1 à 2 individus au km<sup>2</sup>. La population d'Arc-en-Barrois [2] (2-5 individus par km<sup>2</sup>) diffère de celle de Lugar-Nuevo [17] (>10) par sa complexité à 81 cellules (HASfc

81) et son volume de remplissage textural (Tfv). Elle diffère également de celle des Bauges [3 sur les figures 10 et 11] (1-2) par ses valeurs d'anisotropie (epLsar), d'hétérogénéité de la complexité à 9 et 81 cellules (HAsfc 9 et HAsfc 81) et de volume de remplissage textural (Tfv). Enfin, les populations caractérisées par une densité de population importante située entre 5 et 10 individus par km<sup>2</sup>, à savoir Białowieża [4], Paimpont [19], Lancosme [16] et Châteauroux [6] se distinguent des populations plus peuplées (>10) par leurs valeurs de complexité (Asfc), d'anisotropie (epLsar) et d'hétérogénéité de la complexité (HAsfc 9 et HAsfc 81). Ces populations se distinguent également des populations moins peuplées, à savoir Arc-en-Barrois [3] (2-5 individus ; Asfc, HAsfc 9, HAsfc 81, Tfv) par leur complexité (Asfc), leur hétérogénéité de la complexité (HAsfc 9 et HAsfc 81) et leur volume de remplissage textural (Tfv) et des Bauges (1-2 ind./km<sup>2</sup>) par leur complexité (Asfc) et leur anisotropie (epLsar).

L'intensité de la pression de prédation explique un faible pourcentage de la variance (tableau 7 :

R<sup>2</sup>= 0,0247, soit presque 2,5%). Toutes les intensités de prédation diffèrent entre elles (tableaux 5 et 13). Les populations caractérisées par l'absence de prédateur, c'est-à-dire occupant des habitats situés en France [2, 3, 6, 16, 19], présentent des complexités (Asfc), des anisotropies (epLsar) et des volumes de remplissage textural (Tfv) significativement différentes des populations

**Tableau 13: Résultats des tests de Dunn d'identification des différences significatives entre paires de modalités de la pression de prédation.** Les différences significatives sont identifiées par des cases grisées. Pour chaque paire de modalités, les paramètres texturaux expliquant les différences sont renseignés. Complexité (Asfc), 2 : anisotropie (epLsar), 3 : échelle de complexité maximale (Smc), 4 : hétérogénéité de la complexité à 9 cellules (HAsfc 9), 5 : hétérogénéité de la complexité à 81 cellules (HAsfc 81), 6 : volume de remplissage textural (Tfv). Prédation nulle : Arc-en-Barrois, les Bauges, Châteauroux, Lancosme, Paimpont ; Prédation faible : Gaick ; prédation moyenne : Lugar-Nuevo ; prédation relativement forte : Białowieża, Augustowska, Knyszyńska. Cette information n'était pas disponible pour Hemne et Kvinnherad.

Prédation	N	faible	forte	moyenne	nulle
Pression faible	35	-	-	-	-
Pression forte	61	1, 2, 6	-	-	-
Pression moyenne	116	1, 4-6	1, 2, 5, 6	-	-
Pression nulle	109	2, 3, 6	4, 6	1, 2, 4, 5	-

présentant une pression faible comme à Gaick [9]. Leur texture diffère également entre ces populations et celles caractérisées par une pression moyenne comme à Lugar-Nuevo [17] (Complexité, hétérogénéité de la complexité à 9 et 81 cellules, volume de remplissage textural) et une pression forte comme dans les trois forêts polonaises [1, 4, 13] (complexité, anisotropie, volume de remplissage textural). Il existe des



différences significatives de complexité (Asfc), d'anisotropie (epLsar), d'hétérogénéité de la complexité à 81 cellules (HAsfc 81) et de volume de remplissage textural (Tfv) entre la population de Lugar-Nuevo [17], soumise à une pression de prédation moyenne, et celles soumises à une pression relativement forte. Enfin, la population de Gaick [9] caractérisée par une pression de sélection faible, diffère des populations polonaises [1, 4, 13], soumises à une pression relativement forte, par sa complexité (Asfc), son anisotropie (epLsar) et son volume de remplissage textural (Tfv) et diffère également de Lugar-Nuevo [17] caractérisé par une pression de sélection moyenne, par ses valeurs de complexité (Asfc) et d'hétérogénéité de la complexité (HAsfc 9 et HAsfc 81).

### 3.3.4- Différences saisonnières (tableaux 14 et 15)

Tableau 14: Différences entre saisons au sein de chaque population de cervidé actuel européen. Moy. : moyenne ; err. t. : erreur type. jf : janvier-février ; ma : mars-avril ; mj : mai-juin ; ja : juillet-août ; so : septembre-octobre ; nd : novembre-décembre. NC : non communiqué. Les p-values de la partie droite du tableau sont les résultats des MANOVAs à un facteur effectuées afin de déterminer s'il existait des différences entre saisons pour chaque population.

	saison	N	Asfc		epLsar (x10 <sup>-3</sup> )		Smc		Hasfc 9		Hasfc 81		Tfv		Différences entre saisons H0= pas de différences	
			Moy.	err. t.	Moy.	err. t.	Moy.	err. t.	Moy.	err. t.	Moy.	err. t.	Moy.	err. t.		
Alces alces	Białowieża	5-so	2	0.936	0.683	6.351	2.971	0.133	0.000	0.613	0.438	0.906	0.596	46186.3	10372.6	
		NC	8	3.074	0.900	2.150	0.515	0.878	0.165	0.588	0.113	1.278	0.242	30329.8	5214.8	
		Białowieża	10	2.646	0.772	2.990	0.822	0.729	0.164	0.593	0.111	1.204	0.216	33501.1	4876.6	/
	Bierbza	2-ma	1	3.275	-	3.022	-	0.533	-	0.207	-	0.622	-	30910.7	-	
		4-ja	12	3.163	0.469	2.711	0.470	2.566	1.740	0.797	0.230	1.502	0.216	25195.6	4267.1	
		5-so	1	2.081	-	0.319	-	0.533	-	0.425	-	0.968	-	51273.6	-	
		6-nd	17	3.873	0.560	2.037	0.413	1.437	0.397	0.600	0.070	1.672	0.243	31593.9	4970.8	
		NC	15	5.080	1.268	2.190	0.364	2.787	1.015	0.730	0.098	1.708	0.346	27387.6	3949.4	
	Gausdal	Bierbza	46	4.030	0.483	2.247	0.232	2.132	0.573	0.682	0.073	1.601	0.154	28966.1	2527.8	0,548
		5-so	59	2.288	0.373	3.371	0.308	4.261	2.725	0.770	0.164	1.492	0.214	20710.7	2277.7	
		NC	3	1.528	0.825	1.936	0.565	0.449	0.042	0.306	0.037	0.694	0.098	11440.5	8909.6	
	Målselv	Gausdal	62	2.251	0.357	3.302	0.297	4.077	2.594	0.748	0.157	1.453	0.205	20262.1	2210.2	/
3-mj		1	1.355	-	5.025	-	0.674	-	0.169	-	0.445	-	32380.0	-		
5-so		53	1.788	0.168	2.935	0.300	2.846	1.635	0.544	0.046	1.260	0.130	25075.2	2226.7		
6-nd		5	1.872	0.621	1.760	0.344	0.496	0.077	0.583	0.201	1.272	0.522	15370.1	6614.1		
	Målselv	59	1.787	0.158	2.871	0.276	2.610	1.470	0.541	0.045	1.247	0.124	24376.5	2096.1	0,323	
Capreolus capreolus	Bauges	1-jf	3	1.548	0.862	7.708	1.581	0.399	0.133	0.523	0.135	1.069	0.297	37442.2	6597.1	
		5-so	13	2.770	0.750	5.438	0.623	0.429	0.154	0.560	0.069	1.345	0.186	38157.4	5452.1	
		6-nd	2	3.206	2.114	7.569	0.188	0.187	0.112	0.699	0.003	1.257	0.324	21188.9	19590.1	
		Bauges	18	2.614	0.587	6.053	0.552	0.398	0.113	0.569	0.054	1.289	0.144	36152.8	4490.7	0,315
	Chizé	1-jf	6	1.786	0.648	1.950	0.660	0.372	0.101	0.478	0.058	0.965	0.097	35537.8	4845.6	
		2-ma	4	2.503	1.156	6.000	1.969	182.084	105.631	0.999	0.629	1.350	0.632	46161.5	13115.4	
		3-mj	3	1.914	0.570	3.967	0.505	0.280	0.080	0.504	0.144	0.941	0.197	42735.5	10955.1	
		4-ja	3	1.007	0.329	5.243	0.650	1.112	0.511	0.458	0.078	0.823	0.086	41333.9	6034.8	
		5-so	4	2.360	0.931	5.628	1.292	0.387	0.108	0.329	0.041	0.870	0.241	33854.8	12635.1	
		6-nd	6	2.138	0.606	5.172	1.263	0.455	0.146	0.822	0.264	1.195	0.259	35189.2	7841.2	
	Dourdan	Chizé	26	1.991	0.298	4.495	0.540	28.424	19.435	0.615	0.114	1.043	0.117	38332.1	3504.7	0,818
		1-jf	12	2.064	0.383	5.557	0.892	23.431	21.583	0.583	0.153	0.910	0.127	33184.0	4889.0	
		2-ma	13	1.622	0.142	5.087	0.660	11.562	10.400	0.489	0.069	0.937	0.120	37555.1	2860.4	
		3-mj	5	1.772	0.398	5.968	0.701	4.558	3.857	0.391	0.104	0.820	0.131	31087.1	8180.4	
		4-ja	10	1.699	0.186	5.667	0.611	0.779	0.138	0.515	0.093	1.041	0.249	33216.5	4937.9	
		5-so	15	1.544	0.180	6.168	0.588	1.084	0.199	0.387	0.059	0.724	0.081	25616.6	4772.8	
		6-nd	13	1.437	0.134	5.632	0.611	33.072	25.706	0.492	0.065	0.770	0.061	34155.9	3920.0	
		NC	15	1.489	0.085	6.475	0.541	21.504	20.374	0.384	0.036	0.734	0.050	37306.7	2722.7	
	Dourdan	84	1.638	0.080	5.808	0.252	14.662	6.343	0.463	0.032	0.840	0.049	33275.2	1656.1	0,278	
Cervus elaphus	Arc-en-Barrois	NC	12	1.289	0.110	4.450	0.468	1.270	0.578	0.268	0.020	0.551	0.044	25718.9	3578.3	
		Arc-en-Barrois	12	1.289	0.110	4.450	0.468	1.270	0.578	0.268	0.020	0.551	0.044	25718.9	3578.3	/
	Augustowska	1-jf	4	1.970	0.391	3.384	1.354	1.506	0.660	0.370	0.037	0.807	0.074	40869.5	4101.2	
		5-so	3	1.265	0.345	5.410	0.536	217.978	217.175	0.264	0.043	0.541	0.091	46021.6	2019.8	
		6-nd	10	2.114	0.230	4.063	0.670	1.542	0.539	0.302	0.040	0.683	0.079	43871.8	2113.2	
	Bauges	NC	1	1.479	-	6.715	-	3.669	-	0.244	-	0.439	-	44320.5	-	
		Augustowska	18	1.905	0.173	4.284	0.504	37.725	36.155	0.308	0.025	0.673	0.053	43587.8	1487.3	0,77
		6-nd	7	1.616	0.299	5.841	1.165	0.506	0.064	0.404	0.044	0.787	0.110	36172.1	4475.1	
	Białowieża	5-so	15	1.212	0.105	6.148	0.625	7.193	3.278	0.620	0.144	0.934	0.163	37416.3	2369.6	
		Bauges	22	1.341	0.122	6.051	0.550	5.065	2.312	0.551	0.101	0.887	0.116	37020.4	2094.9	0,668
1-jf		8	2.620	0.522	2.337	0.494	1.111	0.433	0.272	0.053	0.757	0.132	39286.3	2645.1		
2-ma		3	3.273	1.092	3.099	0.200	12.012	11.572	1.380	0.867	1.730	0.401	32951.8	4116.2		
5-so		4	2.999	1.509	2.576	0.963	0.397	0.101	0.318	0.019	0.775	0.120	41022.2	4732.6		
	6-nd	7	3.351	0.559	3.350	0.749	0.882	0.248	0.432	0.060	1.006	0.102	52688.3	2603.4		
	NC	1	0.588	-	2.952	-	0.408	-	0.291	-	0.835	-	23284.7	-		
	Białowieża	23	2.905	0.374	2.813	0.323	2.308	1.503	0.474	0.124	0.966	0.098	42145.1	2224.9	0,014	



Tableau 14 : Suite et fin.

		Asfc		eplSar (x10 <sup>-3</sup> )		Smc		Hasfc 9		Hasfc 81		Tfv		Différences entre saisons		
saison		N	Moy. err. t.	Moy. err. t.	Moy. err. t.	err. t.	Moy. err. t.	err. t.	Moy. err. t.	err. t.	Moy. err. t.	err. t.	H0= pas de différences			
Cervus elaphus	Châteauroux	1-jf	5	2.139	0.396	4.277	0.327	2.440	1.938	0.394	0.036	0.825	0.079	53035.4	13371.6	
		2-ma	1	3.349	-	3.151	-	0.408	-	0.379	-	1.138	-	51738.4	-	
		5-so	7	2.414	0.312	5.115	1.041	2.260	1.126	0.436	0.043	0.820	0.076	41999.9	1725.1	
		6-nd	9	1.706	0.135	3.273	0.428	0.545	0.095	0.412	0.083	1.010	0.196	41444.5	4041.4	
		NC	7	2.491	0.358	4.345	0.876	16.156	13.332	0.580	0.100	0.801	0.097	34880.6	2047.7	
	Gaick	Chateauroux	29	2.198	0.150	4.145	0.364	5.049	3.283	0.454	0.038	0.886	0.069	42347.6	2743.3	0,651
		mi-oct - mi-janv	35	1.496	0.083	5.203	0.381	12.440	5.222	0.417	0.036	0.819	0.044	34147.4	1980.2	
	Hemne	Gaick	35	1.496	0.083	5.203	0.381	12.440	5.222	0.417	0.036	0.819	0.044	34147.4	1980.2	/
		5-so	43	1.666	0.206	3.517	0.416	3.152	1.348	0.399	0.036	0.872	0.059	30482.9	2198.3	
		6-nd	14	2.150	0.439	4.459	0.835	6.168	3.243	0.367	0.039	0.826	0.104	30058.2	2493.9	
	Knyszyńska	NC	2	1.361	0.283	3.076	1.098	0.441	0.233	0.625	0.237	1.112	0.417	47933.2	9454.8	
		Hemne	59	1.770	0.183	3.726	0.363	3.776	1.246	0.399	0.029	0.869	0.051	30973.7	1763.0	0,229
		1-jf	4	1.975	0.220	5.164	1.237	7.266	5.673	0.398	0.054	0.792	0.117	43844.3	8245.1	
		5-so	8	1.345	0.186	4.719	0.385	0.996	0.254	0.358	0.036	0.851	0.068	37891.0	2987.2	
		6-nd	6	1.255	0.034	4.876	0.532	1.248	0.354	0.348	0.066	0.770	0.084	37934.7	4127.9	
	Kvinnherad	NC	3	2.243	0.414	4.251	1.728	1.126	0.376	0.298	0.017	0.762	0.216	46179.6	5098.0	
		Knyszyńska	21	1.568	0.125	4.781	0.361	2.281	1.110	0.354	0.025	0.804	0.047	40221.5	2297.2	0,831
		5-so	33	2.214	0.302	3.878	0.418	1.728	0.512	0.396	0.040	0.868	0.057	34893.0	2387.8	
		6-nd	24	2.138	0.285	3.791	0.505	1.593	0.671	0.436	0.046	0.916	0.087	26425.0	2657.7	
	Lancosme	NC	3	1.141	0.237	4.098	1.152	8.767	8.203	0.473	0.088	0.811	0.171	31248.1	11206.0	
Kvinnherad		60	2.130	0.202	3.854	0.307	2.026	0.551	0.416	0.029	0.885	0.047	31323.5	1815.6	0,056	
1-jf		8	2.983	0.462	2.900	0.478	12.083	10.186	0.517	0.182	0.970	0.202	44999.5	2731.2		
5-so		5	1.423	0.192	3.992	1.179	18.861	7.769	0.582	0.203	0.980	0.230	45796.1	2777.7		
6-nd		4	2.713	1.249	5.366	0.501	28.329	8.283	0.429	0.028	0.866	0.168	37699.4	3164.1		
Lugar-Nuevo	NC	15	2.256	0.262	3.498	0.366	30.403	13.182	0.533	0.052	0.992	0.105	38858.1	3128.4		
	Lancosme	32	2.365	0.233	3.659	0.299	23.760	6.831	0.523	0.058	0.969	0.078	41332.7	1767.5	0,157	
	1-jf	14	1.332	0.152	6.068	0.467	9.441	6.960	0.301	0.037	0.658	0.061	40751.2	3745.6		
	2-ma	10	1.124	0.135	7.033	0.768	15.808	15.093	0.292	0.044	0.598	0.056	46326.5	4062.4		
	3-mj	15	1.006	0.138	4.273	0.545	0.980	0.336	0.324	0.036	0.714	0.074	33071.8	4165.4		
Paimpont	4-ja	18	1.190	0.095	5.260	0.610	0.684	0.054	0.358	0.043	0.789	0.102	33465.4	3470.2		
	5-so	26	1.496	0.139	4.722	0.469	1.198	0.259	0.354	0.035	0.799	0.074	35890.6	2232.4		
	6-nd	21	1.262	0.120	6.325	0.377	1.283	0.273	0.408	0.050	0.770	0.081	38130.0	3499.5		
	NC	12	0.974	0.120	5.118	0.891	1.660	0.609	0.375	0.055	0.737	0.081	40805.9	3506.2		
	Lugar-Nuevo	116	1.237	0.052	5.440	0.222	3.407	1.549	0.351	0.017	0.741	0.031	37549.9	1315.7	Chapitre 4	
Dama dama	1-jf	7	2.149	0.433	4.257	1.348	0.484	0.111	0.590	0.145	1.423	0.298	29531.3	4693.8		
	4-ja	1	1.379	-	7.693	-	0.408	-	0.299	-	0.695	-	42212.2	-		
	5-so	1	4.588	-	1.474	-	0.533	-	0.516	-	1.201	-	40576.8	-		
	6-nd	3	1.309	0.208	2.636	0.451	0.538	0.077	0.449	0.125	1.242	0.016	39936.7	5557.3		
	NC	8	1.713	0.338	3.779	0.925	0.261	0.052	0.392	0.075	1.071	0.194	41172.0	2553.1		
	Paimpont	20	1.932	0.250	3.855	0.631	0.401	0.051	0.471	0.062	1.208	0.132	36934.7	2334.6	0,511	
	Lugar-Nuevo	48	1.845	0.162	2.676	0.265	2.566	0.750	0.508	0.033	1.106	0.066	38969.4	1829.9	Chapitre 4	
Rangifer tarandus	1-jf	7	1.801	0.269	3.611	0.968	2.220	1.357	0.392	0.041	0.830	0.106	42952.4	4074.3		
	2-ma	6	1.077	0.125	3.184	0.859	1.028	0.477	0.313	0.024	0.761	0.075	40995.2	5990.4		
	3-mj	5	1.069	0.152	1.843	0.483	3.498	2.622	0.769	0.125	1.221	0.162	32447.0	7433.2		
	4-ja	12	2.221	0.435	2.325	0.363	3.794	2.501	0.537	0.061	1.224	0.112	43920.1	2529.4		
	5-so	13	2.026	0.314	2.376	0.527	1.760	0.827	0.530	0.060	1.236	0.163	37795.1	3906.5		
	6-nd	4	2.357	0.664	2.389	0.511	3.719	2.218	0.593	0.150	1.306	0.274	30411.1	4048.9		
	NC	1	1.732	-	6.517	-	0.674	-	0.225	-	0.651	-	21637.5	-		
Hardangervidda	69	2.441	0.141	3.008	0.199	6.111	4.086	0.496	0.041	0.906	0.053	41940.1	1233.4	0,06		
Knutshø	4-ja	33	1.799	0.118	4.101	0.329	12.292	4.633	0.438	0.035	0.761	0.059	39991.4	1718.2		
	5-so	18	1.916	0.170	4.018	0.474	1.574	0.248	0.396	0.044	0.790	0.062	35457.0	3377.8		
	NC	1	1.735	-	0.913	-	0.408	-	0.293	-	0.766	-	35632.8	-		
Knutshø	52	1.838	0.094	4.011	0.270	8.353	3.014	0.421	0.027	0.771	0.043	38338.0	1607.8	0,185		

Les différences saisonnières de textures de micro-usure dentaire des cerfs et daims d'Espagne sont discutées dans le chapitre suivant (chapitre 4 : Berlioz, Azorit, et al., 2017, sous presse). Seules les différences de textures de micro-usure dentaire entre les *Cervus elaphus*

**Tableau 15: Différences significatives entre saisons au sein de la population de Białowieża (résultats des tests de Dunn).** D'après les tests de Kruskal-Wallis, les paramètres responsables de ces différences saisonnières sont l'hétérogénéité de la complexité à 9 cellules (HASfc 9) et le volume de remplissage textural (Tfv). jf : janvier-février ; ma : mars-avril ; so : septembre-octobre ; nd : novembre-décembre.

saisons	jf	ma	nd
ma	Hasfc 9		
nd	Hasfc 9, Tfv	Tfv	
so		Hasfc 9	Tfv

de la forêt primaire de Białowieża abattus à différentes saisons se sont révélées significatives ( $p=0,014$  ; tableau 14). Ces différences sont expliquées par les paramètres d'hétérogénéité de la complexité à 9 cellules (HASfc 9) et de volume de remplissage textural (Tfv) d'après les tests de Kruskal-Wallis effectués ( $p$ -values : Asfc= 0.8518, epLsar= 0.5661, Smc= 0.4824, HASfc 9= 0.02128, HASfc 81= 0.06478, Tfv= 0.01288) (tableaux 14). Les tests de Dunn (tableau 15) ont permis de mettre en évidence des différences texturales entre janvier-février, saison caractérisée par des valeurs d'hétérogénéité de la complexité à 9 cellules faibles, et novembre-décembre et mars-avril caractérisées par des valeurs plus élevées. Il existe également des différences d'hétérogénéité de la complexité à 9 cellules (HASfc 9) entre mars-avril, saison caractérisée par la valeur la plus forte, et la période de septembre à décembre. Il existe en outre des différences de volume de remplissage textural entre janvier-février et novembre décembre (Tfv le plus élevé à cette saison), de la même manière entre mars-avril et novembre décembre, et enfin entre les deux saisons caractérisées par les valeurs les plus élevées, à savoir septembre-octobre et novembre-décembre.

### 3.4- DISCUSSION

#### 3.4.1- Différences entre espèces (figure 10-a) et entre populations (figures 10-b et 11)

A l'issue de la première MANOVA effectuée il est ressorti que moins de 8% de la variance des données pouvait être expliquée par l'appartenance à l'une ou l'autre des espèces, ce qui signifie que le reste de la variance (plus de 92% ; tableau 7) est influencée par d'autres facteurs. Ce résultat est en faveur d'une

relative indépendance des données texturales par rapport aux relations phylogénétiques entre les cinq cervidés actuels européens.

Seules les différences entre populations appartenant à la même espèce ou entre populations sympatriques appartenant à différentes espèces sont discutées. De plus seules les différences entre saisons au sein d'une population sont discutées, le cas échéant.

L'élan *Alces alces* est considéré comme brouteur cueilleur sélectif par Hofmann (1989). Il intègre à son régime alimentaire une importante proportion de matériel ligneux riche en nutriments (Garel, 2005 ; Morow, 1976 ; Shipley et al., 1998). La disponibilité en ressources dans l'habitat influence toutefois le régime alimentaire de cette espèce (Franzmann, 1981). La texture de micro-usure dentaire d'*Alces alces*, caractérisée par une anisotropie basse ainsi qu'une complexité et une hétérogénéité de la complexité particulièrement fortes (figures 10 et 11), se situe dans la gamme de texture de l'espace écologique des brouteurs à frugivores tels qu'identifiée par Scott (2012) dans le cadre de son analyse de la texture de la micro-usure dentaire des bovidés africains. Ces résultats sont parfaitement en accord avec les informations concernant l'écologie alimentaire de ce taxon obtenues via d'autres indicateurs, qui montrent une consommation largement majoritaire d'éléments d'arbres et d'arbustes tout au long de l'année (étude des fèces : Kuijper et al., 2016 ; contenus de panses: Morow, 1976 ; marques de brouts: Shipley et al., 1998).

Au sein des élans, la population de la zone marécageuse du parc national de Bierbza [5] (en Pologne) se distingue par sa complexité et son hétérogénéité de la complexité particulièrement fortes (les plus fortes de toutes les populations de cervidés étudiées ; tableau 5, figures 10 et 11), témoignant d'un régime alimentaire de brouteur caractérisé par la consommation de végétaux dicotylédones aux propriétés physiques diversifiées. Ces animaux ont été abattus à toutes les saisons entre 1964 et 2010 (tableau 1 du Chapitre 2, p. 30 ; tableau 3) (les effectifs pour chaque saison sont présentés dans l'annexe 10, p. a-72 à

a-73). Les élan de Norvège (Gausdal [10] et Målselv [18]) quant à eux occupent des forêts boréales moins humides. Ils ont été abattus entre septembre et octobre 2014 (tableau 1 du Chapitre 2, p. 30; annexe 10, p. a-72 à p. a-73) de sorte que la texture des micro-usures dentaires portée par leurs dents témoigne de leur consommation alimentaire au cours de l'été précédent l'abattage. Les différences significatives identifiées entre la population de Bierbza [5] et celles de Norvège (différences de complexité [Asfc], d'échelle de complexité maximale [Smc], d'hétérogénéité de la complexité à 81 cellules [HAsfc 81] avec Målselv [18] et de complexité [Asfc] et de volume de remplissage textural [Tfv] avec Gausdal [10]) peuvent être expliquées non seulement par l'occupation d'habitats caractérisés par des végétations différentes, mais également par le fait que la texture des micro-usures dentaires des élan norvégiens ne représente que les végétaux consommés durant la saison estivale. En effet, les élan sont connus pour occuper des territoires différents en fonction de la saison (Franzmann, 1981 ; Gębczyńska & Raczyński, 1989). Les sites de Gausdal et Målselv diffèrent par la qualité du fourrage disponible. Ainsi, les élan de Målselv ont accès à une gamme d'essences végétales plus large que ceux de Gausdal (Sæther & Andersen, 1990). Ces différences ne sont pas soutenues par les valeurs des paramètres texturaux, ce qui est en faveur, malgré les différences de végétation entre les deux habitats, de la consommation par les élan d'aliments aux propriétés physiques proches (anisotropie faible, complexité moyenne et hétérogénéité de la complexité élevée ; tableau 5, figures 10-b et 11). Ces résultats ne sont pas surprenants aux vues du comportement alimentaire sélectif de ce cervidé, qui consomme principalement des essences végétales dicotylédones lignifiées même dans des habitats relativement ouverts, comme c'est le cas l'été pour les élan de Bierbza [5] (Kuijper et al., 2016). Il n'existe pas à ma connaissance d'études portant sur le régime alimentaire estival de ces populations, qui permettraient d'aller plus loin dans les interprétations. En été, les élan de Bierbza (en Pologne) fréquentent les zones marécageuses (Gębczyńska & Raczyński, 1989). Environ 80% des éléments identifiables dans les fèces d'élan retrouvés entre juin et septembre proviennent d'arbres et notamment près de 60% de saule (*Salix cinerea*). Un peu moins de 20% des aliments identifiables sont des

herbacées monocotylédones, notamment des roseaux et des joncs (Kuijper et al., 2016). En hiver, quand leur habitat estival est inondé, les élans de Bierbza se déplacent vers un habitat forestier composé de pins et de saules arbustifs dans lequel ils trouvent leur nourriture (Gębczyńska & Raczyński, 1989).

La forêt de Białowieża [4] (en Pologne) est l'une des plus anciennes forêts primaires d'Europe. De par son histoire, elle a été relativement protégée de l'impact anthropique et est caractérisée par une importante diversité animale et végétale (Bobiec, 2002). Elle abrite plusieurs populations d'ongulés, dont notamment une population d'élans et une population de cerfs élaphe. La texture dentaire des élans de Białowieża ne diffère pas de celle des autres populations d'élans incluses dans l'analyse (tableau 5, figures 10 et 11 : complexité [Asfc] élevée, anisotropie[epLsar] basse, hétérogénéité de la complexité à 81 cellules [HASfc 81] élevée), ce qui indique un régime alimentaire similaire, riche en éléments ligneux. Comme à Bierbza [5], la présence des élans au sein de la forêt de Białowieża est circonscrite aux zones marécageuses de la forêt de Białowieża (Jędrzejewska & Jędrzejewski, 1998). L'absence de différence de signal textural entre les élans de ces deux localités est sans doute liée au comportement alimentaire sélectif de ce taxon qui favorise la consommation d'éléments lignifiés (Kuijper et al., 2016). D'autre part, il n'existe pas de différences significatives de texture de micro-usure dentaire entre les cerfs et les élans de Białowieża. Ceci atteste de la forte similarité entre les régimes alimentaires de ces deux populations de cervidés et tend à indiquer l'absence de compétition entre les deux taxa. D'après Franzmann (1981) les situations de compétition entre *Alces alces* et d'autres ongulés sont rares et ont principalement lieu dans les habitats dans lesquels les ressources alimentaires sont limitantes. Il est d'ailleurs à noter que l'alimentation hivernale des herbivores de Białowieża est complétée en certains points de la forêt par de faibles quantités de foin (Borowik et al., 2016). L'analyse des contenus de panses des cerfs élaphe de Białowieża a permis de conclure que le régime alimentaire de ces animaux est largement dominé par les végétaux dicotylédones avec une grande quantité d'essences d'arbres et d'arbustes consommées (Gębczyńska, 1980). Ceci corrobore les résultats obtenus via l'analyse de la texture de la micro-usure dentaire de ces



animaux. L'absence de différences significatives entre ces deux taxa sympatriques avait déjà été mise en évidence dans une étude préliminaire (Merceron et al., 2014).

Dans cette étude, le daim (*Dama dama*) n'est représenté que par une unique population provenant, comme évoqué précédemment, d'un habitat contraint de type dehesa [17], à l'extrême limite sud de la distribution géographique européenne actuelle de ce taxon (Chapman & Chapman, 1980 ; figures 2 et 5 du chapitre 2, respectivement p. 15 et p. 35). Le régime alimentaire du daim est souvent décrit comme incluant une importante proportion d'herbacées monocotylédones (Garcia-Gonzalez & Cuartas, 1992 ; Jackson, 1977 ; Obidziński et al., 2013 ; Schaal et al., 1991). Hofmann (1989) considère d'ailleurs *Dama dama* comme le plus paiseur des cervidés. L'analyse des contenus de panses de la population de daims de Lugar-Nuevo (au sud de l'Espagne) a mis en évidence une consommation annuelle d'herbacées monocotylédones d'environ 60%, avec pas moins de 90% de mars à août (Azorit et al., 2012). La population de Lugar-Nuevo présente un signal textural de mangeur mixte (Anisotropie [epLsar] basse, complexité [Asfc] peu élevée, hétérogénéité de la complexité assez élevée indiquant une certaine diversité des ressources consommées ; tableau 5, figures 10 et 11) témoignant d'un régime alimentaire aux propriétés physiques moins abrasives que celui du cerf élaphe sympatrique. Ce dernier consomme pourtant, d'après l'analyse des contenus de panse, une quantité d'herbacées monocotylédones moins importante (Azorit et al., 2012). Un tel résultat est imputable au comportement alimentaire sélectif de *Dama dama*, qui préfère aux plantes matures les jeunes pousses moins abrasives et sélectionne les parties des plantes de meilleure qualité (Berlioz, Azorit, et al., 2017, sous presse). L'inclusion de septembre à février d'une grande quantité de glands dans le régime alimentaire du daim de Lugar-Nuevo explique également ce signal de mangeur mixte (les effectifs de daims étudiés pour chaque saison sont présentés dans l'annexe 10, p. a-72 à a-73). Enfin, le fait que, comme les analyses de la texture de micro-usure dentaire, les analyses des contenus de panses ne sont pas exemptes de biais, pourrait également expliquer ces différences de résultats (Gaare, Sørensen, & White, 1977 ; Goffin & De Crombrughe, 1976). La réserve de chasse de Lugar-Nuevo est



occupée en sympatrie par cette population de daims et une population de cerfs élaphe (Azorit et al., 2012). Le chapitre 4 (Berlioz, Azorit, et al., 2017, sous presse) est entièrement dédié à l'étude des variations de texture de la micro-usure dentaire des daims et des cerfs élaphe de Lugar-Nuevo en fonction des variations de leur écologie alimentaire au cours de l'année, influencée par les variations de la phénologie végétale et les besoins physiologiques relatifs aux deux sexes.

L'espèce *Rangifer tarandus* est caractérisée par sa grande capacité d'adaptation et son opportunisme alimentaire (Gaare & Skogland, 1975 ; Geist, 1998). Hofmann (1989) le considère comme un mangeur mixte, favorisant quand cela est possible des aliments pauvres en fibres et très nutritifs. Les paramètres texturaux des rennes inclus dans la présente étude occupent une large gamme de valeurs qui se situe à l'intérieur de l'espace écologique des mangeurs mixtes tel qu'identifié par Scott (2012). Les deux populations de rennes de Norvège (Hardangervidda [12] et Knutshø [14]) occupent des habitats situés sous le même climat de toundra polaire (Peel et al., 2007) et caractérisés tous deux par une végétation de type toundra alpine continentale (Gaare & Skogland, 1975 ; Skogland, 1984, 1989). La population de Knutshø est caractérisée par une texture de micro-usure dentaire témoignant de l'inclusion d'une proportion plus importante d'herbacées monocotylédones dans son alimentation (Anisotropie [epLsar], complexité [Asfc] et hétérogénéité de la complexité [HASfc 9 et 91] moyennes ; tableau 5, figures 10 et 11), la rapprochant d'une texture de micro-usure dentaire de paaisseur. Elle se distingue par une complexité significativement plus faible et une anisotropie un peu plus élevée de la texture des micro-usures dentaires des rennes d'Hardangervidda. Cette dernière est en faveur d'un régime alimentaire plus influencé par une alimentation de brouteur (anisotropie [epLsar] faible, hétérogénéité de la complexité [HASfc 9 et 81] moyenne et complexité [Asfc] assez élevée). Ces différences de signal textural témoignent, pour les rennes de Knutshø, de l'accès à une quantité plus importante d'herbacées monocotylédones. Il est à noter que les représentants de ces deux populations de rennes ont été abattus entre mi-août et septembre (tableau 1 du chapitre 2, p. 30 ; annexe 10, p. a-72 à a-73). La texture de micro-usure dentaire étant le reflet des

propriétés physiques des aliments ingérés par un animal pendant les dernières semaines de sa vie (Calandra & Merceron, 2016 ; Grine, 1986 ; Teaford, 1988), la texture des micro-usures dentaires de ces rennes reflète le régime alimentaire de ces deux populations pendant la saison estivale et n'est pas influencée par des différences saisonnières. Ainsi, les différences texturales ne peuvent être imputées qu'aux différences de ressources végétales consommées par ces deux populations. Comme cela est largement discuté dans l'annexe 9 (Bignon-Lau et al., 2017, p. a-62 à p. a-71), la principale différence entre ces deux populations de rennes pouvant expliquer une telle différence de régime alimentaire réside dans la densité d'individus au km<sup>2</sup>, qui est moins élevée à Knutshø (0,31-0,50 ind/km<sup>2</sup>) qu'à Hardangervidda (0,74-2,34 ind/km<sup>2</sup>) (Skogland, 1989). Durant cette période caractérisée par l'absence de neige et une croissance végétale rapide (Gaare et al., 1975), les rennes se nourrissent sélectivement de végétaux riches en protéines et minéraux afin de combler les carences résultant de la consommation hivernale de lichen en quantités importantes (Nieminen & Heiskari, 1989). Les paramètres texturaux des rennes de Knutshø [14] et Hardangervidda [12] nous indiquent que ces deux populations norvégiennes n'ont pas accès au même type de ressources afin de reconstituer leur stock de nutriments. En effet, les herbacées monocotylédones sont moins accessibles à Hardangervidda du fait de la forte densité de rennes dans cet habitat (Skogland, 1989). Le patron textural induit par l'importante consommation de lichen durant la saison hivernale (Gunn, 2016) n'est pas illustré dans cette étude.

Le cerf élaphe, *Cervus elaphus*, est le cervidé caractérisé par la plasticité alimentaire la plus importante. Ainsi, on le retrouve dans une très large gamme d'habitats, dans lesquels son régime alimentaire est principalement influencé par la disponibilité en ressources végétales, liée aux caractéristiques de l'habitat et aux variations saisonnières de la phénologie végétale (Gebert & Verheyden-Tixier, 2001). Hofmann (1989) qualifie le cerf élaphe de mangeur mixte opportuniste. Cette capacité du cerf à pouvoir consommer aussi bien de la nourriture de haute que de basse qualité nutritive est la conséquence de son importante masse corporelle. Celle-ci lui permet un temps de rétention des aliments dans le rumen plus long et donc

une digestion plus efficace que celle des animaux de masse corporelle inférieure (Gagnon & Chew, 2000 ; Illius & Gordon, 1992). Ainsi, Gebert et Verheyden-Tixier ont établi que l'alimentation annuelle du cerf était composée de près de 30% d'herbacées monocotylédones, pourcentage qui peut être bien plus important dans certains habitats ouverts (plus de 60% par an dans la dehesa de Lugar-Nuevo, Azorit et al., 2012). Pour Goffin et De Crombrughe (1976) le cerf élaphe favorise pour son alimentation les végétaux produits en grande quantité dans le milieu. Ainsi, son régime alimentaire constitue une bonne représentation de la végétation présente dans son habitat. Comme attendu la texture des micro-usures dentaires de *Cervus elaphus* est en faveur d'un régime alimentaire mixte. Il existe de nombreuses différences significatives de texture entre les douze populations étudiées (tableaux 5 et 9, figures 10 et 11). Celles-ci occupent des espaces écologiques allant du régime alimentaire de brouteur dans la forêt primaire de Białowieża [4] (complexité [Asfc] la plus forte au sein des populations de cerfs élaphe, hétérogénéité de la complexité [HASfc 81] forte, anisotropie [epLsar] la plus faible ; figures 10 et 11) au régime pisseur dans l'habitat montagnard des Bauges [3], la dehesa de Lugar-Nuevo [17] et la lande de Gaick [9] (anisotropie [epLsar] forte, complexité [Asfc] faible, hétérogénéité de la complexité [HASfc 81] basse à moyenne ; tableaux 5 et 9, figures 10 et 11). Les cerfs de la forêt mixte décidue d'Arc-en-Barrois [2] et de la forêt de conifères de Knyszyńska [13], présentent tendent à consommer des quantités moins importantes d'herbacées monocotylédones, comme en témoigne notamment des valeurs d'anisotropie moins élevées. Enfin, les populations de la forêt de conifères d'Augustowska [1], de la forêt ouverte de Paimpont [19], de la forêt ouverte de Hemne [11], de la taïga de Kvinnherad [15], des forêts mixtes décidues de Châteauroux [6], Lancosme [16] sont caractérisées par des valeurs de complexité et d'anisotropie intermédiaires et se situent ainsi dans la gamme des herbivores généralistes tels qu'identifiés par Scott (2012).

Les cerfs de la dehesa de Lugar-Nuevo [17] ont une consommation annuelle d'herbacées monocotylédones de près de 62% d'après l'analyse de leurs contenus de panses. Cette concentration est

encore plus élevée de mars à août. Elle atteint même 95% pour les mâles en mai et juin (Azorit et al., 2012). Cet habitat, situé au sud de l'Espagne sous un climat méditerranéen, est caractérisé par une période de sécheresse estivale qui a pour conséquence l'accès à un fourrage raréfié constitué d'herbacées sénescents de mauvaise qualité et fibreuses. La texture de micro-usure dentaire des cerfs de Lugar-Nuevo est celle d'animaux pousseurs (complexité [Asfc] la plus faible des populations de cerfs élaphe, anisotropie [epLsar] la plus forte, hétérogénéité de la complexité [HASfc 81] faible ; tableau 5, figures 10 et 11), ce qui est en accord avec les conditions environnementales propres à l'habitat. Les variations de la texture de micro-usure dentaire de cette population de cerfs ainsi que de la population sympatrique de daims en fonction de la saison et du sexe des individus sont plus largement discutés au chapitre suivant (chapitre 4 : Berlioz, Azorit, et al., 2017, sous presse). Les effectifs de cerfs et daims de Lugar-Nuevo pour chaque saison sont présentés dans l'annexe 10 (p. a-72 à p. a-73).

Les cerfs élaphe de Gaick [9], au sein du parc national de Cairngorn dans les Highlands (Ecosse), évoluent dans un environnement ouvert de type lande, riche en bruyères (*Calluna vulgaris*) et en herbacées. Les herbacées monocotylédones sont abondantes, tandis que les herbacées dicotylédones sont rares. Les cervidés des Highlands consomment toute l'année une importante proportion d'herbacées monocotylédones (Mitchell et al., 1977). L'étude des contenus de panses a permis de montrer qu'entre novembre et mars, les biches de Glen Feshie, situé dans les Highlands à proximité de Gaick, ont une alimentation composée à 90% d'herbacées monocotylédones et de *Calluna vulgaris*. En comparaison des mâles, elles consomment plus de plantes herbacées, qui sont plus digestibles (Staines, Crisp, & Parish, 1982). Les spécimens inclus dans la présente analyse sont des biches abattues entre octobre et janvier (tableau 1 du chapitre 2, p. 30, annexe 10, p. a-72 à a-73). L'étude des contenus de panses, comme l'analyse texturale (complexité [Asfc] faible, anisotropie [epLsar] élevée, hétérogénéité de la complexité [HASfc 81] faible ; tableau 5, figures 10 et 11) sont en faveur d'un régime alimentaire clairement pousseur.

La forêt polonaise de Knyszyńska [13] est composée majoritairement de conifères (plus de 80%). Elle abrite une zone marécageuse plus ouverte dominée par les aulnes. Elle est caractérisée par une grande diversité d'ongulés (*Cervus elaphus* principalement, mais aussi *Bison bonasus*, *Alces alces*, *Sus scrofa*, *Capreolus capreolus*). L'alimentation des ongulés est complétée par du foin en hiver notamment au niveau des échelles d'affût dans les zones d'abattage, autant à Knyszyńska qu'à Augustowska [1] et à Białowieża [4] (Borowik et al., 2016). A Knyszyńska, la texture de micro-usure dentaire des cerfs se situe dans la gamme de variation des herbivores généralistes (anisotropie [epLsar] relativement forte, complexité [Asfc] et hétérogénéité de la complexité [HAsfc 81] relativement faibles).

La forêt d'Augustowska [1] présente de nombreuses ressemblances avec celle de Knyszyńska [13]. Elle est elle aussi dominée par les conifères (85%). Les ongulés y sont également diversifiés (*Cervus elaphus* et *Capreolus capreolus* principalement, mais aussi *Bison bonasus*, *Alces alces* et *Sus scrofa*). L'alimentation des ongulés est complétée par du foin en hiver (Borowik et al., 2016). La texture de micro-usure dentaire des cerfs élaphe abattus à Augustowska entre octobre et janvier (tableau 1 du chapitre 2, p. 30, effectifs saisonniers disponibles dans l'annexe 10, p. a-72 à p. a-73) témoigne d'une alimentation finivestivale et automnale de mangeur mixte.

Il n'y a pas de différences significatives entre la population de cerfs élaphe de Knyszyńska [13] et celle d'Augustowska [1].

La forêt primaire de Białowieża [4] est une forêt dense dominée par les arbres feuillus à feuilles décidues. Comme présenté précédemment, l'analyse des contenus de panses de cerfs de Białowieża abattus à l'automne et en hiver ont mis en évidence une consommation importante de feuilles, de petites branches et d'écorce de plusieurs essences d'arbres (Gębczyńska, 1980). La texture de micro-usure dentaire des cerf élaphe de Białowieża abattus entre octobre et avril (tableau 1 du chapitre 2, p. 30, annexe 10, p. a-72 à a-73) est en accord avec ces résultats et témoigne de la consommation d'une végétation dicotylédones

ligneuse proche de celle consommée par les élans avec qui la population de cerfs est sympatrique (anisotropie [epLsar] faible, complexité [Asfc] et hétérogénéité de la complexité [HAsfc 81] fortes ; tableau 5, figures 10 et 11). Il existe des différences texturales des cerfs élaphe de Białowieża, en fonction de la saison considérée (tableaux 14 et 15). Ainsi, les textures de micro-usure dentaire des cerfs abattus en novembre-décembre, qui reflètent le régime alimentaire automnal de ces animaux, sont caractérisées par un volume de remplissage textural particulièrement fort qui se distingue de celui des autres saisons considérées. Sabina (1970 *Fide* Gębczyńska, 1980) avait montré que le régime alimentaire estival des cerfs élaphe de la forêt primaire de Białowieża était caractérisé par une importante consommation de feuilles et de jeunes pousses d'arbres non ligneuses, tandis que ces cerfs consommaient en hiver une plus grande part de petites branches lignifiées et d'écorces d'arbre. Les valeurs de volume de remplissage textural (Tfv) de ces cerfs abattus en novembre-décembre semblent témoigner de la consommation en automne d'une grande quantité d'écorces et de branches également durant la période automnale. Les résultats montrent aussi une hétérogénéité de la complexité à 9 cellules (HAsfc 9) significativement plus importante en mars-avril représentant le signal hivernal, qu'entre septembre et février (signal estival et automnal). Gębczyńska (1980) a montré que les cerfs élaphe de Białowieża consommaient une quantité plus importante de graminées en automne qu'en hiver, qui pourrait expliquer cette différence d'hétérogénéité de la complexité.

La texture des micro-usures dentaires de la population de cerfs de Białowieża [4] et de celle de Knyszyńska [13], toutes deux abattues entre octobre et janvier (tableau 1 du chapitre 2, p. 30, annexe 10, p. a-72 à a-73), sont significativement différentes en termes de complexité (Asfc), d'anisotropie (epLsar) et d'échelle de complexité maximale (Smc), malgré le fait que l'alimentation de ces deux populations soit complétée par du foin pendant la période considérée (Borowik et al., 2016). Cette différence de texture indique un régime alimentaire plus brouteur pour les cerfs élaphe de la population de Białowieża. Cette différence résulte vraisemblablement de différences de régime alimentaire, en lien

avec l'importante différence de diversité végétale, notamment du couvert arboré, entre ces deux forêts. On peut supposer qu'en l'absence de compléments alimentaires, les différences entre les deux populations seraient plus importantes.

D'après l'analyse des contenus stomachaux de cerfs abattus dans les Bauges [3] entre septembre et février (Redjadj et al., 2014), les herbacées monocotylédones constituent près de 37% de leur régime alimentaire. Les plantes semi-ligneuses persistantes, notamment le lierre (*Hedera helix*) et les ronces (*Rubus fruticosus*) prennent part pour presque 20% à leur alimentation. Enfin, les fruits (pommes et glands essentiellement) composent 16%, les conifères 10% et les débris ligneux 5,4% de leur régime alimentaire. Les autres végétaux consommés constituent moins de 5% de l'alimentation des cerfs élaphe des Bauges à cette période de l'année. Malgré ces résultats, les cerfs élaphe abattus entre septembre et février sont caractérisés par des valeurs de leurs paramètres texturaux typiques de pisseurs (anisotropie [epLsar] la plus forte au sein des *Cervus elaphus*, complexité [Asfc] faible, hétérogénéité de la complexité [HAsfc 9 et 81] assez faible). Ils présentent des valeurs de leurs paramètres texturaux comparables aux valeurs mises en évidence pour les cerfs élaphe de Lugar-Nuevo (tableau 5, figures 10 et 11 ; les effectifs de cerfs élaphe pour chaque saison sont présentés dans l'annexe 10, p. a-72 à p. a-73). Une analyse conduite dans une zone montagneuse alpine dans la même région sous un climat comparable au sein du Parc naturel Orsiera-Rocciavré (Italie) sur les fèces de cerfs élaphe sympatriques de populations de mouflons, de chevreuils et de chamois a donné des résultats très différents (Bertolino, Di Montezemolo, & Bassano, 2009). D'après cette étude, les cerfs élaphe consomment entre 55 et 65% d'herbacées monocotylédones (Gramineae) en été et à l'automne. Ces résultats poussent à s'interroger sur la fiabilité des résultats obtenus via l'analyse de contenus de panses (Gaare et al., 1977) pour la reconstitution des régimes alimentaires. Ainsi, la texture de la micro-usure dentaire des cerfs élaphe des Bauges pourrait indiquer que ces cervidés consommaient plus d'herbacées monocotylédones que mis en évidence par l'étude des contenus stomachaux de ces animaux.

Arc-en-Barrois [2] est un habitat de type forêt mixte de feuillus dominée par les chênes, composée de zones plus ouvertes qui constituent les zones de prédilection des cerfs pour leur recherche de nourriture (Allain et al., 1978). L'étude d'Allain et al. (1978), a consisté à évaluer la pression exercée par la prise alimentaire des cerfs sur les différents types de végétaux présents à Arc-en-Barrois. Pour ce faire, les auteurs ont fait l'inventaire des traces laissées par l'abroustissement par les cerfs sur la végétation. Si la pression des cerfs sur les végétaux ligneux a été jugée importante à Arc-en-Barrois, cela n'a pas été le cas pour les herbacées. Toutefois, une telle méthode présente des biais, notamment la sous-évaluation des plantes herbacées dans le régime alimentaire des herbivores (Allain et al., 1978 ; Mitchell et al., 1977). Dans ce contexte, la texture de micro-usure dentaire des cerfs d'Arc-en-Barrois, caractérisée par une anisotropie [epLsar] assez élevée, une complexité (Asfc) faible et une hétérogénéité de la complexité faible (HASfc 81 ; la plus faibles au sein des *Cervus elaphus*), est en faveur d'une alimentation de paisseur. Ce travail vient compléter notre connaissance du comportement alimentaire de ces cerfs en mettant en évidence l'importante consommation d'herbacées monocotylédones et confirme les limites de l'observation des zones d'abroustissement pour la reconstruction des régimes alimentaires des cervidés. L'absence d'informations concernant la saison d'abattage des cerfs inclus dans la présente étude (annexe 10, p. a-72 à p. a-73) ne permet pas d'aller plus loin dans les interprétations.

La forêt de Paimpont [19], qui constitue un reliquat de la forêt de Brocéliande, est une forêt ouverte composée principalement d'arbres à feuilles décidues (22%). Peu d'informations sont disponibles concernant les cerfs de cet habitat. La texture de micro-usure dentaire des cerfs de Paimpont abattus pendant la saison de la chasse (entre septembre et janvier) témoigne d'une alimentation généraliste (tableau 5 ; figures 10 et 11 : complexité [Asfc] et anisotropie [epLsar] moyennes, hétérogénéité de la complexité [HASfc 81] relativement forte témoignant de la consommation d'aliments aux propriétés physiques diversifiées).



La forêt domaniale de Châteauroux [6] et la forêt de Lancosme [16] font partie du parc naturel régional de la Brenne. Les deux populations sont géographiquement très proches mais appartiennent à des massifs forestiers différents et peu communicants car séparés par l'autoroute A20 (Prunier, Colyn, Legendre, & Flamand, 2017). Les deux populations françaises situées dans des contextes environnementaux similaires et dont les spécimens ont été abattus dans les deux cas durant la période de chasse (respectivement septembre à février et septembre à janvier ; annexe 10, p. a-72 à p. a-73) présentent des textures de micro-usure dentaire similaires, caractérisées par une anisotropie (epLsar), une complexité (Asfc) et une hétérogénéité de la complexité (HASfc 81) moyennes, typiques d'un régime alimentaire généraliste (figures 10 et 11 ; tableau 5).

La Norvège constitue l'extrême nord de la répartition géographique de *Cervus elaphus*. La population de cerfs de Hemne [11] est la population la plus au nord du jeu de données de la présente étude. Elle occupe une forêt ouverte de conifères dans un paysage côtier de fjords. La strate herbacée est également abondante (Albon & Langvatn, 1992). Les spécimens abattus entre septembre et décembre (annexe 10, p. a-72 à p. a-73) présentent une texture de micro-usure dentaire de généralistes (tableau 5, figures 10 et 11 : valeurs moyennes d'anisotropie [epLsar], de complexité [Asfc] et d'hétérogénéité de la complexité [HASfc]), ce qui n'est pas surprenant au vu des caractéristiques de l'habitat.

Kvinnherad [15], dans le parc national de Folgefonna, est caractérisé par une végétation de type forêt boréale (taïga) composée de conifères et d'arbres aux feuilles décidues. Cet habitat est caractérisé par une forte saisonnalité, avec une quantité importante de neige en hiver et une croissance végétale estivale (Mysterud, Yoccoz, Langvatn, Pettoelli, & Stenseth, 2008). La texture de micro-usure dentaire des cervidés de cet habitat, abattus entre septembre et février (tableau 1 du chapitre 2, p. 30, annexe 10, p. a-72 à a-73), reflète principalement l'alimentation consommée par les cerfs en été et à l'automne. Celle-ci est caractéristique d'un régime alimentaire de mangeur mixte reflétant la consommation à la fois

d'éléments du couvert arboré et de la strate herbacée (tableau 5, figures 10 et 11 : valeurs moyennes d'anisotropie [epLsar], de complexité [Asfc] et d'hétérogénéité de la complexité [HAsfc]).

Le chevreuil, *Capreolus capreolus*, est souvent qualifié de brouteur sélectif (Tixier et al., 1997), favorisant les aliments riches en nutriments et caractérisés par une faible concentration de cellulose (Degrez & Libois, 1991 ; Hofmann, 1989). Hofmann (1989) souligne d'ailleurs les ressemblances entre le régime alimentaire du chevreuil et celui de l'élan. Dans le cas du chevreuil, cette sélectivité alimentaire est mise en relation avec sa petite taille corporelle qui limite le temps de rétention des aliments dans le rumen, le contraignant ainsi à sélectionner des aliments de haute qualité nutritive (De Jong, Gill, Van Wieren, & Burlton, 1995 ; Maizeret et al., 1991). Il consomme une grande variété d'essences végétales (Goffin & De Crombrughe, 1976). S'il est capable d'adapter son alimentation en fonction des ressources disponibles dans l'habitat, le chevreuil favorise quand celles-ci sont disponibles les espèces végétales ligneuses et semi-ligneuses et les fructifications de celles-ci (Degrez & Libois, 1991 ; Goffin & De Crombrughe, 1976 ; Maublanc et al., 1991). Les ronces (*Rubus* sp.) notamment occupent une part importante de l'alimentation de cette espèce tout au long de l'année et peuvent constituer la majorité du bol alimentaire en hiver (Cransac et al., 2001 ; Degrez & Libois, 1991). Cependant, les chevreuils peuvent se tourner vers les jeunes pousses de la strate herbacée, dont les herbacées monocotylédones, quand celles-ci sont abondantes (habitat de plaine), ou au printemps, quand d'autres ressources végétales préférées ne sont pas encore disponibles (Degrez & Libois, 1991 ; Gębczyńska, 1980 ; Jackson, 1980). Contre toute attente, la texture de micro-usure dentaire de *Capreolus capreolus*, caractérisée par une anisotropie (epLsar) forte, une complexité (Asfc) faible à moyenne et une hétérogénéité de la complexité (HAsfc 81) moyenne (figures 10 et 11, tableau 5), est en complet désaccord avec nos connaissances du comportement alimentaire de brouteur sélectif des chevreuils. Au contraire, des valeurs des paramètres texturaux proches de celles d'*Alces alces* étaient attendues. En effet, si l'on se réfère à l'étude de Scott (J. R. Scott, 2012), les chevreuils inclus dans la présente étude occupent l'espace écologique habituellement attribué aux généralistes et aux paiseurs.

Au contraire, l'analyse texturale des chevreuils de la forêt de Białowieża (Merceron et al., 2014) avait mis en évidence des valeurs de paramètres texturaux en faveur d'un régime alimentaire de brouteur, plus en accord avec les connaissances acquises par ailleurs concernant le régime alimentaire de ce taxon (Hofmann, 1989 ; Tixier et al., 1997). Quelles sont les caractéristiques de l'alimentation du chevreuil ou d'autres éléments mastiqués par celui-ci (en particulier les poussières) qui pourraient expliquer un tel signal ? Afin de mieux comprendre ces résultats, il est important de s'intéresser aux particularités des populations incluses dans l'analyse.

La population de chevreuils des Bauges [3] occupe un habitat de moyenne montagne, en sympatrie avec des cerfs élaphe, des mouflons, des chamois et des sangliers (Gaudry et al., 2015 ; tableau 3 ainsi que Redjadj et al., 2014). Aux altitudes fréquentées par la population de chevreuils, la végétation est caractérisée par un couvert forestier important, composé d'arbres feuillus et d'un sous-bois constitué de plantes semi-ligneuses, notamment de ronces (Gaudry et al., 2015 ; Redjadj et al., 2014). Sur la base des contenus de panse de spécimens abattus entre septembre et janvier (Redjadj et al., 2014), les chevreuils des Bauges sont considérés par les auteurs comme des non-paisseurs stricts (« obligate non-grazer »). Durant cette période, ils consomment près de 50% de buissons à feuilles persistantes (*Rubus fruticosus* et *Hedera helix* principalement) ainsi qu'environ 20% de phorbes (herbacées dicotylédones). Les herbacées monocotylédones constituent 5,2% de leur alimentation, et les débris ligneux presque 6%. Les autres plantes consommées constituent moins de 5% de leur régime alimentaire. Les chevreuils des Bauges inclus dans la présente étude ont été abattus à la même période de l'année et constituent un sex-ratio relativement équilibré (annexe 10, p. a-72 à a-73). Leur texture de micro-usure dentaire reflète donc leur régime alimentaire estival et automnal (Calandra & Merceron, 2016 ; Grine, 1986 ; Teaford & Oyen, 1989). Cette texture est typique, comme la texture des micro-usures dentaires de l'espèce, d'une écologie alimentaire de généraliste voire de pisseur (anisotropie [epLsar] élevée, complexité [Asfc] moyenne, hétérogénéité de la complexité [HASfc 81] très élevée (tableau 5, figures 10 et 11). L'habitat des Bauges

[3] n'étant pas clos, une hypothèse pour expliquer ces résultats contradictoires serait que la consommation d'herbacées monocotylédones ait pu être sous-estimée et que les chevreuils des Bauges, ne se cantonnant pas à l'intérieur de la forêt, aient pu fréquenter les milieux ouverts avoisinants et consommer une quantité non négligeable d'herbacées monocotylédones. La faible proportion de tels éléments dans les panses des animaux abattus pourrait alors résulter d'un biais lié à l'analyse des contenus de panses. Plusieurs auteurs (Gaare et al., 1977 ; Goffin & De Crombrughe, 1976 ; Mitchell et al., 1976) se sont intéressés aux limites de cette méthode et soulignent l'existence de biais méthodologiques (i. e. le choix de la taille des mailles des tamis, les différences d'identification inter-observateurs). Il existe également des limites biologiques. Par exemple, le moment où les animaux sont abattus impacte les résultats puisque les cervidés ne consomment pas les mêmes essences végétales tout au long de la journée. De plus, il existe des différences de digestibilité en fonction des propriétés physico-chimiques des essences végétales consommées, mais également en fonction de la composition de la flore bactérienne (celle-ci permettant une digestion plus efficace des ressources consommées couramment) et de la composition même du bol alimentaire. L'ensemble de ces facteurs méthodologiques et biologiques peut induire des différences de fiabilité des résultats entre études de contenus de panses, qui justifient le fait que dans ce travail les résultats des analyses de texture de micro-usure dentaire puissent dans certains cas être en accord avec les analyses de contenus de panses et dans d'autre cas donner des résultats plus divergents. Les chevreuils étant les plus petits cervidés européens, ils broutent nécessairement des aliments situés proches du sol, notamment en comparaison des élans (*Alces* : jusqu'à 3 m : Ball & Dahlgren, 2002 ; Cibien, Bideau, Boisaubert, & Maublanc, 1989 ; *Capreolus* : du sol à 1,20 m: De Jong et al., 1995). Une autre hypothèse serait alors l'impact de la quantité de poussières et de particules terrigènes ingérées par les chevreuils sur les valeurs des paramètres texturaux, un facteur longtemps débattu dans le cadre des analyses de micro-usure dentaire (Lucas, 2004 ; Sanson et al., 2007 ; Ungar, Teaford, Glander, & Pastor, 1995). Cependant, une étude expérimentale récente (Merceron, Ramdarshan, et al., 2016) a permis de

montrer que la consommation de particules minérales exogènes n'affecte pas l'écart existant entre les brouteurs et les pisseurs. Ainsi, de telles valeurs des paramètres texturaux des chevreuils ne paraissent pas explicables par le seul effet de l'ingestion de particules terrigènes.

Les chevreuils de Dourdan [8], représentés dans cette étude par des spécimens abattus au cours de quatre intervalles saisonniers restreints, occupent une forêt ouverte non clôturée sous un climat tempéré (Cransac et al., 2001 ; Vincent et al., 1995). Ils constituent les seuls ongulés présents toute l'année, les cerfs élaphe et les sangliers fréquentant la forêt de Dourdan de manière irrégulière (Cransac et al., 2001 ; Vincent et al., 1995). L'analyse des contenus stomachaux de ces chevreuils (Cransac et al., 2001) a permis de montrer une importante consommation de végétaux semi-ligneux toute l'année, notamment de ronces et de chèvrefeuille. Quelques herbacées monocotylédones ainsi que de la bruyère et du lierre sont consommés en automne et en hiver. Au printemps et en été les chevreuils consomment des dicotylédones, notamment des bourgeons et des feuilles d'arbres. La texture des micro-usures dentaires obtenue pour ces animaux est au contraire en faveur d'une alimentation de pisseur (anisotropie [epLsar] élevée, complexité [Asfc] faible, hétérogénéité de la complexité [HASfc 81] moyenne, tableau 5, figures 10 et 11). Pour cette population la consommation d'herbacées monocotylédones aurait également pu être sous-estimée dans l'analyse des contenus de panses. En effet, la forêt n'étant pas clôturée, les chevreuils de Dourdan [8] ont accès à des zones plus ouvertes à l'extérieur de la forêt. Cependant les résultats de l'analyse isotopique portant sur le  $\delta^{13}\text{C}$  du collagène des os de ces chevreuils par Drucker et al. (2008) sont en faveur de l'exploitation d'un habitat sous une canopée dense (Rodière, Bocherens, Angibault, & Mariotti, 1996). Ces spécimens avaient déjà fait l'objet d'une analyse de leur texture de micro-usure dentaire (Merceron et al., 2010). Dans cette étude, la coriacité des feuilles de ronces constituait un argument pour expliquer des valeurs d'anisotropie élevées, au moins en hiver. Ainsi, les particularités physiques des aliments consommés par les chevreuils de Dourdan pourraient également expliquer une telle texture de micro-usure dentaire.

La population de chevreuils de Chizé [7] occupe en sympatrie avec une population de sangliers une forêt mixte aux clôtures infranchissables (tableau 3 et Nilsen et al., 2009 ; Pettorelli et al., 2002 ; Saïd et al., 2005), ce qui exclut donc la consommation d'une importante quantité de végétaux monocotylédones à l'extérieur. Deux études ont porté sur l'analyse des contenus de panses de chevreuils de Chizé, en été et en hiver (Maizeret et al., 1991, 1989). Aux deux saisons considérées et même en situation de densité de population importante, ces animaux consomment en grande majorité des essences végétales dicotylédones, alors que la consommation d'herbacées monocotylédone est faible. Les résultats obtenus par l'analyse des contenus de panses sont en faveur d'une sélectivité importante, puisque six espèces de dicotylédones pouvant être peu abondantes dans l'habitat (majoritairement du lierre, des ronces et des glands quand ceux-ci sont disponibles) constituent au moins 70% de leur régime alimentaire. La texture des micro-usures dentaires de chevreuils de Chizé [7] abattus tout au long de l'année (sex-ratio relativement équilibré, annexe 10, p a-71) est pourtant là encore en faveur d'un régime alimentaire généraliste voire pisseur (anisotropie [epLsar] élevée, complexité [Asfc] moyenne, hétérogénéité de la complexité [HAsfc 81] moyenne, tableau 5, figures 10 et 11). Ces résultats invalident l'hypothèse précédente selon laquelle un tel signal pourrait être expliqué par la consommation d'importantes quantités d'herbacées monocotylédones. Une analyse de la micro-usure dentaire en 2D des chevreuils de Chizé (Merceron et al., 2004) avait au contraire montré que les facettes dentaires de ceux-ci étaient majoritairement couvertes de ponctuations, en faveur d'un régime alimentaire de brouteur.

Les trois populations de chevreuils étudiées ici présentent entre elles des différences de texture significatives (tableaux 5 et 9). Ainsi, la population des Bauges [3] est caractérisée par une hétérogénéité de la complexité nettement plus élevée que celle de Dourdan [8], en faveur de la consommation d'aliments aux propriétés physiques plus diversifiées dans les Bauges. Ce paramètre textural est en général plus élevé chez les herbivores brouteurs que pisseurs, ce qui pourrait refléter la différence de densité du couvert arboré entre Dourdan (forêt ouverte non clôturée) et la zone forestière fréquentée par les chevreuils dans

le massif des Bauges (tableau 3). Il existe également une différence significative d'anisotropie (epLsar) entre les chevreuils des Bauges et ceux de Chizé [7]. Cette différence pourrait être mise en lien avec le nombre de taxa d'ongulés présents en sympatrie avec le chevreuil dans le massif des Bauges (cerfs élaphe, chamois, mouflons et sangliers ; Redjadj et al., 2014), qui pourrait induire une compétition accrue dans cet habitat et la consommation par les chevreuils d'une proportion plus importante d'herbacées monocotylédones. A Chizé en revanche, les chevreuils ne partagent leur habitat qu'avec une population de sangliers (tableau 3) induisant une compétition pour les ressources moins importante. Cependant, étant donné que pour les populations de chevreuils étudiées ici, les valeurs de ce paramètre suscitent de nombreuses interrogations, il convient de rester prudent quant aux causes écologiques d'une telle différence.

A l'issue de l'analyse de ces trois populations de chevreuils, il ressort que malgré un régime alimentaire de brouteur soutenu par de nombreuses études basées sur plusieurs indicateurs différents, ces animaux issus d'habitats forestiers présentent des textures de micro-usure dentaire typiques de généralistes voire de pisseurs. Ces résultats étant homogènes à l'échelle spécifique et pour un grand nombre d'individus (N=128), cela suggère que *Capreolus capreolus* sorte du modèle dans le cadre duquel on associe classiquement à une anisotropie forte et une complexité faible un régime alimentaire de pisseur et à une anisotropie faible et une complexité moyenne à élevée un régime alimentaire de brouteur, les généralistes présentant des valeurs moyennes pour ces deux principaux paramètres texturaux. Il ressort de ces résultats que l'analogie faite entre le paramètre d'anisotropie (epLsar) obtenu dans le cadre des analyses texturales est le nombre et l'orientation des stries analysées dans le cadre de la micro-usure dentaire en deux dimensions constitue probablement une simplification. Pour autant, l'exemple des chevreuils constitue un cas isolé puisque le modèle sus-cité se montre efficace pour la discrimination des catégories alimentaires de très nombreux taxa actuels pour lesquels le régime alimentaire est documenté par ailleurs (J. R. Scott, 2012, mais aussi les travaux de révision de Calandra & Merceron, 2016 ; DeSantis 2016 et les

références qui y sont citées). Ainsi, les quatre autres espèces de cervidés actuels européens mais également un grand nombre d'autres mammifères dont de nombreux ongulés et des primates donnent des résultats de texture de micro-usure dentaire tout à fait cohérents avec les caractéristiques de leur régime alimentaire (voir notamment la bibliographie sur le sujet dans l'annexe 1 de Calandra & Merceron, 2016). L'existence de propriétés physiques particulières, propres à l'alimentation de *Capreolus capreolus* et qu'il reste à identifier constitue ici l'hypothèse privilégiée pour expliquer les valeurs d'anisotropie de cette espèce. La piste de l'influence du caractère coriace, et non nécessairement « abrasif de par la présence de phytolithes » (Lucas et al., 2000) des aliments et de l'impact de cette propriété sur les valeurs d'anisotropie mérite d'être approfondie. Une hypothèse alternative pour expliquer ces différences entre élans et chevreuils, pourtant tout deux brouteurs sélectifs, serait liée à la consommation par les élans d'une plus grande proportion d'éléments lignifiés (Vivås, Sæther, & Andersen, 1991), tandis que les chevreuils consomment des végétaux semi-ligneux en grande quantité (Cransac et al., 2001 ; Redjadj et al., 2014). De plus, leur différence de hauteur au garrot induit l'accès, pour ces deux taxa, à des feuilles aux propriétés physiques différentes. Alors qu'*Alces alces*, de par sa grande taille, a accès à des feuilles plus exposées à la lumière donc plus épaisses et moins riches en eau (plus coriaces), *Capreolus capreolus* quant à lui a accès à des feuilles d'ombre, plus fines et composées d'une teneur en eau plus importante (Aussenac & Ducrey, 1977). Les différences de textures entre les deux taxa brouteurs sélectifs pourraient être liées aux différences de propriétés physiques des aliments ingérées. Les végétaux semi-ligneux et les feuilles fines et riches en eau consommées par les chevreuils pourraient induire moins de stigmates sur les facettes dentaires que n'en induisent des éléments plus lignifiés, et des feuilles épaisses et coriaces. Pour les chevreuils, la faible quantité de marques laissées par la consommation de dicotylédones pourrait ainsi résulter en la surreprésentation des marques laissées sur les facettes dentaires par la consommation d'aliments plus abrasifs de type herbacées monocotylédones.



Dans le but d'explorer ces pistes, il serait nécessaire de mettre en place une étude globale sur une ou quelques populations bien décrite(s) et à l'habitat bien étudié (habitats forestiers mais aussi milieux plus ouverts), centrée sur les propriétés des aliments consommés par le chevreuil actuel, à l'aide d'outils complémentaires (mesure des capacités mécaniques des plantes, étude des phytolithes, géochimie isotopique ...). Le régime alimentaire de ces chevreuils à différentes saisons devrait nécessairement être bien documenté (identification visuelle des végétaux contenus dans les panses et les fèces, mais également DNA barcoding).

L'exemple du chevreuil montre l'intérêt, dans le cadre de reconstitutions de l'écologie alimentaire des taxa, de l'utilisation conjuguée de plusieurs outils (texture de micro-usure dentaire, géochimie isotopique, contenus de panses, ...), afin de réduire les erreurs d'interprétations liées aux biais inhérents à chacune de ces méthodes. Il souligne également la nécessité d'aller plus loin dans la caractérisation des textures par le développement de nouveaux paramètres texturaux discriminants, complémentaires de ceux déjà existants. La collaboration actuelle entre les membres de l'équipe de l'ANR trident (PI : Gildas Merceron) et ceux de l'institut P' (CNRS - Université de Poitiers – ISAE-ENSMA - UPR 3346) a pour objectif le développement de tels paramètres (Francisco, Blondel, Brunetière, Ramdarshan, & Merceron, 2017 ; Francisco, Brunetière, Berlioz, Ramdarshan, & Merceron, 2016).

Le tableau 16 constitue une synthèse des résultats obtenus dans ce travail. Il permet également de comparer ces résultats avec ceux obtenus via d'autres approches.

### 3.4.2- Modèle *Cervus elaphus* : effet des facteurs environnementaux sur la texture de micro-usure dentaire

	population	Régime alimentaire des cervidés actuels	
		analyse texturale	autres approches
<i>A. alces</i>	Białowieża (4)	ce travail et Merceron et al., 2014: régime alimentaire de brouteur, incorporant une quantité importante d'éléments ligneux	/
	Bierbza (5)	régime alimentaire de brouteur, incorporant une quantité particulièrement importante d'éléments ligneux	analyse des fèces (Kuijper et al., 2016): régime alimentaire composé à 80% d'éléments ligneux, et de moins de 20% d'herbacées monocotylédones
	Gausdal (10) Målselv (18)	régime alimentaire de brouteur sélectif, incorporant une quantité importante d'éléments ligneux	gamme d'essences végétales plus large à Målselv qu'à Gausdal (Sæther & Andersen, 1990)
<i>C. capreolus</i>	Les Bauges (3)	valeurs des paramètres texturaux compatibles avec un régime alimentaire de généraliste voire paisseur	analyse du contenu des panses (Redjadj et al., 2014): buissons à feuilles persistantes: 50% (dont ronces et lierre) ; herbacées dicotylédones : 20% ; herbacées monocotylédones : 5,2%
	Dourdan (8)	ce travail: valeurs des paramètres texturaux compatibles avec un régime alimentaire de paisseur  Merceron et al., 2010 avancent l'argument de l'effet de la coriacité des ronces pour expliquer des valeurs d'anisotropie élevées, au moins en hiver	analyse du contenu des panses (Cransac et al., 2001): végétaux semi-ligneux toute l'année (ronces et chèvrefeuille) ; quelques herbacées monocotylédones et lierre en automne et en hiver; dicotylédones (bourgeons et feuilles d'arbres) au printemps et en été  δ13C du collagène (Drucker et al., 2008): exploitation d'un habitat sous une canopée dense
	Chizé (7)	valeurs des paramètres texturaux compatibles avec un régime alimentaire de généraliste voire paisseur	analyse du contenu des panses (Maizeret et al., 1989; 1991): comportement alimentaire sélectif, consommation d'éléments d'arbres et d'arbustes, dominée par le lierre, les ronces et les glands micro-usure dentaire en 2D (Merceron et al., 2004): régime alimentaire de brouteur (nombreuses ponctuations)
<i>C. elaphus</i>	Lugar-Nuevo (17)	régime alimentaire de paisseur non sélectif	analyse du contenu des panses (Azorit et al., 2012): régime alimentaire de paisseur, 62-95% d'herbacées monocotylédones en fonction de la saison et du sexe
	Les Bauges (3)	régime alimentaire de paisseur	analyse du contenu des panses (Redjadj et al., 2014; même habitat): herbacées monocotylédones: 37%; végétaux semi-ligneux: 20%; fruits (dont pommes et glands): 16%; conifères: 10%
	Châteauroux (6) Lancosme (16)	régime alimentaire de généraliste régime alimentaire de généraliste	analyse de fèces (Bertolino, et al., 2009; même région, même type d'habitat): 55-65% d'herbacées  /
	Arc-en-Barrois (2)	régime alimentaire de paisseur	inventaire des marques d'abrouissement (Allain et al., 1977): fréquentation des zones ouvertes et pression forte exercée sur les végétaux dicotylédones
	Paimpont (19)	régime alimentaire de généraliste	/
	Białowieża (4)	ce travail et Merceron et al., 2014: régime alimentaire de brouteur, consommation forte d'éléments ligneux	analyse du contenu des panses (Gębczyńska, 1980): consommation importante de feuilles, de petites branches et d'écorce de plusieurs essences d'arbres et d'arbustes
	Knyszyńska (13)	régime alimentaire de paisseur	complémentée par du foin en hiver (Borowik et al., 2016) forêt de conifère et alimentation
	Augustowska (1)	régime alimentaire généraliste, caractérisé par une forte consommation d'herbacées monocotylédones	complémentée par du foin en hiver (Borowik et al., 2016) forêt de conifère et alimentation
	Gaick (9)	régime alimentaire de paisseur	analyse du contenu des panses des biches de Glen Feshie (même région géographique): 90% d'herbacées monocotylédones et de <i>Calluna vulgaris</i>
	Kvinnherad (15) Hemne (11)	régime alimentaire généraliste	/
<i>D. dama</i>	Lugar-Nuevo (17)	régime alimentaire de généraliste, ou de paisseur sélectionnant des végétaux peu abrasifs	analyse du contenu des panses (Azorit et al., 2012): régime alimentaire de paisseur, 60-90% d'herbacées monocotylédones en fonction de la saison et du sexe
<i>R. tarandus</i>	Hardangervidda (12)	ce travail et Bignon-Lau et al., 2016 (Annexe 8): régime alimentaire généraliste incorporant dans son alimentation une part plus importante d'essences végétales dicotylédones	impact de la limitation des ressources alimentaires (Skogland, 1989): accès plus limité aux herbacées monocotylédones à Hardangervidda, résultant d'une densité de la population de rennes plus importante
	Knutshø (14)	ce travail et Bignon-Lau et al., 2016 (Annexe 8): régime alimentaire généraliste incorporant dans son alimentation une part plus importante d'herbacées monocotylédones	

Tableau 16: Comparaison des régimes alimentaires des cervidés actuels étudiés, inférés à partir de l'analyse de la texture de la micro-usure dentaire et via d'autres approches (contenus de panses, analyses de fèces, traces d'abrouissement et analyse isotopique). Les numéros entre parenthèses correspondent à ceux utilisés pour chaque environnement dans les figures 10 et 11.

Les analyses effectuées dans ce chapitre testant l'influence des facteurs environnementaux sur les valeurs des paramètres texturaux de *Cervus elaphus* ont montré qu'à l'exception de l'altitude, tous permettaient d'identifier des différences significatives entre populations (tableau 7).

Parmi ces paramètres environnementaux, la végétation constitue le facteur le plus informatif, puisqu'elle explique 35% de la variance observée. Un tel pourcentage n'est pas étonnant, d'autant que le régime alimentaire du cerf, espèce peu sélective, est principalement influencé par la disponibilité des ressources dans l'habitat (Gebert & Verheyden-Tixier, 2001 ; Goffin & De Crombrughe, 1976). A partir des figures 10 et 11, basées sur les paramètres texturaux de complexité (Asfc), d'anisotropie (epLsar) et d'hétérogénéité de la complexité (HASfc 81) on distingue trois ensembles de populations. Le premier, caractérisé par des valeurs d'anisotropie élevées et des valeurs de complexité et d'hétérogénéité de la complexité faibles est représenté par les populations de cerfs élaphe pousseurs des Bauges [3], de Lugar-Nuevo [17], de Gaick [9], de Knyszyńska [13] et d'Arc-en-Barrois [2]. Il s'agit majoritairement de cerfs occupant des habitats ouverts, ou des habitats caractérisés par des zones au couvert arboré faible. Au sein de la forêt de conifères de Knyszyńska il est possible que les valeurs des paramètres texturaux des cerfs témoignent de la fréquentation de la zone marécageuse plus ouverte (tableau 3). Le second groupe, caractérisé par des valeurs témoignant d'un régime alimentaire généraliste (anisotropie, complexité et hétérogénéité de la complexité moyennes) réuni les cerfs élaphe des populations d'Augustowska [1], Châteauroux [6], Lancosme [16], Paimpont [19], Hemne [11] et Kvinnherad [15]. L'ensemble de ces populations occupe des habitats de forêt mixtes de feuillus et de conifères, ou de forêt ouverte (tableau 3). Le dernier groupe n'est représenté que par la population de cerfs élaphe de Białowieża [4], qui occupe une forêt primaire au sein de laquelle les zones ouvertes sont peu nombreuses et les essences d'arbres feuillus sont abondantes (tableau 3).

Sur la base du type de végétation, on distingue un certain nombre de différences entre populations déjà évoquées dans le paragraphe précédent telles que les différences entre la lande de Gaick [9] et la dehesa

de Lugar-Nuevo [17] (différences de complexité [Asfc], d'échelle de complexité maximale [Smc], d'hétérogénéité de la complexité [HASfc 9 et HASfc 81] et de volume de remplissage textural [Tfv] ; tableaux 5 et 10). Du fait du choix de regrouper les populations par classes représentant le type principal de végétation à l'échelle locale, d'autres différences, notamment les différences de texture importantes existant entre deux forêts mixtes telles que Białowieża [4] et Arc-en-Barrois [2], ne sont pas visibles. Un modèle alternatif qui aurait sans doute donné des résultats intéressants aurait été d'expliquer les paramètres texturaux par le pourcentage d'herbacées monocotylédones, de fruits et graines et d'autres dicotylédones. Malheureusement, dans la majorité des cas, ces informations n'étaient pas disponibles pour les populations considérées ici.

Le climat n'explique que 6% de la variance du jeu de données (tableau 7). Ce facteur réunit dans la même catégorie des populations occupant des habitats à la végétation très contrastée, tels que celui des Bauges [3] et les trois forêts polonaises (Białowieża [4], Knyszyńska [13] et Augustowska [1]) au sein de la modalité Dfb (climat froid, sans saison sèche, avec un été relativement chaud ; tableau 3, figure 9). Dans le paragraphe précédent, il a été montré que la texture de micro-usure dentaire des cerfs issus de ces quatre populations était bien différente. D'autres modalités ne sont représentées que par une population. C'est le cas de la modalité climatique BSh (climat semi-aride de type steppe chaude), qui correspond uniquement à la population de Lugar-Nuevo [17]. Dans ce cas, les différences entre cette modalité et les autres modalités climatiques sont influencées par les particularités propres à la végétation disponible à Lugar-Nuevo (tableaux 5 et 11). Afin de s'affranchir d'un signal propre à un habitat, il est nécessaire que chaque catégorie soit représentée par plusieurs populations. Le faible poids explicatif des valeurs des paramètres texturaux par le facteur climat résulte sans doute d'une catégorisation de ce facteur à une échelle géographique trop large, en inadéquation avec le caractère local des informations apportées par l'analyse des textures de micro-usure dentaire. De plus, dans les habitats actuels, la relation entre végétation et climat se trouve biaisée par l'activité anthropique. Par exemple, une dehesa correspond à

un système agro-silvo-pastoral composé d'une strate herbacée omniprésente caractérisée par l'abondance d'herbacées monocotylédones et par un couvert arboré faible et éparse (Azorit et al., 2012 ; Diaz, Campos, & Pulido, 1997 ; Joffre, Vacher, de los Llanos, & Long, 1988 ; Marañón, 1991 ; Olea & San Miguel-Ayanz, 2006). Mais ce système résulte de la restructuration par l'homme d'un écosystème initialement forestier (Scarascia-Mugnozza, Oswald, Piussi, & Radoglou, 2000). Ainsi, sans l'anthropisation des habitats, Lugar-Nuevo [17] et Gaick [9], deux habitats situés sous des latitudes et des climats bien différents, présenteraient également des structures végétales contrastées, qui se traduiraient nécessairement par des différences de valeurs des paramètres texturaux des cerfs élaphe provenant de ces deux habitats. En l'absence du fort impact humain sur les paysages, on s'attendrait à une relation plus forte entre le climat, la structure de la végétation et la texture de la micro-usure dentaire.

Dans le cas de la densité de population, qui représente 4% de la variance (tableau 7), on identifie des différences significatives de complexité (Asfc), d'anisotropie (epLsar), d'échelle de complexité maximale (Smc) et d'hétérogénéité de la complexité à 9 cellules (HAsfc 9) entre des densités inférieures à 1 individu au km<sup>2</sup> (Augustowska et Gaick) et des densités de 1-2 individus par km<sup>2</sup> (les Bauges), mais pas de différence entre Augustowska [1] et Gaick [9] et les populations correspondant à des densités de 5 à 10 individus (Białowieża [4], Paimpont [19], Lancosme [16] et Châteauroux [6]) (tableaux 5 et 12). Ces résultats surprenants sont liés au fait que les populations d'Augustowska [1] et de Gaick [9], représentées toutes deux par des densités de populations très faibles, correspondent à des habitats très contrastés au sein desquels les cerfs présentent des alimentations très différentes. La moyenne des valeurs des paramètres texturaux entre ces deux populations (tableau 5) explique l'absence de différence significative entre les deux modalités du facteur « densité de population ». Ces résultats témoignent du fait que la relation entre la densité de population et le type de végétaux consommés par les cerfs élaphe est trop indirecte pour expliquer les résultats obtenus par l'analyse texturale des cerfs élaphe. De plus, ce paramètre est lui-aussi fortement influencé par les activités et la présence humaines, l'extermination des prédateurs, la réduction

et fragmentation des habitats laissés disponibles pour la faune sauvage (Bongi, 2009 ; Hewison et al., 2001 ; Ripple & Beschta, 2004).

Enfin, la pression de prédation (tableau 7 : 2,5% de la variance) permet d'identifier des différences entre toutes les modalités du facteur (tableaux 5 et 13). Notamment, il existe des différences texturales (hétérogénéité de la complexité à 9 cellules [HASfc 9] et volume de remplissage textural [Tfv]) entre les populations françaises, subissant une pression de prédation nulle et les populations subissant une pression relativement forte, notamment les populations polonaises [1, 4, 13]. Cependant, dans ce cas, la différence de pression de prédation entre les deux ensembles de populations est fortement influencée par les actions d'extermination des prédateurs menées par l'homme en France. En termes de prédicteur des valeurs de texture de micro-usure dentaire potentiellement applicable par la suite à des jeux de données fossiles, ce paramètre pose un important problème de biais lié à l'impact humain et doit donc être écarté.

Ainsi, parmi les facteurs connus pour influencer les stratégies alimentaires des herbivores, seule la végétation semble être un bon facteur permettant d'expliquer des valeurs des paramètres texturaux des cerfs élaphe. Ces résultats ne sont pas surprenants puisque le cerf élaphe, de par la plasticité trophique qui le caractérise, consomme les végétaux les plus abondants dans l'habitat (Gebert & Verheyden-Tixier, 2001 ; Goffin & De Crombrughe, 1976). Le lien qui existe entre la texture de la micro-usure dentaire du cerf élaphe et le type de végétation majoritaire disponible dans son habitat est transposable à d'autres taxa herbivores actuels et fossiles caractérisés par une plasticité trophique comparable. Au contraire, il s'avère plus risqué de s'appuyer sur un tel modèle pour prédire le type de végétation majoritaire dans l'habitat à partir de taxa plus sélectifs comme le chevreuil ou l'élan, puisque ceux-ci consomment des végétaux qui ne sont pas nécessairement abondants dans l'habitat (Hofmann, 1989 ; Maizeret et al., 1991 ; Morow, 1976 ; Shipley et al., 1998 ; Tixier et al., 1997). Heureusement, le fait d'étudier, dans le cadre d'une analyse de texture de la micro-usure dentaire, plusieurs populations d'une espèce actuelle ou fossile, permet d'identifier les espèces caractérisées par une plasticité alimentaire importante (Chapitre

6 : Berlioz, Kostopoulos, et al., 2017, sous presse). Dans le cadre des reconstitutions paléoenvironnementales basées sur les analyses texturales, on peut ainsi identifier les espèces présentant une plasticité alimentaire importante et s'appuyer sur les valeurs de paramètres texturaux de ces taxa qui constituent de bons indicateurs des paléoenvironnements.

### 3.5- CONCLUSIONS

L'analyse de la texture de la micro-usure dentaire de vingt-deux populations actuelles de cervidés européens a permis de montrer que ces cinq espèces occupent toute la gamme de textures de micro-usure dentaire connue pour les herbivores (J. R. Scott, 2012). La dispersion des valeurs de la texture de micro-usure dentaire des cervidés n'est pas plus réduite que celle des bovidés actuels africains (J. R. Scott, 2012). En particulier, à l'exception des résultats obtenus pour *Capreolus capreolus*, qui nécessitent un approfondissement, les résultats de l'analyse texturale témoignent bien du régime alimentaire de brouteur d'*Alces alces*. *Rangifer tarandus* présente des textures de micro-usure dentaire en accord avec son comportement alimentaire opportuniste. L'unique population de *Dama dama* présente un régime alimentaire de mangeur mixte témoignant de sa capacité de sélection de jeunes pousses d'herbacées monocotylédones peu abrasives. *Cervus elaphus* présente une importante plasticité trophique, avec un régime alimentaire pouvant aller de brouteur à paisseur en fonction de l'habitat. Au même titre que le travail de Scott (2012), mon étude constitue une base de données de référence de la texture de micro-usure dentaire pour les cervidés et plus largement pour les herbivores européens. L'incorporation dans l'analyse de plusieurs populations par espèce permet d'aller au-delà du travail de Scott (2012) en prenant en compte non seulement les différences interspécifiques entre cervidés actuels européens (ce chapitre et chapitre 4 : Berlioz, Azorit, et al., 2017) mais également les différences inter-populationnelles (ce chapitre et annexe 9 : Bignon-Lau et al., 2017, p. a-62 à a-71), saisonnières et sexuelles (ce chapitre et Berlioz, Azorit, et al., 2017 ; Bignon-Lau et al., 2017).

Si les valeurs de paramètres texturaux des autres cervidés étudiés sont en accord avec les connaissances actuelles concernant le régime alimentaire de ces espèces, le chevreuil en revanche s'écarte du modèle classique d'interprétation de la texture de micro-usure dentaire par des valeurs d'anisotropie particulièrement élevées malgré un régime alimentaire de brouteur avéré (Tixier et al., 1997 ; Tixier & Duncan, 1996). Cette particularité, en lien avec des propriétés physiques propres aux essences végétales consommées par *Capreolus capreolus* et qu'il reste à définir, souligne le fait que l'anisotropie ne constitue pas le reflet direct du nombre et de l'orientation des stries d'usure utilisées en micro-usure dentaire en deux dimensions afin de caractériser le régime alimentaire des espèces. Ces résultats soulignent l'intérêt de l'utilisation en parallèle de plusieurs outils afin de caractériser l'écologie alimentaire des taxa actuels et fossiles en s'affranchissant (autant que faire se peut) des biais liés à chacune des méthodes. Cependant, les résultats obtenus ici pour le chevreuil ne remettent pas en cause l'efficacité, éprouvée à de maintes reprises, de l'analyse de la texture de la micro-usure dentaire (SSFA ou STA). De plus, cette approche se révèle répétable à l'échelle des herbivores ce qui constitue un réel atout dans le cadre des études paléoécologiques et paléoenvironnementales.

Les résultats obtenus pour les douze populations de cerf élaphe témoignent de l'importante plasticité alimentaire de ce taxon (Gebert & Verheyden-Tixier, 2001). La recherche de paramètres environnementaux permettant d'établir un modèle prédictif des caractéristiques de l'habitat en fonction des valeurs des paramètres texturaux pour *Cervus elaphus* a donné des résultats intéressants. Ainsi, outre le lien existant entre la composition du régime alimentaire et les textures de micro-usure dentaire (comme J. R. Scott, 2012), ce modèle a permis de mettre en évidence, pour un jeu de données de taxa sauvages, le lien fort existant entre le régime alimentaire et le type de végétation majoritaire dans l'habitat. Ce travail atteste du rôle des végétaux consommés, plutôt que des particules terrigènes ingérées lors de la prise alimentaire dans les zones climatiques arides, dans les valeurs des paramètres texturaux obtenues ici. En ce sens, cette étude vient soutenir et renforcer, par l'application à une faune sauvage, les résultats obtenus



dans le cadre d'expérimentations sur des brebis en conditions contrôlées (Merceron, Ramdarshan, et al., 2016), qui avaient mis en évidence le rôle prépondérant des végétaux consommés, et secondaire de la poussière aussi abondante soit elle, sur les valeurs des paramètres texturaux.

La structure de la végétation présente dans un habitat, mise en évidence par le biais de l'analyse texturale, est le reflet du contexte environnemental et climatique dans lequel évoluent les espèces qui l'occupent. En ce sens, l'analyse texturale de taxa fossiles eurytopiques, reflétant la plasticité trophique de ces espèces, constitue un indicateur efficace des conditions paléoenvironnementales et paléoclimatiques à une échelle locale. Ainsi, la base de données de référence établie dans ce chapitre va permettre, en faisant le lien entre la texture de micro-usure dentaire, l'écologie alimentaire et la végétation disponible dans l'habitat, d'accéder à une vision plus claire de l'écologie alimentaire des cervidés fossiles du Pléistocène inférieur d'Europe. Ceci permettra de mieux comprendre le contexte paléoenvironnemental et paléoclimatique dans lequel ces animaux évoluaient et ainsi de mieux appréhender le contexte de la dispersion du genre *Homo* en Europe.

CHAPITRE 4 : DES CERVIDES DANS UN HABITAT ARIDE : LES  
TEXTURES DE MICRO-USURE DENTAIRE REFLETENT  
L'ADAPTABILITE ALIMENTAIRE



Auteurs : Berlioz, E. \*, Azorit, C., Blondel, C., Tellado Ruiz, M.S., et Merceron, G.

\*Auteur correspondant

**RESUME** – Les dents établissent un lien entre un organisme et son environnement. L'usure dentaire constitue un bon outil pour les (paléo)écologues afin de mieux cerner l'écologie et l'habitat des espèces actuelles et fossiles. Dans ce chapitre, nous montrons que l'analyse de la texture de la micro-usure dentaire, en intégrant non seulement la sélection de certaines catégories de végétaux, mais également leur qualité nutritive et leur digestibilité, s'avère utile pour comprendre l'utilisation des ressources. Le partage des ressources, les variations du régime alimentaire en fonction de la saison et du sexe de deux espèces de cervidés occupant une réserve de chasse du sud de l'Espagne, sont explorés ici par le truchement de l'analyse de la texture de la micro-usure dentaire. Cette région méditerranéenne se situe en périphérie des environnements européens classiques du cerf élaphe et du daim en termes de contraintes et de régime alimentaire. Il s'agit donc d'une opportunité pour comprendre leur capacité à vivre sous des conditions difficiles, et les stratégies alimentaires qu'ils développent pour faire face à ces contraintes. Ces deux taxa ont déjà été confrontés à des conditions de vie difficiles au cours du Pléistocène. Les textures de micro-usure mettent en évidence le fait que les deux cervidés présentent des comportements alimentaires différents face à l'abondante strate herbacée présente dans l'habitat, qui constitue la principale ressource alimentaire consommée tout au long de l'année. Les différences entre cerfs élaphe et daims sont liées à des différences de masse corporelle. Avec une rangée incisive plus étroite, *Dama dama* est capable d'un comportement alimentaire plus sélectif, lui permettant de se focaliser sur les parties les moins fibreuses du fourrage. *Cervus elaphus* est plus plastique, caractérisé par des variations alimentaires saisonnières qui reflètent les différences saisonnières de disponibilité des plantes et les besoins physiologiques des cerfs et des biches. D'une manière générale, les végétaux consommés par *Cervus elaphus* sont plus fibreux et moins digestibles que ceux consommés par *Dama dama*.

Cette étude met en lumière le comportement alimentaire de deux cervidés vivant en conditions contraintes. Les résultats de cette étude sont discutés en termes de niches écologiques potentielle et réalisée.

**Mots clés** : Régime alimentaire, climat méditerranéen, Espagne, *Cervus elaphus*, *Dama dama*, usure dentaire.

1  
2 Corresponding Author: Berlioz Emilie  
3 Corresponding Author Address: iPHEP – UMR 7262  
4 6, rue M. Brunet  
5 Bât. B35 – TSA 51106–  
6 86073 Poitiers Cedex 9  
7 France  
8 Corresponding Author Telephone: +33549453753  
9 Corresponding Author Fax: +33549454017  
10 Corresponding Author e-mail: emilie.berlioz@univ-poitiers.fr

11 DEER IN AN ARID HABITAT: DENTAL MICROWEAR TEXTURES TRACK FEEDING  
12 ADAPTABILITY

13 Running Head: dental microwear textures of deer reflect resource partitioning

14

15 AUTHOR 1

16 BERLIOZ EMILIE

17 iPHEP UMR 7262

18 CNRS & Université de Poitiers

19 Bât. B35 – TSA-51106

20 6, rue M. Brunet

21 86073 Poitiers Cedex 9

22 France

23 emilie.berlioz@univ-poitiers.fr

24

25 AUTHOR 2 AZORIT CONCEPCIÓN

26 *Área de Zoología, Campus Las Lagunillas,*

27 *Edificio Ciencias Experimentales y de la Salud (B3), Dependencia:B3-148,*

28 *Universidad de Jaén,*

29 *E23071 Jaén,*

30 *España*

31 [cazorit@ujaen.es](mailto:cazorit@ujaen.es)

32

33 AUTHOR 3

34 BLONDEL CÉCILE

35 iPHEP UMR 7262

36 CNRS & Université de Poitiers

37 Bât. B35 – TSA-51106

38 6, rue M. Brunet

39 86073 Poitiers Cedex 9

40 France

41 [cecile.blondel@univ-poitiers.fr](mailto:cecile.blondel@univ-poitiers.fr)

42

43 AUTHOR 4

44 SIERRA TELLADO RUIZ MARÍA

45 *Área de Zoología, Campus Las Lagunillas,*

46 *Edificio Ciencias Experimentales y de la Salud (B3), Dependencia: B3-148,*

47 *Universidad de Jaén,*

48 *E23071 Jaén,*

49 *España*

50 [mstellado@ujaen.es](mailto:mstellado@ujaen.es)

51

52 AUTHOR 5

53 MERCERON GILDAS

54 iPHEP UMR 7262

55 CNRS & Université de Poitiers

56 Bât. B35 – TSA-51106

57 6, rue M. Brunet

58 86073 Poitiers Cedex 9

59 France

60 [gildas.merceron@univ-poitiers.fr](mailto:gildas.merceron@univ-poitiers.fr)

61 **ABSTRACT** - Teeth constitute a bridge between an organism and its environment. Dental wear is a good proxy  
62 for (paleo) ecologists to better comprehend the ecology and habitat of modern and extinct species. In this  
63 study, we showed Dental Microwear Texture Analysis to be a useful tool, integrating not only specific plant  
64 selection but also dietary quality and digestibility in order to understand resource use. Resource-partitioning,  
65 seasonal and sexual variations in the diet of two deer species on a Spanish game estate are explored here  
66 through Dental Microwear Texture Analysis. This Mediterranean area is on the fringes of the average European  
67 environments in terms of constraints and diet for extant red and fallow deer, resulting in an opportunity to  
68 understand their ability to live in harsh conditions and the feeding strategies they developed. These two taxa  
69 already experienced harsh living conditions during the Pleistocene. Dental microwear texture shows both deer  
70 feeding differently on the herbaceous layer in a context where it is the main resource consumed annually.  
71 These differences are linked to body mass. With its smaller incisor arcade, *Dama dama* is able to be more  
72 selective, hence focusing on less fibrous parts of forages. *Cervus elaphus* is more plastic, with dietary variations  
73 corresponding to seasonal plant availability and the physiological requirements of stags and does. In general, *C.*  
74 *elaphus* consumes a more fibrous and less digestible vegetable material than *D. dama*.

75 This study brings light on the feeding behavior of the two game species under constraint conditions. The results  
76 of this study are discussed in terms of realized vs potential ecological niches.

77 *Key words:* diet, Mediterranean climate, Spain, *Cervus elaphus*, *Dama dama*, Tooth wear.

78

## 79 INTRODUCTION

80 Deer are widespread in Europe. They have experienced a significant, global increase in abundance and  
81 spatial distribution since the fifties because of reintroduction, lack of predators and establishment of  
82 hunting regulations (Apollonio et al. 2010; Nugent et al. 2011). Cervids are characterized by a relative  
83 physiological plasticity, allowing them to adapt to different types of both natural and anthropic  
84 habitats.

85 The red deer, *Cervus elaphus*, is the most widely distributed cervid in the world (Deinet et al. 2013). In  
86 the Northern hemisphere, it occupies a large range of environments, from the cold forests of Norway  
87 to the Scottish moorlands and the Mediterranean forests of Tunisia and Algeria (Gebert and  
88 Verheyden-Tixier 2001; Hajji et al. 2007). In the past, this taxon tended to live in more open habitats  
89 (Drucker et al. 2003). Conversely, the latitudinal range of the fallow deer *Dama dama* is more  
90 restricted, extending from 61°N to 46°S. This taxon is mainly present in the western part of the  
91 Palearctic ecozone, where it has been (re-)introduced in many countries. Fallow deer occupy a large  
92 range of mosaic habitats, from forests to grasslands and scrublands, with broad-leaved forests being  
93 the most usual environment. Indigenous fallow deer populations were described in North Africa, but  
94 disappeared there during the 19<sup>th</sup> century (Chapman and Chapman 1980). The geographic distributions  
95 of *C. elaphus* and *D. dama* in Europe overlap (Fig. 1a; Deinet et al. 2013; Chapman and Chapman 1980).  
96 Both taxa co-occur along the northern margin of the Mediterranean basin, characterized by an arid  
97 climate contrasting with their optimal environment (Fig. 1e; Bugalho and Milne 2003).

98 Both red and fallow deer are classified as intermediate feeders, feeding opportunistically on mixed  
99 diets of grasses and concentrate food items such as browse, forbs and fruits (Hofmann, 1989). The diet  
100 of the red deer depends on resource availability throughout the year (Gebert and Verheyden-Tixier  
101 2001). Whereas in other European areas red deer diet is dominated by browse (Clutton-Brock et al.  
102 1989) with a constant significant proportion of silica-bearing herbaceous monocots (about 30%) all

103 year round (Gebert and Verheyden-Tixier 2001), the main source of food in the Mediterranean  
104 ecosystem is herbaceous monocots (see Table 2 in Azorit et al. 2012).

105 Herbaceous monocots constitute an important proportion of the fallow deer diet whenever  
106 available, regardless of the type of habitat (England: Jackson 1977; Poland: Obidziński et al. 2013;  
107 Spain: Garcia-Gonzalez and Cuartas 1992). Browse complements this diet, as well as acorns as soon as  
108 these food items are available (Nugent 1990; Bruno and Apollonio 1991; Azorit et al. 2012). Fallow  
109 deer even feed selectively on plants that are often not abundant in their environment (Jackson 1977;  
110 Nugent 1990).

111 Throughout an entire year of observation, Azorit et al. (2012) explored the dietary habits of sympatric  
112 red and fallow deer from the Mediterranean environment of Lugar Nuevo in southeastern Spain by  
113 means of a large dataset of rumen contents. Being a semi-arid environment, Lugar Nuevo offers a  
114 unique opportunity to explore the feeding strategies of the two sympatric game populations in the  
115 context of a peripheral constraint ecospace.

116 Teeth are the very first organs of the digestive tract. Teeth are the bridge between an organism and  
117 its environment. Therefore, paleoecologists use dental wear as a proxy to identify the dietary habits,  
118 the type of environment and the ecological niche of fossil species, the niche partitioning between  
119 species occurring in sympatry , and to track changes in the feeding ecology of extinct species through  
120 time and space (see Calandra and Merceron 2016; DeSantis 2016; Ungar 2015). These changes reflect  
121 macroevolutionary diversity patterns affecting the balance between major feeding types in ungulates  
122 (Solounias and Semprebon 2002, Raia et al. 2011).

123 Dental Microwear Texture Analysis (DMTA) quantifies tooth wear surfaces and reflects the physical  
124 properties (hardness, toughness and abrasiveness; Ungar 2015) and the inner composition of the food  
125 items ingested (phytoliths) as well as the way to comminute them. It reflects what a given animal has  
126 eaten during the last few weeks or days before death. DMTA not only allows the identification of  
127 grazers, browsers, and mixed feeders, but also to distinguish between fruit and leaf browsers, and  
128 between variable grazers and obligate grazers (Calandra and Merceron 2016). Furthermore, DMTA is  
129 an efficient tool for deciphering ecological niche partitioning between species, variations in diet at the  
130 inter-population scale, and even subtle variations between sexes and between seasons within a  
131 population (Merceron et al. 2010, 2014). In this study, DMTA is coupled with Scale Sensitive Fractal  
132 Analysis (SSFA; Scott et al. 2005, 2006). This latter approach has already been successfully applied to  
133 analyze the dental microwear signal in several taxa including primates, ungulates and carnivores  
134 (Ungar 2015). More than a proxy for paleoecologists, DMTA can be used as a key tool for biologists as  
135 to evaluate the quality and physical properties of the diet of modern species.

136 This study uses a large dataset of red and fallow deer sampled with rumen content, known sex, date  
137 and location of death from Azorit et al. (2012) and Tellado and Azorit (2015). Given that the mandibles  
138 were gathered at the same time as the stomach content sampling, the proposal here is to explore the  
139 feeding habits and resource partitioning of these two living cervids on the fringe of their present core  
140 distributions by using DMTA (Fig. 1). We aimed to investigate: i) the seasonal variations in the diet of  
141 the two deer populations and the physical properties of this diet, ii) dietary variations depending on  
142 sex, a result of the differing physiological requirements of males and females and then iii) the different



143 feeding behaviors and how the two species share the available vegetal resources throughout the year  
144 in the constraint periods of this Mediterranean environment.

145

## 146 MATERIAL AND METHODS

### 147 1. Material

#### 148 1.1. Study area

149 Lugar Nuevo situated in the Sierra de Andujàr Natural Park, in southeastern Spain (38°9'N,  
150 4°3'W), is a 10km<sup>2</sup> enclosed game estate that displays the typical vegetation of the Iberian Peninsula,  
151 called « dehesa » (Fig. 1e). This Mediterranean ecosystem, similar to the Portuguese « montado », is a  
152 Spanish traditional agro-silvo-pastoral system made up of scattered tree cover with an understory of  
153 open savannah-like grasslands. These grow in low fertility soil subject to light precipitation, but with  
154 Mediterranean herbage characterized by a density of between 120-180 species/1000 m<sup>2</sup> (Marañón  
155 1991). Such a high density of flowering plant species ranks the pasture grasses in Sierra Morena  
156 amongst some of the most diverse plant communities and constitutes one of the most diverse types  
157 of vegetation found in the temperate zone (Marañón 1991; Naveh and Whittaker 1979; Olea and San  
158 Miguel-Ayanz 2006). The herbaceous communities in this Mediterranean ecosystem are typical of  
159 siliceous soil, including monocotyledon species such as Cyperaceae, Iridaceae, and mainly Poaceae  
160 but also dicotyledons such as Fabaceae, Asteraceae, Scrophulariaceae, Lamiaceae and more. The tree  
161 cover in the dehesa of Lugar Nuevo is composed mainly of cork, gall and holm oaks (*Quercus suber*, *Q.*  
162 *faginea*, *Q. rotundifolia*) as well as conifers (*Pinus* sp.) and wild Olive trees (*Olea europaea* var.  
163 *sylvestris*). The main bush species are *Cytisus* sp., *Ulex* sp., *Lavandula* sp., *Hilimium* sp., *Erica* sp.,  
164 *Pistacea* sp., *Phillyrea* sp., *Cistus* sp. and *Rosmarinus officinalis* (Joffre et al. 1988; Diaz et al. 1997; Olea  
165 and San Miguel-Ayanz 2006).

166 The climate in Lugar Nuevo is wet and mild in winter, with significant precipitations during spring and  
167 autumn (annual precipitation varies between 200 and 900 mm) and almost no rain coupled to high  
168 temperatures during summer. Year 2008 was characterized by significant rainfall (856.2mm) separated  
169 into two main periods: 40% during spring, and some 30% in autumn (Azorit et al. 2012).

170

#### 171 1.2. Two cervids: *D. dama* and *C. elaphus*

172 We focused on the lower second molars (m<sub>2</sub>, Fig. 1b) of 48 adult wild *D. dama* and 102 adult wild *C.*  
173 *elaphus hispanicus* shot over a period of 12 months in 2008-2009. Specimens were culled every month  
174 to catch the seasonal variation in diet as revealed by the stomach content analysis (Tab.S1). Mandibles,  
175 along with life trait history data concerning each specimen were prepared following standard  
176 procedures and housed at the Vertebrate Laboratory at the University of Jaen, Spain. During the  
177 sampling period, the red deer density in Lugar Nuevo is 23.3 deer per km<sup>2</sup>, while the density of fallow  
178 deer is 4.0 deer per km<sup>2</sup>. Diet was described as the percentage of dry weight composition of grass, fruit  
179 and browse in the rumen content (Azorit et al. 2012; Fig. 2 and Tab.S1). Live weights for the red and  
180 fallow deer from Lugar Nuevo are not available. However, annual live weight variations of deer have  
181 been the focus of numerous scientific articles (Apollonio and Di Vittorio 2004; Asher et al. 1987; Jopson

182 et al. 1997; Lincoln, 1971; Mitchell et al. 1976; Thimonier and Sempere, 1989; Weber and Thompson,  
183 1998). We considered this bibliography for our interpretations.

184 Following the procedure of Azorit et al. (2012), deer were grouped into a 6-interval framework (January  
185 – February; March – April; May – June; July – August; September – October; November – December;  
186 Tables S2 and S3). This procedure best highlights variations in the feeding behaviour of deer that stem  
187 from the vegetal phenology and the species biological cycles. However, two other approaches were  
188 proposed (Tables S5-S9): a 4-season (spring, summer, autumn and winter) analysis, and a 2-period  
189 (bimodal) sampling considering the impact of the presence/absence of acorns in the diet and year-  
190 round deer requirements. These two alternative approaches and the relative results are presented in  
191 the supplementary material.

192

## 193 **2. Methods**

### 194 **2.1. Pre-processing procedures**

195 Each lower second molar was carefully cleaned with acetone. Molds were made of the disto-lingual  
196 facet of the protoconid (Fig. 1b). For this, a high-resolution polyvinylsiloxane was used (Regular Body  
197 President, ref 6015 - ISO 4823, medium consistency, polyvinylsiloxane addition type; Coltene  
198 Whaledent). The surface of the silicon molds was scanned using a white light confocal surface  
199 profilometer Leica DCM8 with a 100× objective (NA = 0.90, working distance = 0.9 mm) at the iPHEP  
200 lab (CNRS and University of Poitiers, France). For each specimen, a 251×333 μm surface (2584 × 1945  
201 points) at the center of the dental facet was scanned (Fig. 1, c and d). Four adjacent 100\*140 μm sub-  
202 surfaces were generated from this surface, following the regular procedure (Scott et al. 2006). Each  
203 sub-surface was levelled and mirrored in Z (see Calandra and Merceron 2016).

### 204 **2.2. Acquisition of the textural parameters**

205 The surfaces were analyzed by a Scale Sensitive Fractal Analysis (SSFA) using ToothFrax and Sfrax  
206 software (Surfract, [www.surfract.com](http://www.surfract.com)). For each surface, four parameters were calculated using the  
207 SSFA algorithms (Scott et al. 2006): Area-scale fractal complexity (hereafter Asfc), exact proportion  
208 Length-scale anisotropy of the relief (epLsar), Textural fill volume (Tfv), and Heterogeneity of the Area-  
209 scale fractal complexity (HASfc hereafter; 81 cells; Calandra and Merceron, 2016; Scott et al. 2006;  
210 Scott 2012).

211 epLsar Asfc and HASfc respectively measure the anisotropy, the complexity and the heterogeneity of  
212 the complexity of the surface roughness. Finally, Tfv depends on the relief of the thin texture of the  
213 dental surface.

214 The mastication of leaves results in a low anisotropy of the surface texture (epLsar) coupled with a  
215 high complexity (Asfc; Scott 2012). In the case of hard items like seeds, Asfc is even higher. Conversely,  
216 in the case of the mastication of tough abrasive monocotyledons, the anisotropy of the surface will be  
217 significant, resulting in high epLsar values coupled with low Asfc.

218 When the diet of an animal is monotypic, such as it is for obligate grazers and leaf browsers, the surface  
219 heterogeneity (HASfc) tends to be lower than for herbivores feeding on a large spectrum of food

220 categories. The Textural Fill Volume (Tfv) is higher when the microwear features are deep and/or large,  
221 for example in the case of pits resulting from seed consumption.

222

### 223 3. Statistical analysis

224 The analyses were performed with R software (R version 3.2.2, The R Foundation for Statistical  
225 Computing), using the packages “car”, “Rmisc”, “ape”, “vegan” and “agricolae”. We used “plotrix” and  
226 “ggplot2” for drawing plots. For each specimen, the median of the four adjacent sub-surfaces was  
227 calculated for each parameter (Scott et al. 2006). The mean and standard error of mean were  
228 calculated for each of the groups and sub-groups considered in this study. First, a permutational  
229 multivariate analysis of variance (MANOVA; Tab.1) considering the species, sex and period of death of  
230 individual specimens was performed in order to test for general dietary differences between and  
231 within species.

232 Then, prior to any further analysis, the values for each parameter were replaced by their rank, in order  
233 to run parametric tests on data that usually violate the assumption of normality (Conover and Iman  
234 1981; Merceron et al. 2010; Scott 2012). Two-way (species, period of the year) analysis of variance  
235 (ANOVA) was performed on the whole dataset in order to identify dental microwear textural  
236 differences between the two deer. Two-way ANOVAs (period, sex) were run to identify sub-groups  
237 based on species, on sex for each season among *Cervus* and *Dama*. With one-way ANOVAs, the aim  
238 was to test for differences between sub-groups identified based on the species, sex, and time of death  
239 of specimens (Tab.2). Finally, Post Hoc Tukey's Honestly Significant Difference tests (HSD tests) and  
240 Fisher's Least Significant Difference tests with the adjustment method of Bonferroni (LSD tests) were  
241 performed on factors presenting more than two levels (i.e. periods), in order to balance the risks of  
242 type I and type II errors (Cook 1996; Sokal et al. 1998; Legendre and Legendre 2012).

243 In the same way, a permutational MANOVA considering the species, sex and period of death of  
244 individuals, followed by a rank-transformation (Tab.S5), two-way ANOVAs (species, period of the  
245 year and period, sex) and one-way ANOVAs (sex, period and species) were run for the 4-season  
246 analysis and the 2-period sampling considering the impact of the presence/absence of acorns in the  
247 diet (Tables S6-S9). As unavailable for this dataset, body mass was not included as a variable in our  
248 analyses.

## 249 RESULTS

### 250 1. Differences in the dental microwear pattern of *C. elaphus* and *D. dama*

251 The results of the permutational MANOVA highlight a difference in diet between species (Tab.1;  
252  $p=0.001$ ). This inter-specific difference is explained by all textural parameters (Tab.2;  $p$ -values  $<0.01$   
253 for all analyses of variance; Tab.2, Fig. 2). Red deer have higher anisotropy (epLsar;  $6.11 \times 10^{-3}$   
254 compared to  $3.22 \times 10^{-3}$ ) and Textural fill volume (Tfv;  $7684.8 \mu\text{m}^2$  compared to  $2762.5 \mu\text{m}^2$ ) but lower  
255 complexity (Asfc; 1.18 compared to 1.59) and heterogeneity of the complexity (HASfc; 0.78 compared  
256 to 1.16) than fallow deer (Tables S2 and S3, Fig. 2). When observed by time period (Tables 1, S2 and  
257 S3), *C. elaphus* and *D. dama* from the January-February period significantly differ from each other,  
258 *Cervus* having higher Tfv ( $10102.7 \mu\text{m}^2$  compared to  $3744.7 \mu\text{m}^2$ ;  $p$ -value  $<0.001$ ) and lower HASfc  
259 than *Dama* (0.75 compared to 0.95,  $p$ -value=0.025). In May-June, red deer present a higher epLsar  
260 ( $5.44 \times 10^{-3}$  compared to  $2.85 \times 10^{-3}$ ;  $p$ -value =0.031) and a lower HASfc than fallow deer (0.74 and 1.12  
261 respectively;  $p$ -value=0.005). In July-August, *Cervus* has higher epLsar ( $5.80 \times 10^{-3}$  compared to  
262  $2.69 \times 10^{-3}$ ;  $p$ -value  $<0.001$ ) but lower Asfc (1.1 compared to 1.98;  $p$ -value =0.035) and HASfc (0.81  
263 compared to 1.30;  $p$ -value  $<0.001$ ) than *Dama*. For the September-October interval, *Cervus* still have

264 higher ePLsar ( $4.98 \times 10^{-3}$  compared to  $2.39 \times 10^{-3}$ ; p-value =0.003) and Tfv ( $7469.8 \mu\text{m}^2$  compared to  
265  $3270.7 \mu\text{m}^2$ ; p-value =0.011) and a lower HAsfc (0.89 compared to 1.24, p-value =0.009) than *Dama*.  
266 There is no significant difference between the two taxa in March-April, or in November-December (p-  
267 values >0.05).

268 The results of the permutational MANOVAs considering four and two periods (Table S5) highlight a  
269 difference in diet between species (p=0.001). There is also a difference between the periods with and  
270 without acorns when considering both species together (p=0.004).

271

## 272 **2. Influence of the season and the sex of the red deer on their diet**

273 The ePLsar is significantly higher for female red deer than it is for males ( $6.48 \times 10^{-3}$  and  $5.38 \times 10^{-3}$   
274 respectively; p-value= 0.006; Tables 1, S2 and S3). These differences occur from January to April (p-  
275 values = 0.005 and 0.021 respectively). There is also a significant difference of Asfc between males  
276 and females in November-December (1.48 compared to 0.95, p-value =0.012), males having a higher  
277 Asfc than females. There is no sexual differentiation possible from May to October (p-values >0.05).

278 When considering only males, there is no significant difference of the dental microwear  
279 parameters over the year (Tab.2; p-values >0.05). On the other hand, female red deer differ in ePLsar  
280 and Asfc from one period to another (p-values <0.05 in both case). These differences were identified  
281 by the post hoc tests (Tab.S4, supplementary material). The Asfc values are significantly higher in  
282 September-October than in May-June (1.4 and 0.8 respectively; p-value <0.05) and the ePLsar values  
283 are significantly higher in March-April than they are from May to October ( $9.27 \times 10^{-3}$  compared to  
284  $5.30 \times 10^{-3}$ ,  $5.23 \times 10^{-3}$  and  $5.60 \times 10^{-3}$ ; p-values  $\geq 0.004$ ). While Tukey's HSD test also supports a  
285 difference of ePLsar between July-August and November-December (p-value =0.044), the difference  
286 is not supported by Fisher's LSD test (p-value =0.060; Fig. 2a; Tab.S4, supplementary material) and  
287 will therefore not be considered as reliable enough to be interpreted as a real dietary difference  
288 between the females of these two periods.

289

## 290 **3. Influence of the season and the sex of the fallow deer on their diet**

291 There is no sexual differentiation among the fallow deer population over the course of one year (p-  
292 values  $\geq 0.126$ ). When considering seasons, female fallow deer present a higher HAsfc than stags in  
293 May-June. (1.38 compared to 0.99; p-value= 0.042; Tables S2 and S3; Fig. 2).

294 In a group of only males and a group of only females, there is no difference in dental microwear  
295 parameters from one period to another (p-values  $\geq 0.209$ ; Tab.2).

296 The small sample size for male and female fallow deer, (N varies between 4 and 5 for females and  
297 between 0 and 8 for males from one season to another) may explain the fact that there is no  
298 significant differences between seasons.

## 299 **DISCUSSION**

### 300 **1. Two deer species with different physiological requirements in a constraint environment**

301 At Lugar Nuevo, three ecologically distinct periods can be identified throughout the year  
302 (Bugalho and Milne 2003; Azorit et al. 2012): (i) an abundance of fruit corresponding to the acorn mast  
303 (gall, holm and cork oaks) from September to February; (ii) a cool and moist winter corresponding to  
304 the period of plant regrowth, resulting in the availability of green nutritive plant material until June,

305 (iii) a harsh drought summer season in July and August, characterized by the senescence of the  
306 herbaceous layer resulting in scarce food resources of poor quality, with fodder, dry and brown  
307 pasture, which is rich in fiber.

308 Photoperiod is a fundamental parameter that determines the annual cycle of sexual activities of deer  
309 as well as influences changes in their food intake resulting in annual live weight variations (Jopson et  
310 al. 1997; Mitchell et al. 1976; Weber and Thompson, 1998). Red and fallow deer present similar and  
311 relatively synchronous annual reproductive cycles with the mating period extending between mid-  
312 September and the end of November and births occurring between May and mid-July (gestation  
313 duration of around 233 days for the red deer and 229 days for the fallow deer; Thimonier and Sempere,  
314 1989). The decrease of daylight duration since the summer solstice results for the deer in an increased  
315 production of melatonin (Asher et al. 1987; Thimonier and Sempere, 1989). This is notably  
316 responsible for male hypophagia that starts weeks before the mating period and results in an  
317 important weight loss (Apollonio and Di Vittorio, 2004; Lincoln, 1971; Jopson et al. 1997; Mitchell et  
318 al. 1976). At the end of the rut, males lose 15-30% of their optimal weight. After the rut season, males  
319 start to regain weight but only reach their optimal weight after the start of food quality increase  
320 moment. Less important live weight variations occur in females. Their optimal physical condition is  
321 reached during the reproductive season (Weber and Thompson, 1998). There is a live weight decrease  
322 in winter (Mitchell et al. 1976) followed by an increase in spring following the improvement of available  
323 resource quality.

324 Overall, there is a latency of several weeks between food intake reduction and the resulting live  
325 weight loss (Weber and Thompson, 1998).

326 Significant differences in dental microwear textures were identified between the two deer (table S2  
327 and S3). The diet of *C. elaphus* from Lugar Nuevo reflects a diet richer in fibers, while *D. dama*  
328 displays a trend toward a bimodal diet, poorer in silica-bearing monocots (fig. 2a). These significant  
329 dietary differences reflected by DMTA between the two deer throughout the year are the result of  
330 differences in food preferences and metabolic requirements. Indeed, it is well known that larger  
331 ruminants tolerate lower quality food than smaller species (Gordon and Illius 1988; Van Soest 1994).  
332 The fallow deer, with its smaller incisor arcade is able to take more selective bites and feed on better  
333 quality, less fibrous parts of forages. *Dama dama* even feeds on the parts of taller herbaceous  
334 monocots that are of better nutritive quality, as well as on herbaceous dicotyledon fabaceae that are  
335 higher in cellular protein and less fibrous than mature herbaceous monocots. Moreover, due to its  
336 lower body mass, the fallow deer presents higher metabolic requirements and is therefore less able  
337 to process low quality food (Geist 1974; Demment and Van Soest 1985; Illius and Gordon 1991;  
338 Müller et al. 2013). On the other hand, the red deer is able to consume forages with slower digestion  
339 rates, richer in fibers.

340 Resource-partitioning between the two species is expected to be critical in July and August when  
341 habitat conditions are harsher. The differences in dental microwear textures clearly depict this  
342 resource-partitioning: the red deer grazes on vegetation that is highly abrasive compared to the diet  
343 of *D. dama*. Furthermore, the fallow deer dental microwear textures tend to support soft (leaf)  
344 browsing. For this time interval, the ingestion of fresh growing herbaceous monocots, poor in biosilica  
345 compared to mature plants, is not supported since these plants grow during the wet season in a  
346 Mediterranean context (Fig. 2).

347 The environmental pressure decreases in September-October with the introduction of acorns into the  
348 diet as soon as this food resource is available. The acorn consumption results in a tendency towards



349 an increase of the HAsfc and a decrease of epLsar as a consequence of the processing of large, hard  
350 food elements.

351 In contrast to the DMTA, stomach content analysis (Azorit et al. 2012) indicates higher grazing habits  
352 for the fallow deer than for the red deer (Fig. 2b). The dental abrasion showed by the DMTA of red  
353 deer is related to feeding on herbaceous monocots supposed to be more abrasive and fibrous than  
354 other components of forages.

355 The mean percentage of herbaceous monocots consumed by both deer is very high in this area: 57.06%  
356  $\pm$  13.17 in red deer versus 61.25%  $\pm$  10.72 in fallow deer (Table 2 in Azorit et al. 2012). These results  
357 are strongly contrasting with the regular 30% of herbaceous monocots consumed by the red deer in  
358 Europe regardless of sex, habitat and season (Gebert and Verheyden-Tixier 2001), confirming the  
359 peculiar environmental status of the dehesa within the ecological range of the red deer.

360 The characterization of the 3D dental microwear texture allows us to distinguish between deer feeding  
361 differently on herbaceous monocots in a context where this food category is the main resource  
362 consumed throughout the year, peaking in spring. The diet of the fallow deer is less flexible, as this  
363 species feeds selectively on better quality plant species or on more nutritive and softer parts of plants,  
364 less rich in fibers than the food ingested by red deer (Merwe and Marshal 2014). The DMTA results are  
365 coherent with the results on diet quality and digestibility, with red deer consuming a significantly more  
366 indigestible diet than fallow deer all year round (Tellado and Azorit 2015).

367 One could be surprised to notice contrasted results between DMTA and stomach content analysis.  
368 Actually, DMTA does not record the dietary composition itself but the physical properties of the food  
369 items consumed the very last few weeks before death. Besides, stomach content analyses do not  
370 picture the whole diet but the dietary bolus of the last few hours. Moreover, this latter method suffers  
371 from the sieving procedures and the differential digestibility of the food items.

372

## 373 **2. Seasons, sex and diet in the red deer population from Lugar Nuevo**

374 Scott (2012) studied the inter-specific variation in DMTA of a large set of modern African bovids  
375 covering the whole dietary spectrum. The red deer from Lugar Nuevo plot within the variable/obligate  
376 grazing ecospace. These results provide a new piece of evidence and confirm the habitat-dependent  
377 diet of the red deer (Gebert and Verheyden-Tixier 2001). Conversely to most of the European  
378 populations of red deer, herbaceous monocots represent a much higher proportion of the dietary  
379 bolus in Lugar Nuevo (around 60% compared to 30% for most populations) illustrating once again the  
380 feeding plasticity of the red deer. Although its diet is largely composed of herbaceous monocots all  
381 year round, there are visible seasonal variations and differences between males and females. These  
382 differences are common for red deer in their natural range (Clutton-Brock et al. 1982; Roberts et al,  
383 2015).

384 It is worth to mention that these seasonal variations are only significant for does. The dental microwear  
385 textures and especially the anisotropy (epLsar) of these textures suggest that does feed less and less  
386 from March to August on herbaceous monocots rich in silica phytoliths and fibers. This might reflect  
387 the drop in the nutritive qualities of herbaceous monocots over time (Bugalho and Milne 2003). As a  
388 consequence, does switch to a food of better quality, poorer in herbaceous monocots and richer in  
389 herbaceous dicots, in order to reach their nutritional requirements during the crucial period of milk  
390 production (Groot Bruinderink and Hazebroek 1995; Mitchell et al. 1976). For female red deer, spring  
391 and summer is also a period of body weight increase to reach an optimal physical condition and weight

392 before the reproductive season (Mitchell et al. 1976). The shift towards a browsing signal in  
393 September-October is most likely the result of the introduction of acorns to the diet in autumn, as this  
394 fallback food resource constitutes an important, highly digestible source of energy during the rutting  
395 period (Poli et al. 1996).

396 There are differences between stags and does from November to March. These differences first occur  
397 during the autumnal mating season when stags maintain harems on a limited geographic area. Stags  
398 lose around 15-30% of their body mass during this period because they cease feeding (Mitchell et al.  
399 1976). This is supported by both DMTA and the rumen content analysis. Then, during winter, when  
400 males are recovering after the rutting period, stags are known to experience an episode of post-rut  
401 hyperphagia (Groot Bruinderink and Hazebroek 1995) that is however not as fast as to reach the top  
402 yearly body weight anytime before the spring plant regrowth period (Lincoln, 1971). Females ingest  
403 lower quantities of food as compared to their food intake in spring (Mitchell et al. 1976). This peculiar  
404 gender difference in feeding behavior may explain the significant variation in DMTA between sexes  
405 during this period. Such gender difference in dental microwear textures has been also reported on roe  
406 deer, with male feeding much more on acorns than females during winter (Merceron et al. 2010).

407 From April to October, when red deer of the two sexes are spatially separated, there is no difference  
408 in DMTA. This is true even during the lactation period, when females ingest important quantities of  
409 better quality food. In addition, there are no changes in dental microwear textures for the stags during  
410 the antlerogenesis (April – September), which is coherent with previous ecological analyses (Groot  
411 Bruinderink and Hazebroek 1995).

### 412 **3. Seasons, sex and diet in the fallow deer population from Lugar Nuevo**

413 *D. dama* present dental microwear textures that contrast with the diet of *C. elaphus*  
414 throughout the year and tend to favor a generalist or Browser-Grazer intermediate diet (Scott 2012).  
415 These results are very interesting because in several studies herbaceous monocots have been reported  
416 to be predominant in the fallow deer diet (Jackson 1977; Garcia-Gonzalez and Cuartas 1992; Putman  
417 et al. 1993; Obidziński et al. 2013). Browse is however an important component of the diet of this deer  
418 in other study areas (Bruno and Apollonio 1991; Nugent 1990). These results highlight the relative  
419 flexibility of fallow deer, already underlined by some authors (Chapman and Chapman 1980;  
420 Feldharner et al. 1988; Obidziński et al. 2013). In this study, it was found that the fallow deer is able to  
421 browse and to select plants of a high quality and with low hardness (i.e. fabaceae) among the  
422 herbaceous layer, as well as to select plant parts of better quality as a result of the small size of its  
423 bites (Van Soest, 1994).

424 While the annual biological cycles of male and female fallow deer are similar to the cycles in red deer  
425 (Schaal et al. 1991; Teillaud et al. 1991), there is no significant variation in the dental microwear  
426 textures of fallow deer throughout the year, two major periods can be nonetheless identified (Fig. 2).  
427 During summer, the fallow deer does not show the grazing signal seen in the red deer. The results  
428 show a diet with lower abrasive properties, more likely to be the result of soft browse items and young,  
429 high quality herbaceous monocots. Conversely, during autumn it is worth noting that although non-  
430 significant, the dental microwear textures marginally reflect a tendency to a highest intake of acorn  
431 during the mast season. Such a bimodality of the diet of *D. dama* has been tested (see Tables S8 and

432 S9), but ANOVAs performed on the 2-period sampling (with and without acorns) showed no  
433 significant differences, indicating further data and analysis are probably worth pursuing.

434 We found no significant annual difference either in the dental microwear textures of males, even when  
435 linked to their post-rut nutritive requirements, or in the dental microwear signal of females, even after  
436 the parturition in June.

437 In May-June however, DMTA reflects a significantly different food intake between males and females.  
438 The results of the DMTA indicate that the diet of does is more diversified during this period than the  
439 diet of stags, with males consuming a more abrasive grazing diet while females eat better quality food  
440 at a time when the herbaceous layer has already started its senescence (Bugalho and Milne 2003).  
441 Interestingly, it corresponds to the moment of the parturition and the weeks that precede and follow  
442 it, including the beginning of lactation.

#### 443 CONCLUSION

444 This Dental Microwear Texture Analysis is the first comprehensive exploration of resource-  
445 partitioning between two sympatric large populations of herbivores in a peri-optimum environment,  
446 taking into consideration the physiological requirements of both sexes depending on the season. The  
447 dataset of Lugar Nuevo, with available stomach contents, was a unique opportunity to explore in  
448 details the differential feeding adaptability of the two deer.

449 If the two deer populations from Lugar Nuevo are able to survive in a constraint environment thanks  
450 to their ability to adapt to a large range of habitats, they do not develop the same subsistence  
451 strategies. *C. elaphus* is more involved in grazing food items that are rich in fibers while the smaller  
452 size *D. dama* is more selective, feeding on plants and plant parts that are of a better digestibility and  
453 nutritive quality. Furthermore these differences are amplified during the summer period, when food  
454 resources from the herbaceous layer are low in biomass and quality.

455 *C. elaphus* do not adapt to the vegetal phenology by changing their dietary composition, but rather  
456 pass through the drought season by foraging on lower quality food items, as reflected by the dental  
457 microwear textures. The difference in the diet of male and female red deer links to their annual  
458 biological cycle. The analysis highlights autumnal differences between red deer stags and does that  
459 were not observable with the stomach content analysis (Azorit et al. 2012).

460

461 Among male and among female *D. dama* there is no significant variations in dental microwear  
462 texture depending on the season. Both males and females rather focus all year round on plants with  
463 high nutritive qualities and a low fiber composition. The parturition is the only period when males  
464 and females differ.

465 Tracking the way different ungulate species share the vegetal resources is an opportunity to assess  
466 the health of the populations and to propose appropriate conservation management policies. Lugar  
467 Nuevo constitutes an ideal model to better understand the ability of the two deer species to face  
468 constraint situations. This study is a way to assess the adaptability and the ecological niche flexibility  
469 through dental wear analysis in order to propose a proxy to explore the ecology of extinct cervids in  
470 a context of climatic and environmental change.

471



472 **ACKNOWLEDGMENTS**

473 We thank S. Riffaut for her help for the Fig. 2. S. Ramdarshan ([https://srtranslations.wordpress](https://srtranslations.wordpress.com/)  
474 [.com/](https://srtranslations.wordpress.com/)) corrected the English of this manuscript.

475 This work was supported by the Agence Nationale de la Recherche (ANR TRIDENT: grant number: ANR-  
476 13-JSV7-0008-01; PI: Gildas MERCERON) and the project P07-RNM-03087 from the Consejería de  
477 Innovacion Ciencia y Empresa, Junta de Andalucía, by the Organismo Autonomo de Parques  
478 Nacionales, Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino, Spain, and by the European Fund  
479 for Regional Development (FEDER).

480

481 **REFERENCES**

482 Apollonio, M., Di Vittorio, I. (2004). Feeding and reproductive behaviour in fallow bucks (*Dama*  
483 *dama*). *Naturwissenschaften* 91, 579–584.

484 Apollonio, M., Andersen, R., and Putman, R. (2010). European ungulates and their management in  
485 the 21st century (Cambridge University Press).

486 Asher, G.W., Day, A.M., Barrell, G.K. (1987). Annual cycle of liveweight and reproductive changes of  
487 farmed male fallow deer (*Dama dama*) and the effect of daily oral administration of melatonin in  
488 summer on the attainment of seasonal fertility. *J. Reprod. Fertil.* 79, 353–362.

489 Azorit, C., Tellado, S., Oya, A., and Moro, J. (2012). Seasonal and specific diet variations in sympatric  
490 red and fallow deer of southern Spain: a preliminary approach to feeding behaviour. *Anim. ProD. Sci.*  
491 52, 720–727.

492 Bruno, E., and Apollonio, M. (1991). Seasonal variations in the diet of adult male fallow deer in a  
493 submediterranean coastal area.

494 Bugalho, M.N., and Milne, J.A. (2003). The composition of the diet of red deer (*Cervus elaphus*) in a  
495 Mediterranean environment: a case of summer nutritional constraint? *For. Ecol. Manag.* 181, 23–29.

496 Calandra, I., and Merceron, G. (2016). Dental microwear texture analysis in mammalian ecology.  
497 *Mammal Rev.*

498 Chapman, N.G., and Chapman, D.I. (1980). The distribution of fallow deer: a worldwide review.  
499 *Mammal Rev.* 10, 61–138.

500 Clutton-Brock, T.H., Guinness, F.E., & Albon, S.D. (1982). Red deer: behavior and ecology of two  
501 sexes. University of Chicago press.

502 Clutton-Brock, T.H., Albon, S.D., and Guinness, F.E. (1989). Fitness costs of gestation and lactation in  
503 wild mammals. *Nature* 337, 260–262.

504 Conover, W.J., and Iman, R.L. (1981). Rank transformations as a bridge between parametric and  
505 nonparametric statistics. *Am. Stat.* 35, 124–129.

506 Cook, R.J. (1996). Coupled error spending functions for parallel bivariate sequential tests. *Biometrics*  
507 442–450.

508 Deinet, S., Ieronymidou, C., McRae, L., Burfield, I.J., Foppen, R.P., Collen, B., and Böhm, M. (2013).  
509 Wildlife comeback in Europe: The recovery of selected mammal and bird species. (Zoological Society  
510 of London).

511 Demment, M.W., and Van Soest, P.J. (1985). A nutritional explanation for body-size patterns of  
512 ruminant and nonruminant herbivores. *Am. Nat.* 641–672.

- 513 DeSantis, L. R. (2016). Dental microwear textures: reconstructing diets of fossil mammals. *Surface*  
514 *Topography: Metrology and Properties*, 4 (2), 023002.
- 515 Diaz, M., Campos, P., and Pulido, F.J. (1997). The Spanish dehesas: a diversity in land-use and wildlife.  
516 *Farming Birds Eur.* 178, 209.
- 517 Drucker, D., Bocherens, H., Bridault, A., & Billiou, D. (2003). Carbon and nitrogen isotopic  
518 composition of red deer (*Cervus elaphus*) collagen as a tool for tracking palaeoenvironmental change  
519 during the Late-Glacial and Early Holocene in the northern Jura (France). *Palaeogeography,*  
520 *Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 195, 375-388.
- 521 Feldharner, G.A., Farris-Renner, K.C., Barker, C.M., and Deer, F. (1988). *Dama dama*.
- 522 Garcia-Gonzalez, R., and Cuartas, P. (1992). Food habits of *Capra pyrenaica*, *Cervus elaphus* and  
523 *Dama dama* in the Cazorla Sierra (Spain). *Mammalia* 56, 195–202.
- 524 Gebert, C., and Verheyden-Tixier, H. (2001). Variations of diet composition of red deer (*Cervus*  
525 *elaphus* L.) in Europe. *Mammal Rev.* 31, 189–201.
- 526 Geist, V. (1974). On the relationship of social evolution and ecology in ungulates. *Am. Zool.* 14, 205–  
527 220.
- 528 Gordon, I. J., & Illius, A. W. (1988). Incisor arcade structure and diet selection in ruminants.  
529 *Functional ecology*, 15-22.
- 530 Groot Bruinderink, G., and Hazebroek, E. (1995). Ingestion and diet composition of red deer (*Cervus*  
531 *elaphus* L.) in the Netherlands from 1954 till 1992. *Mammalia* 59, 187–196.
- 532 Hajji, G.M., Zachos, F.E., Charfi-Cheikrouha, F., and Hartl, G.B. (2007). Conservation genetics of the  
533 imperilled Barbary red deer in Tunisia. *Anim. Conserv.* 10, 229–235.
- 534 Hofmann, R.R. (1989). Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of  
535 ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia* 78, 443–457.
- 536 Illius, A.W., and Gordon, I.J. (1992). Modelling the nutritional ecology of ungulate herbivores:  
537 evolution of body size and competitive interactions. *Oecologia* 89, 428–434.
- 538 Jackson, J. (1977). The annual diet of the fallow deer (*Dama dama*) in the New Forest, Hampshire, as  
539 determined by rumen content analysis. *J. Zool.* 181, 465–473.
- 540 Joffre, R., Vacher, J., de los Llanos, C., and Long, G. (1988). The dehesa: an agrosilvopastoral system  
541 of the Mediterranean region with special reference to the Sierra Morena area of Spain. *Agrofor. Syst.*  
542 6, 71–96.
- 543 Jopson, N.B., Thompson, J.M., Fennessy, P.F. (1997). Tissue mobilization rates in male fallow deer  
544 (*Dama dama*) as determined by computed tomography: the effects of natural and enforced food  
545 restriction. *Anim. Sci.* 65, 311–320.
- 546 Legendre, P., and Legendre, L.F. (2012). *Numerical ecology* (Elsevier).
- 547 Lincoln, G.A. (1971). The seasonal reproductive changes in the red deer stag (*Cervus elaphus*). *J. Zool.*  
548 163, 105–123.
- 549 McNaughton, S. J., Tarrant, J. L., McNaughton, M. M., & Davis, R. D. (1985). Silica as a defense  
550 against herbivory and a growth promotor in African grasses. *Ecology*, 66 (2), 528-535.

- 551 Marañón, T. (1991). Diversidad en comunidades de pasto mediterráneo: modelos y mecanismos de  
552 coexistencia.
- 553 Merceron, G., Escarguel, G., Angibault, J.-M., and Verheyden-Tixier, H. (2010). Can dental microwear  
554 textures record inter-individual dietary variations? *Plos One* 5, e9542.
- 555 Merceron, G., Hofman-Kamińska, E., and Kowalczyk, R. (2014). 3D dental microwear texture analysis  
556 of feeding habits of sympatric ruminants in the Białowieża Primeval Forest, Poland. *For. Ecol.  
557 Manag.* 328, 262–269.
- 558 Mitchell, B., McCowan, D., and Nicholson, I.A. (1976). Annual cycles of body weight and condition in  
559 Scottish red deer, *Cervus elaphus*. *J. Zool.* 180, 107–127.
- 560 Müller, D. W., Codron, D., Meloro, C., Munn, A., Schwarm, A., Hummel, J., & Clauss, M. (2013).  
561 Assessing the Jarman–Bell principle: scaling of intake, digestibility, retention time and gut fill with  
562 body mass in mammalian herbivores. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular &  
563 Integrative Physiology*, 164(1), 129–140.
- 564 Naveh, Z., and Whittaker, R.H. (1979). Measurements and relationships of plant species diversity in  
565 Mediterranean shrublands and woodlands [Israel]. *Ecol. Divers. Theory Pr.*
- 566 Nugent, G. (1990). Forage availability and the diet of fallow deer (*Dama dama*) in the Blue  
567 Mountains, Otago. *New Zealand J. Ecol.* 83–95.
- 568 Obidziński, A., Kiełtyk, P., Borkowski, J., Bolibok, L., and Remuszko, K. (2013). Autumn-winter diet  
569 overlap of fallow, red, and roe deer in forest ecosystems, Southern Poland. *Open Life Sci.* 8, 8–17.
- 570 Olea, L., and San Miguel-Ayanz, A. (2006). The Spanish dehesa. A traditional Mediterranean  
571 silvopastoral system linking production and nature conservation. *Grassl. Sci. Eur.* 11, 3–13.
- 572 Poli, B.M., Focardi, S., and Tinelli, A. (1996). Composition and metabolizable energy of feed used by  
573 fallow deer (*Dama dama*) in a coastal Mediterranean ecosystem. *Small Rumin. Res.* 22, 103–109.
- 574 Putman, R.J., Culpin, S., and Thirgood, S.J. (1993). Dietary differences between male and female  
575 fallow deer in sympatry and in allopatry. *J. Zool.* 229, 267–275.
- 576 Raia, P., Carotenuto, F., Eronen, J. T., & Fortelius, M. (2011, December). Longer in the tooth, shorter  
577 in the record? The evolutionary correlates of hypsodonty in Neogene ruminants. In *Proc. R. Soc. B*  
578 (Vol. 278, No. 1724, pp. 3474–3481). The Royal Society.
- 579 Roberts, C., Westbrooke, M., Florentine, S., and Cook, S. (2015). Winter diet of introduced red deer  
580 (*Cervus elaphus*) in woodland vegetation in Grampians National Park, western Victoria. *Australian  
581 Mammalogy*, 37, 107–112.
- 582 Schaal, A., Teillaud, P., Campan, R., and Bon, R. (1991). Le daim. *Ongulés Sauvag. Fr. Bilan Rech.  
583 Récentes Sous Dir. R Camp. R Bon V Barre.*
- 584 Scott, J.R. (2012). Dental microwear texture analysis of extant African Bovidae. *Mamm* 76, 157–174.
- 585 Scott, R.S., Ungar, P.S., Bergstrom, T.S., Brown, C.A., Grine, F.E., Teaford, M.F., and Walker, A. (2005).  
586 Dental microwear texture analysis shows within-species diet variability in fossil hominins. *Nature*  
587 436, 693–695.
- 588 Scott, R.S., Ungar, P.S., Bergstrom, T.S., Brown, C.A., Childs, B.E., Teaford, M.F., and Walker, A.  
589 (2006). Dental microwear texture analysis: technical considerations. *J. Hum. Evol.* 51, 339–349.

- 590 Sokal, R.R., Rohlf, J.F. (1998). *Biometry: The principles and practice of statistics in biological research*.  
591 New York: Freeman & Co. 887 p.
- 592 Solounias, N., Semperebon, G. (2002). Advances in the reconstruction of ungulate ecomorphology  
593 with application to early fossil equids. *American Museum Novitates*, 1-49.
- 594 Teillaud, P., Bon, R., Gonzalez, G., Schaal, A., Ballon, P., and Campan, R. (1991). Le cerf. *Revue*  
595 *d'Ecologie* 46, Sup.6, 185–217.
- 596 Tellado, S., Azorit, C. (2014). An integrative assay to quantify the nutritional quality of the selected  
597 diet of two Mediterranean free-living deer by faecal-FT-NIRS. *Animal Production Science* 55, 11–16.
- 598 Thimonier, J., Sempere, A. (1989). La reproduction chez les cervidés. *INRA Prod. Anim.* 2, 5–21.
- 599 Ungar, P.S. (2015). Mammalian dental function and wear: A review. *Biosurface Biotribology* 1, 25–41.
- 600 Van Soest, P. J. (1994). *Nutritional ecology of the ruminant*. Cornell University Press.
- 601 Weber, M.L., Thompson, J.M. (1998). Seasonal patterns in food intake, live mass, and body  
602 composition of mature female fallow deer (*Dama dama*). *Can. J. Zool.* 76, 1141–1152.
- 603

604 **Table.1: Permutational Multivariate Analysis of variances (MANOVA).** Bold indicates a significant difference  
 605 explained by the modalities of the variable concerned. The six periods considered are Jan.-Fev.: January-  
 606 February; Mar.-Apr.: March-April; May-Jun.: May-June; Jul.-Aug.: July-August; Sep.-Oct.: September-  
 607 October; Nov.-Dec.: November-December.

<b>taxon</b>	<b>sex</b>	<b>periods</b>	<b>variable</b>	<b>df</b>	<b>F</b>	<b>p</b>
<b>Cervus + Dama</b>	♀♂	<b>6</b>	taxon	1	14.0497	<b>0.001</b>
			sex	1	0.402	0.785
			period	5	1.1916	0.263
			taxon × sex	1	1.6585	0.170
			taxon × period	5	1.3382	0.186
			sex × period	5	0.7677	0.699
			taxon × sex × period	4	0.9275	0.500

608

609

610 **Table.2: Inter- and intra-population analyses of variances (ANOVA).** Bold indicates significant differences  
611 between taxa, sex or time of year, considering both sexes, only males and only females. Asfc: complexity;  
612 epLsar: anisotropy; HAsfc-81: Heterogeneity of the complexity; Tfv: Textural fill volume. Jan.-Feb.: January-  
613 February; Mar.-Apr.: March-April; May-Jun.: May-June; Jul.-Aug.: July-August; Sep.-Oct.: September-  
614 October; Nov.-Dec.: November-December.

Taxon	sex	period	H0	df	Asfc		EpLsar		Hasfc-81		Tfv		
					F	p	F	p	F	p	F	p	
Cervus + Dama		All		1	7	<b>0.009</b>	36.87	<b>&lt;0.001</b>	47.3	<b>&lt;0.001</b>	10.60	<b>0.001</b>	
	♀♂	Jan.-Feb.	equality	1	1.45	0.243	3.63	0.071	5.87	<b>0.025</b>	29.50	<b>&lt;0.001</b>	
		Mar.-Apr.		1	0.38	0.548	1.20	0.296	2.71	0.128	0.27	0.615	
		May.-Jun.	between species	1	0.14	0.717	5.61	<b>0.031</b>	10.41	<b>0.005</b>	0.77	0.394	
		Jul.-Aug.		1	4.95	<b>0.035</b>	17.10	<b>&lt;0.001</b>	19.3	<b>&lt;0.001</b>	0.41	0.528	
		Sep.-Oct.		1	1.37	0.251	10.66	<b>0.003</b>	7.68	<b>0.009</b>	7.22	<b>0.011</b>	
		Nov.-Dec.		1	0.33	0.570	1.36	0.255	0.13	0.726	0.62	0.440	
Cervus	♀♂	all	equality	5	1.42	0.224	5.04	<b>&lt;0.001</b>	1.51	0.196	1.54	0.187	
	♀	all	between	5	2.96	<b>0.019</b>	6.16	<b>&lt;0.001</b>	0.89	0.496	2.31	0.055	
	♂	all	seasons	5	0.51	0.764	2.18	0.084	1.45	0.238	0.39	0.854	
	♀♂	all	equality	1	3.05	0.084	7.95	<b>0.006</b>	2.81	0.097	0.48	0.490	
		Jan.-Feb.		1	1.09	0.315	11.21	<b>0.005</b>	1.38	0.262	0.01	0.913	
		Mar.-Apr.		1	0.38	0.554	8.16	<b>0.021</b>	1.78	0.219	0.38	0.554	
		May.-Jun.		between sexes	1	1.76	0.209	0.00	1.000	0.25	0.625	0.06	0.808
		Jul.-Aug.			1	0.00	0.963	2.95	0.105	1.08	0.315	1.08	0.315
		Sep.-Oct.			1	0.16	0.689	3.96	0.059	0.62	0.440	0.97	0.336
	Nov.-Dec.	1			7.81	<b>0.012</b>	1.20	0.287	2.62	0.122	2.33	0.143	
♀♂	all	sex x seasons	5	1.59	0.171	3.25	<b>0.010</b>	0.55	0.74	0.96	0.448		
Dama	♀♂	all	equality	5	1.86	0.126	1.53	0.203	1.22	0.319	0.61	0.691	
	♀	all	between	4	1.63	0.209	1.48	0.249	1.52	0.237	0.18	0.948	
	♂	all	seasons	5	1.14	0.373	0.69	0.638	0.94	0.476	0.94	0.477	
	♀♂	all	equality	1	0.84	0.364	0.04	0.848	0.35	0.558	1.70	0.200	
		Jan.-Feb.		1	4.07	0.084	0.51	0.500	0.95	0.361	1.62	0.244	
		Mar.-Apr.		1	0.43	0.559	0.43	0.559	3.00	0.182	0.43	0.559	
		May.-Jun.		between sexes	1	0.00	1.000	0.83	0.414	8.73	<b>0.042</b>	0.04	0.843
		Jul.-Aug.			1	0.24	0.634	0.24	0.634	1.04	0.331	2.05	0.183
		Sep.-Oct.			1	0.03	0.874	0.03	0.874	0.24	0.634	0.70	0.422
		Nov.-Dec.			1	/	/	/	/	/	/	/	/
♀♂	all	sex x seasons		4	0.51	0.726	0.16	0.957	1.02	0.409	0.32	0.860	

615

616

617 **Figure 1: Locality of Lugar Nuevo, South of Spain.** a) Distribution ranges in Europe for *C. elaphus* in green and  
618 *D. dama* in blue, modified from <http://www.iucnredlist.org>. Lugar Nuevo is illustrated by a star. b)  
619 Topography of the dental facet and photography of a fallow deer from Lugar Nuevo. c) Topography of the  
620 dental facet and photography of red deer from Lugar Nuevo. d) Occlusal view of a red deer lower m2. The  
621 lingual facet of the protoconid of the m2 is circled in red. e) Panoramic view of the dehesa of Lugar Nuevo.

622

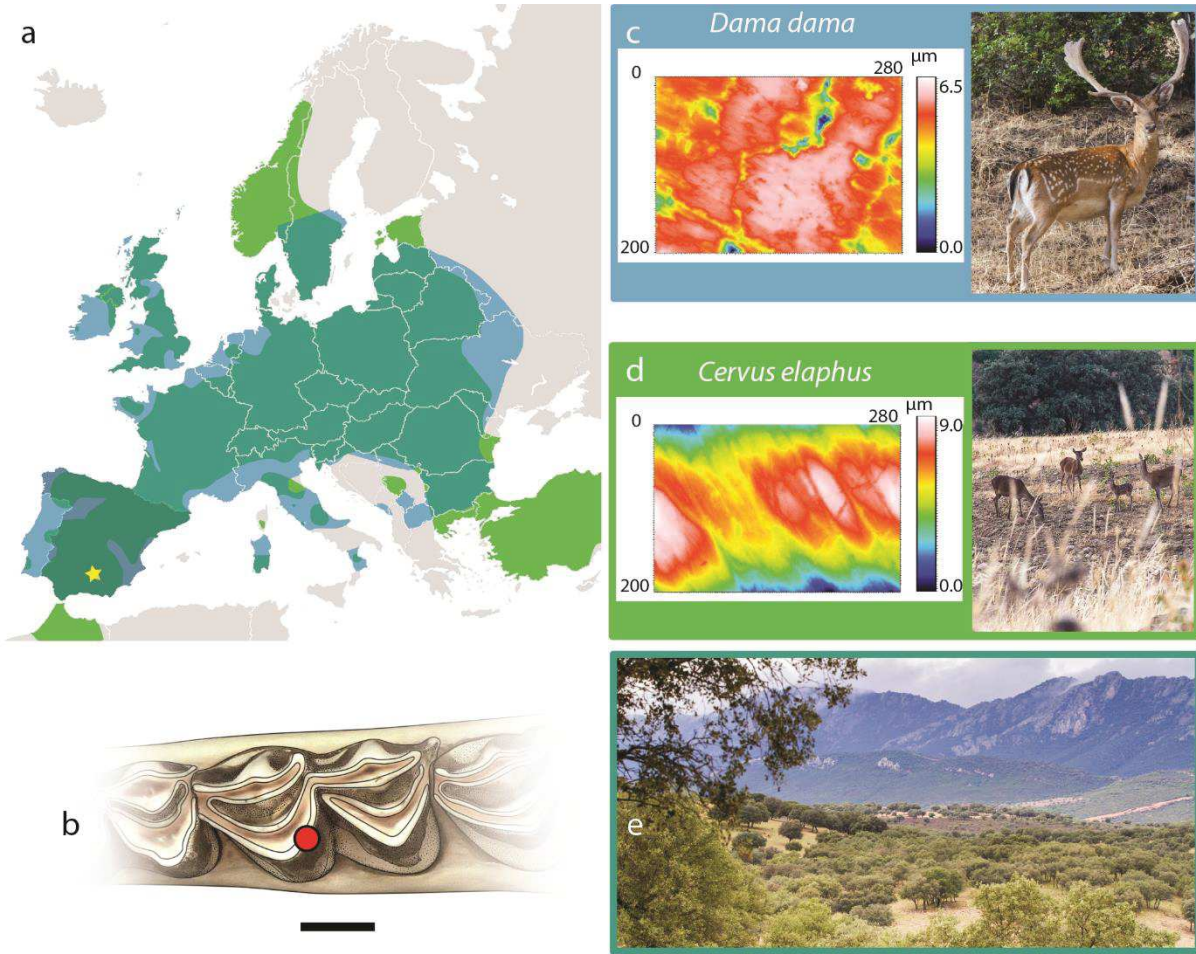
623 **Figure 2: Inter- and intra-population variations of the dental microwear parameters and percentage of**  
624 **Browse, Fruits and Graze in diet.**

625 The division of the year is as follows: JF: January-February; MA: March-April; MJ: May-June; JA: July-August; SO:  
626 September-October; ND: November-December. a) Results for the red deer are on the left and fallow deer on  
627 the right of the figure. Mean and standard error of mean (s.e.m) for the global populations are illustrated in  
628 grey, mean and s.e.m for the females are in black, and males are in white for each of the six periods of the  
629 year. The square brackets represent significant differences between species, seasons and sexes and refer to  
630 the results of ANOVAs and Post Hoc tests. All the significant differences shown are supported by both LSD  
631 and HSD Post Hoc tests, excepting the difference marked with a star (\*). In this case, only the HSD test  
632 supports the difference. b) Percentage of Browse, Fruits and Graze in the diet of *C. elaphus* and *D. dama* for  
633 the six periods of the year. The consumption of Browse is illustrated in black, Fruits are in white, and Graze  
634 in grey and are illustrated for each of the six periods, for the entire population (middle), the females (left)  
635 and the males (right).

636



637

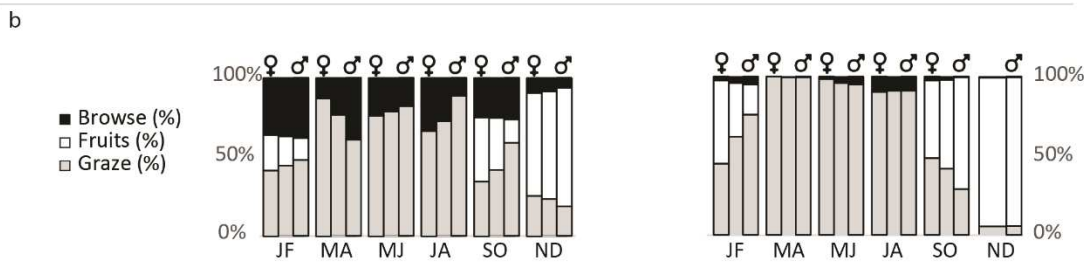
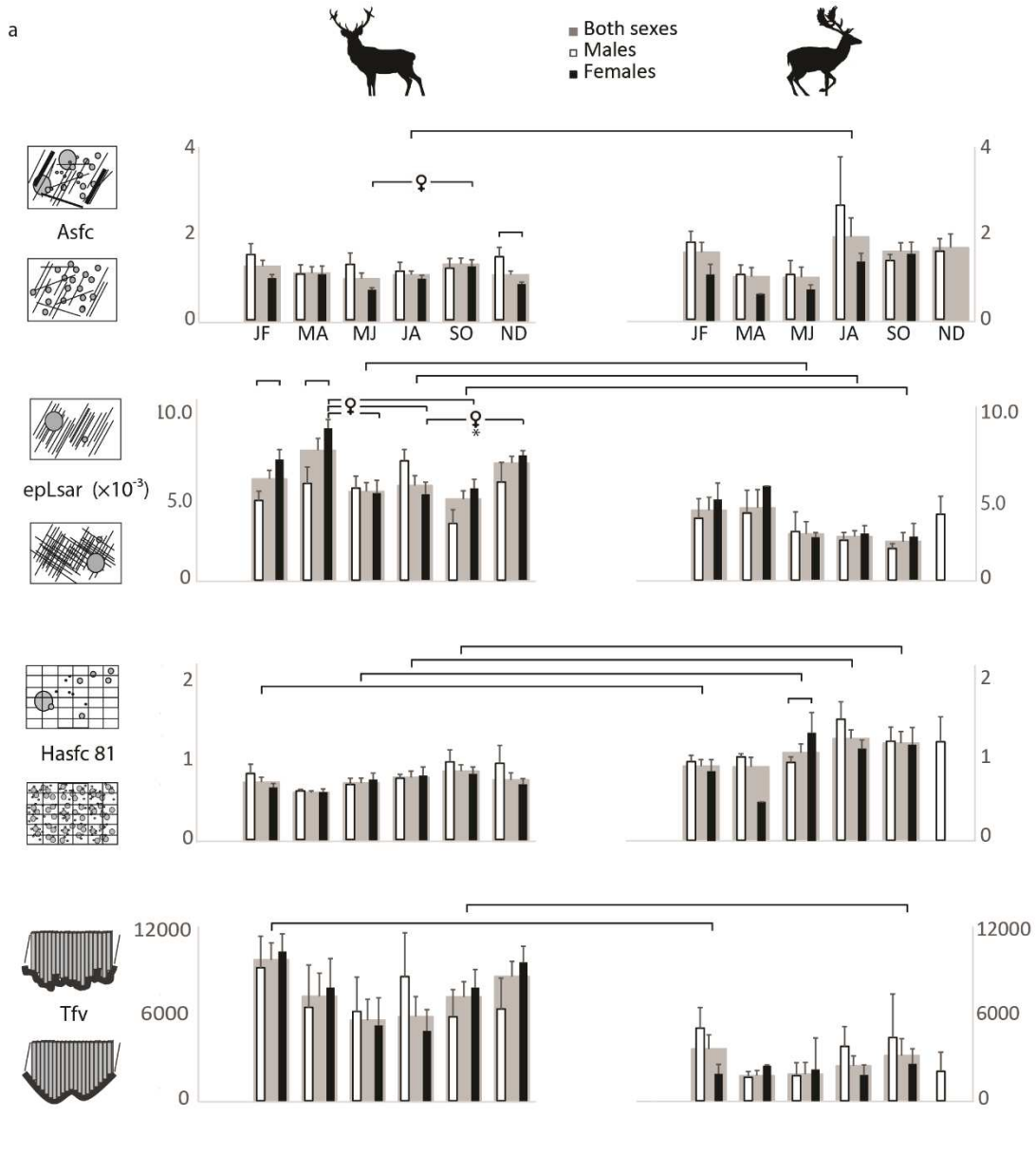


638

639 **Figure 1**

640





641

642 **Figure 2**

CHAPITRE 5 : L'ÉCOLOGIE ALIMENTAIRE D'*EUCLADOCEROS*  
*CTENOIDES* : UN OUTIL POUR SUIVRE LES VARIATIONS  
ENVIRONNEMENTALES REGIONALES EN EUROPE AU  
PLEISTOCENE INFERIEUR



1 **Feeding ecology of *Eucladoceros ctenoides* as a proxy to track regional environmental**  
2 **variations in Europe during the Early Pleistocene**

3

4 **L'écologie alimentaire *Eucladoceros ctenoides* : un outil pour suivre les variations**  
5 **environnementales régionales en Europe au Pléistocène inférieur**

6

7 Emilie BERLIOZ

8 iPHEP – UMR 7262 (CNRS & University of Poitiers), 6, rue Brunet – Bât. B35 – TSA 51106 –  
9 86073 Poitiers Cedex 9, France

10 Phone: +33.(0)5.49.45.37.53 (secretariat)

11

12 Dimitris S. KOSTOPOULOS

13 Faculty of Science – School of Geology, Department of Geology, 54124 Thessaloniki, Greece

14 0030 2310 998540

15 Cécile BLONDEL

16 iPHEP – UMR 7262 (CNRS & University of Poitiers), 6, rue Brunet – Bât. B35 – TSA 51106 –  
17 86073 Poitiers Cedex 9, France

18 Phone : +33.(0)5.49.45.39.25

19

20 Gildas MERCERON

21 iPHEP – UMR 7262 (CNRS & University of Poitiers), 6, rue Brunet – Bât. B35 – TSA 51106 –  
22 86073 Poitiers Cedex 9, France

23 Phone : +33.(0)5.49.36 63 05 - Fax : +33.(0)5.49.45.40.17

24

25 Email corresponding Author: emilie.berlioz@univ-poitiers.fr

26

27

## 28 **Abstract**

29 The Early Pleistocene is represented by a succession of glacial-interglacial cycles characterized  
30 by a general tendency towards global cooling, with increasing aridity and seasonality. The  
31 large deer *Eucladoceros* is found in abundance in Europe during this period of faunal  
32 dispersions. The dietary plasticity of *Eucladoceros* and how it can mirror Early Pleistocene  
33 climatic variations will be explored here using Dental Microwear Texture Analysis. The wide  
34 range of dental microwear textures for *Eucladoceros* reflects a low selectivity and high  
35 plasticity in its diet. It is an appropriate proxy to track vegetal resource availability. Oscillations  
36 were identified between a browsing and a grazing signal. This study proposes that a browsing

37 signal is associated with a fossil assemblage deposited during an interglacial event  
38 characterized by warmer temperatures and a deciduous vegetation. A grazing signal more  
39 likely indicates a glacial event with cooler temperatures and a developed herbaceous, bushy  
40 layer.

#### 41 **Résumé**

42 Le Pléistocène inférieur correspond à une succession de cycles glaciaires-interglaciaires  
43 caractérisée par une tendance générale au refroidissement global avec une aridité et une  
44 saisonnalité croissantes. Le cervidé de grande taille *Eucladoceros* est abondant en Europe  
45 durant cette période de dispersions fauniques. Grâce à l'Analyse de Texture de la Micro-usure  
46 Dentaire, nous explorons la plasticité alimentaire d'*Eucladoceros* et la manière dont celle-ci  
47 reflète les variations climatiques du Pléistocène inférieur. La large gamme de textures de  
48 micro-usure dentaire d'*Eucladoceros* reflète sa faible sélectivité et forte plasticité alimentaire.  
49 De fait, il constitue un outil approprié pour aborder la disponibilité en ressources végétales  
50 dans le milieu. Nous identifions des oscillations entre un signal brouteur et paisseur. Nous  
51 proposons qu'un signal brouteur soit associé à un assemblage fossile déposé lors d'un  
52 évènement interglaciaire caractérisé par des températures plus chaudes et une végétation  
53 déciduale tandis qu'un signal paisseur correspondrait plutôt à un évènement glaciaire, avec  
54 des températures plus froides et la présence d'une strate herbacée et arbustive développée.

#### 55 **Keywords**

56 Dental Microwear Texture Analysis ; Villafranchian; feeding plasticity; climatic oscillations;  
57 paleoenvironments; Cervidae

#### 58 **Mots-clés**

59 Analyse de la Texture de la Micro-usure Dentaire ; Villafranchien ; plasticité alimentaire ;  
60 oscillations climatiques ; paléoenvironnements ; Cervidae

#### 61 **Introduction**

62 During the Early Pleistocene in Europe, flora and fauna were subjected to a general trend  
63 towards global cooling, already initiated at the end of the Pliocene with glacial-interglacial  
64 cycles characterized by a 41ky periodicity (Lisiecki and Raymo, 2005). The drop in temperature  
65 was accompanied by a progressive increase of aridity and seasonality. This was associated  
66 with habitat opening during glacial events, resulting in the progressive development of  
67 steppes all over southern Europe (Bonifay and Brugal, 1996; Kahlke et al., 2011; Leroy et al.,  
68 2011). The range of this cyclic fluctuation between glacial and interglacial events remains  
69 relatively limited in comparison to the climatic variations that occur during more recent  
70 periods (Lisiecki and Raymo, 2005). These recurrences had an impact on faunal assemblages,  
71 ecology, niche partitioning and geographical dispersion. They represent the very beginning of  
72 when the modern Mediterranean climate was established in southern Europe (Suc, 1984). A  
73 detailed understanding of the impact of these climatic oscillations on vegetal resources and  
74 local environments is necessary to contextualize faunal dispersions occurring during this  
75 period. Cervids are particularly abundant and diversified during the Early Pleistocene, making  
76 them a group of interest that has long been used within the framework of environmental  
77 reconstructions. When drawing interpretations of the paleoenvironmental context of a fossil  
78 locality, the presence of deer is traditionally interpreted as an indicator of significant tree  
79 cover in the habitat (Guérin et al., 2004; Pastre et al., 2015; Rivals and Athanassiou, 2008).  
80 However, some studies highlighted the ability of fossil deer to occupy more open habitats  
81 or/and include a large proportion of grass in their diets (Alcalde and Hoek Ostende, 2015;

82 Curran, 2015; DeMiguel et al., 2008, 2010, 2016; Kaiser and Croitor, 2004; Merceron et al.,  
83 2012; Solounias and Moelleken, 1994; Valli and Palombo, 2008). Among cervids, the large deer  
84 *Eucladoceros* had a body mass similar to that of extant European *Cervus elaphus*, at 250 kg  
85 based on a reconstruction by Kaiser and Croitor (2004). This extinct deer is typically associated  
86 with the smaller *Metacervoceros rhenanus* and *Croizetoceros ramosus*. The genus  
87 *Eucladoceros* is known in Europe during the Villafranchian, since ca. 2.5 Ma (Croitor, 2009; but  
88 also see Lacomat et al., 2008 for an earlier chronology of the taxon) .

89 Dental microwear is the result of the way in which animals masticate, as well as of the physical  
90 properties (Lucas, 2004) and inner composition, such as phytoliths, of ingested food items (for  
91 detailed reviews, see Calandra and Merceron, 2016; DeSantis, 2016; Ungar, 2015 and  
92 references within). The dental microwear of herbivores as direct plant consumers reflects  
93 vegetal resource availability in the habitat. This is of particular interest in order to decipher  
94 the regional paleoenvironmental context of fossil localities. Dental microwear textures  
95 constitute a record of the meals of the last few days or weeks of the life of an animal (Grine,  
96 1986; Teaford and Oyen, 1989) and its analysis proves to be sufficiently efficient to detect  
97 subtle seasonal and sexual variations in diet (Bignon-lau et al., 2017; Merceron et al., 2010,  
98 2014).

99 The goal here is to characterize the vegetation consumed by specimens of *Eucladoceros* from  
100 eight middle and late Villafranchian localities (2.6-2.0 Ma and 2.0-1.0 Ma respectively; Rook  
101 and Martínez-Navarro, 2010) and to contextualize this with climatic oscillations across time  
102 and space using dental microwear texture . This would help to better understand the climatic  
103 conditions during the time intervals that the fossiliferous sites represent. Firstly, the dietary  
104 plasticity of *Eucladoceros* is explored. Variations in the dietary preferences of *Eucladoceros*  
105 are then identified. At ca. 250 kg (based on a reconstruction by Kaiser and Croitor, 2004),  
106 *Eucladoceros* is expected to present a significant dietary plasticity and therefore to constitute  
107 an adequate paleohabitat proxy.

108

## 109 **Material and Methods**

### 110 **Dental material**

#### 111 ***Fossils:***

112 A total of 146 dental specimens belonging to *Eucladoceros* from eight fossil localities in Europe  
113 are included in the present study. The geographic location of all sites is given in Fig. 1. All but  
114 one specimen from Krimni belong to the species *Eucladoceros ctenoides*, as revised by de Vos  
115 et al. (1995). Sampled specimens from Saint-Vallier and Senèze (N= 22 and 11, respectively)  
116 belong to the collections of the Musée des Confluences de Lyon, France and the

117 Geological Collections of the Laboratoire de Géologie de Lyon - CERES (UMR CNRS 5276),  
118 University Lyon 1, France. Specimens from Chilhac (N=78) are stored in the collections of the  
119 Musée de Paléontologie de Chilhac, France. Bulgarian specimens (Varshets, N=21; Slivnitsa,  
120 N=1) belong to the collections of the Natural History Museum of Sofia, Bulgaria. Finally,  
121 specimens from Greece (Dafnero, N=3; Gerakarou, N=9; and Krimni, N=1) belong to the  
122 Geology-Paleontology Museum of the School of Geology of the Aristotle University of  
123 Thessaloniki, Greece.

124 **Reference sample:**

125 The red deer (*Cervus elaphus*) is well known for its significant dietary plasticity (Gebert and  
126 Verheyden-Tixier, 2001). This taxon is widely spread from the Mediterranean forests of the  
127 Maghreb to the taiga of Norway and from the Spanish dehesas to Turkey (Lovari et al., 2015).  
128 By being strongly adaptable, it occupies various habitats in a large range of environments and  
129 is able to cope with diversified abiotic conditions and contrasted vegetal resource availability  
130 (Gebert and Verheyden-Tixier, 2001; Geist, 1998).

131 Two extant populations living in contrasted habitats are included in the present study to be  
132 used as reference for dental microwear interpretations.

133 Firstly, red deer from Lugar Nuevo, southern Spain (Fig. 1), lives in a dehesa, that is a Spanish  
134 traditional agro-silvo-pastoral system made up of an understory of open savannah-like  
135 grasslands composed of tough abrasive herbaceous monocots and a scattered tree cover  
136 (Azorit et al., 2012; Diaz et al., 1997; Joffre et al., 1988; Marañón, 1991; Olea and San Miguel-  
137 Ayanz, 2006). This system results from the management (pastoralism, cultivation, predation)  
138 of an initially forested ecosystem (Scarascia-Mugnozza et al., 2000). Based on stomach  
139 content analysis (Azorit et al., 2012), the dietary variation of this population throughout the  
140 year is well known. Berlioz et al. (in press) explored dental microwear texture and concluded  
141 that they indicate a grazing signal. The specimens (N=116) are stored at the Universidad of  
142 Jaen, Andalucía(Spain).

143 In contrast, the red deer population from Białowieża, Poland (Fig. 1), lives in one of the best  
144 preserved primeval forests of Europe (Jedrzejewska and Jedrzejewski, 2013). An analysis of  
145 dental microwear textures of ruminants in this habitat (Merceron et al., 2014) shows that  
146 these deer are engaged in browsing. The mandibles of these specimens (N=23) are housed at  
147 the mammal collection of the Mammal Research Institute, Białowieża (Poland).

148 **Fossil localities**

149 Specimens from the following eight localities were analyzed, presented in chronological order  
150 from the earliest to the most recent.

151 **Saint-Vallier** (France, Auvergne-Rhône-Alpes, MNQ17) is dated at ca. 2.5 Ma (Nomade et al.,  
152 2014). Because of its significant biodiversity, it is considered a reference for the middle  
153 Villafranchian ( Heintz et al., 1974; Azzaroli et al., 1988; Guérin, 1990; Guérin et al., 2004). The  
154 habitat of Saint-Vallier has been described as a mosaic landscape with the presence of steppe,  
155 punctuated by a deciduous tree cover typical of a temperate or warm temperate climate and  
156 associated with a watering place based on a palynologic study (Argant, 2004). Based on the  
157 mammal assemblage, the humidity in the habitat is considered significant and the  
158 temperature warm (Argant and Philippe, 2011; Guérin et al., 2004). Cervids are the most  
159 abundant family, representing 60% of the faunal assemblage (Valli, 2004). The typical deer  
160 assemblage of this period is present in Saint-Vallier, with *Eucladoceros ctenoides vireti* (=E.  
161 *senezensis vireti*) together with *Metacervoceros rhenanus* (=“*Cervus*” *philisi valliensis*) and  
162 *Croizetoceros ramosus medius* (Heintz, 1970; Valli, 2004; Valli and Palombo, 2008).

163 **Chilhac** (France, Auvergne-Rhône-Alpes, MNQ17) is radiometrically dated at 2.36 Ma  
164 (Nomade et al., 2014) and is a reference site in Europe. *Eucladoceros ctenoides*,  
165 *Metacervoceros rhenanus* and *Croizetoceros ramosus* are present in this locality (Boivin et al.,  
166 2010; Heintz, 1970). It has been described as a humid site (Boeuf and Gilbert, 1997) and the



167 high proportion of cervids is considered indicative of the significant tree cover in the locality  
168 (Guérin et al., 2004).

169 **Varshets** (Bulgaria, Province of Montana, MNQ17) is a rich middle Villafranchian karstic  
170 locality with similarities to the reference locality of Saint-Vallier (Spassov and Crégut-  
171 Bonnoure, 1999). The faunal assemblage is dominated by cervids, represented by  
172 *Eucladoceros ctenoides* cf. *vireti*, *Metacervoceros rhenanus* (=“*Cervus philisi valliensis*) and  
173 *Croizetoceros ramosus medius* (Guérin et al., 2004). The habitat has been described as a  
174 mosaic forest-steppe type of landscape (Bechev and Georgiev, 2016; Spassov and Crégut-  
175 Bonnoure, 1999) .

176 **Dafnero** (Greece, Western Macedonia, MNQ17) is a middle Villafranchian assemblage of three  
177 localities with important faunal similarities to Saint-Vallier (Guérin et al., 2004; Koufos, 1993,  
178 2016). Given the balanced ratio of bovids to cervids, the locality is interpreted as a mosaic  
179 habitat with forest and savannah areas (Kahlke et al., 2011). Cervids include *E. ctenoides*  
180 (= *Eucladoceros senezensis*) and *Metacervoceros rhenanus* (=“*Cervus philisi*).

181 **Senèze** (France, Auvergne-Rhône-Alpes, MNQ18), situated only 10 km from Chilhac, is a  
182 reference MNQ18 locality for western Europe (Pastre et al., 2015). It corresponds to a maar  
183 deposit. The cervids present in the locality are *Eucladoceros senezensis senezensis* (synonym  
184 of *E. ctenoides* according to De Vos et al., 1995), *Metacervoceros rhenanus* (=“*Cervus philisi*  
185 *philisi*), *Croizetoceros ramosus minor* and *Cervalces gallicus* (Azzaroli et al., 1988 ; Geraads,  
186 1990; Heintz, 1970). *Eucladoceros ctenoides* is among the dominant species of the locality. The  
187 environmental context has been described as similar to Saint-Vallier, i.e., mosaic with the  
188 presence of open forest and steppe areas. A pollen analysis highlighted the presence of a  
189 mesothermophilic vegetation indicative of a temperate climate (Azzaroli et al., 1988; Delson  
190 et al., 2006; Guérin et al., 2004; Nomade et al., 2014).

191 **Slivnitsa** (Bulgaria, Province of Sofia, MNQ18) is a late Villafranchian cave locality north-west  
192 of Sofia. The faunal assemblage presents similarities with the Senèze fauna. The habitat seems  
193 to have been more open and the climate more arid than that of Varshets, which would explain  
194 the significant proportion of bovids in this locality. Deer are represented by *Eucladoceros* cf  
195 *ctenoides* (= *E. cf. senezensis*) and *Metacervoceros rhenanus* (Spassov, 1998; Spassov and  
196 Crégut-Bonnoure, 1999). Despite the significant abundance of fossils in the locality,  
197 *Eucladoceros* dental remains are scarce.

198 **Gerakarou** (Greece, Central Macedonia, MNQ19) is a rich locality from the beginning of the  
199 late Villafranchian (Konidaris et al., 2015; Koufos, 2016), south-east of the Mygdonian Basin,  
200 Greece (Koufos et al., 1995). Deer from Gerakarou are represented by *Eucladoceros ctenoides*,  
201 *Metacervoceros rhenanus* (“*Cervus philisi*) and *Croizetoceros ramosus* (Kostopoulos and  
202 Athanassiou, 2005; Kostopoulos and Koufos, 1994). When considering faunal composition, no  
203 noticeable climatic changes have been observed between Gerakarou and earlier middle  
204 Villafranchian localities. Among herbivores, intermediate feeders are considered to be  
205 dominant (Kahlke et al., 2011).

206 **Krimni** (Greece, Central Macedonia, MNQ19) is a late Villafranchian locality (Koufos, 2016)  
207 situated in the Mygdonian Basin, Greece. The material from Krimni is scarce. The faunal  
208 assemblage presents similarities with the locality of Gerakarou. There are few fossils from  
209 *Eucladoceros* sp. (Kostopoulos, 1996; Koufos et al., 1995) that may not be conspecific with the  
210 *Eucladoceros ctenoides* from Gerakarou (Kostopoulos and Koufos, 1994).



211 **Methods**

212 The lower second molar of specimens was used whenever available (Fig. 2). Whenever this  
213 tooth was unavailable or altered, other lower or upper molars were selected for study. This  
214 information is provided for every specimen in the supplementary data (Table S1). Following  
215 standard procedures (Ramdarshan et al., 2016), each tooth was carefully cleaned with  
216 acetone. The disto-lingual facet of the protoconid was molded with a high-resolution  
217 polyvinylsiloxane elastomer (Regular Body President, ref 6015 - ISO 4823, medium  
218 consistency, polyvinylsiloxane addition type; Coltene Whaledent).

219 The silicon mold was scanned with a Leica DCM8 white light confocal surface profilometer  
220 with a 100× objective (numerical aperture = 0.90, working distance = 0.9 mm) at the IPHEP lab  
221 (CNRS and University of Poitiers, France) in order to avoid the resin-based cast step. For each  
222 specimen, a 251×333 μm surface (2584 × 1945 points) was scanned at the center of the dental  
223 facet. A 200×200 μm sub-surface was generated from this surface, leveled and mirrored in Z.  
224 A smooth shape replaced the few missing points using an algorithm calculated from the  
225 neighboring points. A macro (Merceron et al., 2016) was run in order to automatically erase  
226 abnormal peaks. Remaining bigger artifacts and exogenous particles were removed manually  
227 and replaced by a smooth shape before proceeding to a final leveling of the surface with  
228 Mountains Map Premium 7.3 software.

229 Surfaces were then analyzed using a Scale Sensitive Fractal Analysis (SSFA) with ToothFrax and  
230 Sfrac (Surfract, [www.surfract.com](http://www.surfract.com)) software. Five microwear parameters were extracted for  
231 each surface (Scott et al., 2006): Complexity (Area-scale fractal complexity; Asfc), anisotropy  
232 (exact proportion Length-scale anisotropy of the relief; EpLsar), scale of maximum complexity  
233 (Smc), textural fill volume (Tfv) and heterogeneity (Heterogeneity of the Area-scale fractal  
234 complexity with 9 cells [HASfc 9]).

235 Browsing habits result in an intermediate to high complexity coupled with low to intermediate  
236 anisotropy. The consumption of hard items like seeds results in higher complexity and textural  
237 fill volume (Scott, 2012). Dental microwear textures are more variable for herbivores feeding  
238 on a low silica bearing diet (Schulz et al., 2013). Grazers foraging tough and abrasive monocots  
239 display high anisotropy coupled with low complexity and less dispersion in dental microwear  
240 textural parameters. As the heterogeneity of the complexity is linked to diet diversity, an  
241 obligate grazer or leaf browser will show lower values than an herbivore feeding on a wider  
242 range of food items. For further details on methods see Scott (2012) and Scott et al. (2006).

243 **Statistics**

244 The analyses were performed with R software (R version 3.2.2, The R Foundation for Statistical  
245 Computing), using the “agricolae” package.

246 Mean and standard error of mean were calculated for each locality included in the study  
247 (Table 1). Prior to analyses, the values for each parameter were rank-transformed in order to  
248 perform parametric tests on data that traditionally do not fulfill the assumption of normality  
249 (Conover and Iman, 1981; Merceron et al., 2010; J. R. Scott, 2012). The spatial and temporal  
250 heterogeneity, as well as different sample sizes between localities, made it difficult to  
251 generate a 3-way analysis of variance (ANOVA). Therefore, one-way ANOVAs were performed  
252 in order to identify the significant differences between localities through time and space  
253 (Table 1). Finally, post hoc Tukey’s Honest Significant Difference tests (HSD tests) and Fisher’s  
254 Least Significant Difference tests were performed with the adjustment method of Bonferroni  
255 (LSD tests) in order to balance the risks of type I and type II errors (Cook and Farewell, 1996).

256 **Results**

257 There is an appreciable variation in the dental microwear signals of all *Eucladoceros* specimens  
258 included in the analysis. Complexity (Asfc) ranges from 0.6 to a maximum of 10.26  
259 (Supplementary data, table S1). In the same way, anisotropy varies from  $0.105 \times 10^{-3}$  to  
260  $9.08 \times 10^{-3}$ . When comparing these results with the dental microwear signal of extant red deer  
261 from the savannah-like habitat of Lugar Nuevo and from the primeval forest of Białowieża,  
262 *Eucladoceros* occupies the wide spectrum included between these two contrasted  
263 populations. Two groups are identifiable on Fig. 3. The fossil deer from Chilhac, Varshets and  
264 Gerakarou plot among the browsing red deer from Białowieża. Conversely, *Eucladoceros* from  
265 Saint-Vallier, Senèze, Dafnero, Slivnitsa and Krimni present a more grazing signal, closer to red  
266 deer from Lugar Nuevo. The specimen from Slivnitsa presents an especially high anisotropy  
267 coupled with a low complexity while the one from Krimni presents an intermediate complexity  
268 with high anisotropy. There are differences in the dispersion of the specimens from one  
269 locality to the other, with specimens from Chilhac, Varshets and Gerakarou being more widely  
270 spread along the dental microwear spectrum, while *Eucladoceros* from Saint-Vallier, Senèze  
271 and Dafnero are restricted to a more limited ecospace.

272 Results of the one-way ANOVAs performed on each of the five surface parameters indicate  
273 significant differences between localities (Table 1). The results of the LSD and HSD tests (Table  
274 2) highlight significant differences among the French localities, with Chilhac presenting higher  
275 complexity, heterogeneity of the complexity (HAsfc 9) and Tfv than Saint-Vallier, as well as  
276 having higher complexity than Senèze (Tables 1 and 2; Fig. 3). Chilhac also presents  
277 significantly higher Tfv than Varshets. The other differences are not supported by either  
278 Tukey's HSD or Fisher's LSD tests. The absence of significant differences between other  
279 localities may in part result from their smaller sample size and in part from dispersion  
280 differences of the dental microwear texture results between localities. The variation through  
281 time of the complexity, anisotropy and heterogeneity of the complexity are presented in Fig.  
282 4.

283 **Discussion**

284 *Trophic plasticity of Eucladoceros*

285 The wide range of variation in the dental

286 microwear texture results of *Eucladoceros* illustrates the diversity of the food that this taxon  
287 is able to consume and therefore its significant dietary plasticity (Fig. 3).

288 When comparing the dietary plasticity of *Eucladoceros* with that of the two contrasted  
289 modern red deer populations (Fig. 3), it is clear that the dental microwear signal of fossil deer  
290 overlaps the signal of both populations and occupies the entire range between the two. This  
291 similarity in the dietary plasticity of *Cervus elaphus* and *Eucladoceros ctenoides* is not  
292 surprising as it is well known for extant herbivores that a large body mass permits an increased  
293 retention time of the digesta in the gut and thereby implies a higher digestive efficiency  
294 (Müller et al., 2013). This characteristic means that unlike smaller herbivores, *Eucladoceros* is  
295 able to feed on a large range of what is available in its habitat in order to fulfill its energy and  
296 nutrient requirements, rather than to select only high-quality food items. This selective  
297 behavior is classically found in smaller herbivores such as the extant concentrate feeder  
298 *Capreolus capreolus* (Hofmann, 1985) or the intermediate feeder *Dama dama* (Chapman and  
299 Chapman, 1980; Hofmann, 1989), which feed on selected foods not necessarily abundant in  
300 their habitat (Jackson, 1977; Nugent, 1990; Tixier et al., 1997).

301 Guérin et al. (2004) consider deer from Saint-Vallier forest inhabitants. Valli and Palombo  
302 (2005) concluded, based on a dental microwear, mesowear and skull anatomy analysis of five  
303 specimens that the large-sized deer from Saint-Vallier was engaged in browsing. The pollen  
304 analysis by Argant and Philippe (2011) highlighted the presence of temperate deciduous tree  
305 cover in the locality.

306 The diatoms and pollen analyses of Senèze (Ehrlich, 1968; Elhaï, 1969) show climatic  
307 oscillations between a warm temperate climate with deciduous tree cover and a cool to cold  
308 climate with herbaceous monocots and conifers. Pastre et al. (2015) consider the deer from  
309 Senèze to be forest inhabitants. Valli and Palombo (2005), based on the analysis of dental  
310 microwear, mesowear and skull anatomy of three specimens, concluded that *E. ctenoides*  
311 from Senèze was a browser. The abundance of deer in this locality has been interpreted by  
312 Bonifay and Brugal (1996) as indicative of “a fresh temperate climate with a constant  
313 hygrometry and short cold winters”.

314 With a grazing signal similar to that of the modern reference population from the Dehesa  
315 Lugar Nuevo, the feeding ecology of fossil deer from Saint-Vallier and Senèze contrasts highly  
316 with interpretations of *Eucladoceros* as being forest inhabitants. This signal somewhat implies  
317 the exploitation by these deer of an open habitat with an abundant herbaceous vegetal layer,  
318 highlighting the consumption of herbaceous monocots by *Eucladoceros*. Even confronted with  
319 mesothermophilic vegetation as in Senèze (Nomade et al., 2014), *Eucladoceros* could have  
320 exploited the herbaceous stratum.

321 Thus, the occurrence of *Eucladoceros* in itself as a proxy for paleoenvironmental  
322 reconstructions is flawed.

323 One could be surprised by the contrasting results on *Eucladoceros ctenoides* from Saint-Vallier  
324 and Senèze between the present study and the analysis conducted by Valli and Palombo  
325 (2005). In our opinion, such a discrepancy could be the result of a bias linked to a too small  
326 sample size (N= 5 and 3) in their study (2005). Such sample sizes are not large enough to draw  
327 conclusions in terms of diet reconstructions, more specifically when considering dental  
328 microwear patterns which may vary on a week to month scale basis. A fact that, by the way,  
329 the authors themselves do mention. In their study of the skull anatomy, mesowear and  
330 microwear of *Metacervoceros rhenanus* and *Croizetoceros ramosus* from Saint-Vallier, Valli  
331 and Palombo (2008) underscored the fact that some taxa, i. e. *Cervus elaphus*, present a huge  
332 versatility in their diet while their skull anatomy remains relatively unchanged (See also Berlioz  
333 et al., in press; Gebert and Verheyden-Tixier, 2001). In our study, we show that *E. ctenoides*  
334 displays a dietary plasticity similar to that seen in modern *Cervus elaphus* throughout the  
335 European continent.

336 Despite strong similarities in faunal assemblages (Spassov and Crégut-Bonnoure, 1999),  
337 *Eucladoceros* from Saint-Vallier differs from the deer from Varshets in its dental microwear  
338 signal, the latter being more engaged in browsing. Based on the high proportion and diversity  
339 of deer in the faunal assemblage, similar conclusions have been drawn regarding the  
340 paleoenvironment of Chilhac (Guérin et al., 2004). Those assumptions are confirmed by dental  
341 microwear. Therefore, in a habitat characterized by significant tree cover, *Eucladoceros*  
342 present a browsing signal. The same kind of results is supported by dental mesowear for  
343 *Eucladoceros* from the Italian locality of Coste San Giacomo. There, the large-sized deer has  
344 been found to browse in an environment characterized by a heterogeneous vegetation  
345 providing a large spectrum of food resources (Strani et al., 2015).

346 While both fossil populations present a browsing signal, *Eucladoceros* from Chilhac and  
347 Varshets differ significantly by their textural fill volume results. Ramdarshan et al. (2016)  
348 showed that among browsing species, seedeaters tend to have a higher textural fill volume  
349 than leaf browsers. Indeed, high values of this parameter are classically interpreted as  
350 resulting from the inclusion of hard food items in the diet, leading to the formation of large  
351 pits and deep scratches on the dental facet. In addition, the textural fill volume has been  
352 shown to be especially high for frugivorous herbivores (Scott, 2012) and higher values for  
353 *Eucladoceros* from Chilhac may reflect the ingestion of a larger proportion of hard items such  
354 as seeds.

355 The absence of significative difference between the browsing signal in Chilhac, Varshets and  
356 Gerakarou and deer with a more grazing signal results from the fact that deer populations  
357 more engaged in browsing have a large spectrum of texture values. This possibly underlines a  
358 certain diversity of available food categories in the habitat they occupy either on a spatial  
359 range or linked to annual (seasonal) variations in the vegetal phenology. Schulz et al. (2013)  
360 have shown that the dispersion of the dental microwear textures is greater when the silica  
361 proportion in the diet is low, which is the case for browsing populations like the ones in  
362 Chilhac, Varshets and Gerakarou. One could consider these differences in the dental  
363 microwear textures between localities as reflecting differences in the season of death. The  
364 wide spectrum in Chilhac, Varshets and Gerakarou could alternatively be interpreted as a  
365 homogeneous annual mortality rate in comparison with other localities. Biplots considering  
366 inter-individual variations in anistropy and complexity (supplementary data; Fig. S1) do not  
367 highlight any seasonality in the dental microwear textures. Alternatively, no information  
368 relative to seasonality based on other proxies (antler shedding, mortality profiles) does allow  
369 us to go further into such interpretations for these three localities.

370 Conversely, Senèze and Saint-Vallier fossil deer are characterized by a low dispersion in their  
371 microwear signal that illustrates a vegetal resource availability being more restricted to  
372 abrasive food items.

373 These results concerning fossil deer diet plasticity are of particular interest. The plasticity in  
374 dietary habits of extant deer is well understood (Gebert and Verheyden-Tixier, 2001), but the  
375 presence of fossil deer in a locality is still too often considered a sufficient paleoenvironmental  
376 proxy for drawing conclusions when it comes to the existence of tree cover (e.g., Guérin et al.,  
377 2004). This may result in the inaccuracy of paleoenvironmental reconstructions (Alcalde and  
378 Hoek Ostende, 2015). Yet several studies focusing on early and middle Miocene cervids  
379 (DeMiguel et al., 2011, 2010, 2008, Merceron et al., 2012, 2007; Solounias and Moelleken,  
380 1994) stressed the fact that some Miocene deer are already engaged in mixed feeding or even  
381 grazing strategies despite presenting a brachydont to mesodont molar morphology.  
382 *Procervulus* has even been shown to be highly plastic in its diet, modulating its feeding habits  
383 in response to the important Miocene climatic and environmental changes (DeMiguel et al.,  
384 2010). Such results are not unexpected when looking at the most recent large ecological  
385 studies on modern cervid populations. Indeed, several modern deer taxa also include an  
386 important portion of herbaceous monocotyledons in their diet (Berlioz et al., in press; Bugalho  
387 and Milne, 2003; Gebert and Verheyden-Tixier, 2001; Geist, 1998 and references therein). For  
388 example, the diet of *Cervus elaphus* is composed of up to 90% of herbaceous monocots from  
389 March to August in Lugar Nuevo (Azorit et al., 2012).

390 By being plastic in its diet, the dental microwear textures of *Eucladoceros* might be an  
391 adequate proxy to assess paleoclimatic variations during its period of abundance. The picture  
392 of vegetal resource availability in the habitat given by such a plastic taxon is much more  
393 complete than what could be observed with a deer presenting a selective behavior (e. g.  
394 *Capreolus capreolus*).

#### 395 *Dental Microwear Texture Analysis: through time and space*

396 The dental microwear textures of *Eucladoceros* oscillate over time between a grazing and  
397 browsing dietary pole depending on localities. It could reflect an alternation between wooded  
398 and open habitats, resulting from climatic fluctuations from glacial to interglacial events  
399 following the 41ky periodicity that occurred during the middle and late Villafranchian (Kahlke  
400 et al., 2011; Lisiecki and Raymo, 2005). The microwear signal varies in the same way in western  
401 Europe between the deer from Chilhac and Senèze and in eastern Europe between  
402 *Eucladoceros* from Varshets and Dafnero. This result may illustrate a certain homogeneity of  
403 the environments of southern Europe during the Early Pleistocene (Bonifay and Brugal,  
404 1996)(Fig. 4). It is not possible to associate each locality with one specific glacial or interglacial  
405 event identified by Lisiecki and Raymo (2005), as most of the fossil sites are only  
406 biochronologically dated. However, it is possible to go further into interpretations.

407 Despite the fact that the differences between eastern European localities are not significant  
408 because of a low sample size (Table 1) and the wide dispersion of dental microwear results in  
409 woodland habitats, tendencies were identified between 2.3 and 1.6 Ma. As referred to by  
410 Bonifay and Brugal (1996), glacial events during the Early Pleistocene of southern Europe are  
411 characterized by the spread of steppe environments, progressively leading to the reduction of  
412 the temperate, mild and humid climate. Hence, observed fluctuations of the dental microwear  
413 signal of *Eucladoceros* from browsing in Varshets to grazing in Dafnero and browsing again in  
414 the more recent locality of Gerakarou might illustrate climatic oscillations during this period  
415 (Fig. 4). Therefore, Dafnero may correspond to a glacial event characterized by a more open  
416 habitat compared to Varshets and Gerakarou that may indicate interglacial events. DMTA  
417 tends to indicate an increased involvement in browsing for *Eucladoceros* from Gerakarou  
418 when compared to earlier representatives, while no noticeable climatic change was observed  
419 between Gerakarou and older localities based on the faunal assemblage (Kahlke et al., 2011).

420 In the western region between 2.5 and 2.2-2.1 Ma, *Eucladoceros* also experiences several  
421 significant shifts in its diet that could be superimposed on climatic oscillations occurring during  
422 this period. While there is an important abrasive component in the diet of deer from Saint-  
423 Vallier that reflects the occupation by *Eucladoceros* of an open habitat, fossil deer from Chilhac  
424 present a woodland signal. In Senèze, *Eucladoceros* display dental microwear corresponding  
425 to grazing habits. The locality of Saint-Vallier has been described by Guérin et al. (2004) as a  
426 mostly open habitat. This could correspond to the description Bonifay and Brugal (1996) made  
427 of the Artemisia-Ephedra steppe that developed in southern Europe during glacial  
428 recurrences. Conversely, the browsing signal results that are observed in Chilhac may  
429 correspond to an interglacial event, with a higher vegetal diversity and tree cover. The signal  
430 of Senèze would correspond again to a glacial locality characterized by an open habitat.

431 The dental microwear signal of *Eucladoceros* from Chilhac and Senèze underlines a good  
432 example of climatic variation through time, as the two localities are geographically close to  
433 each other (10 km) but are separated by several hundred thousand years if referring to recent



434 age estimations (Nomade et al., 2014; Pastre et al., 2015). This significant shift in the diet of  
435 *Eucladoceros* remains in the range of environmental variations that the deer is able to handle.

#### 436 **Conclusion**

437 Although the diet of extinct cervids had been the focus of several studies (Kaiser and Croitor,  
438 2004; Strani et al., 2015; Valli and Palombo, 2005), the present study goes further. Indeed, it  
439 is the first comprehensive exploration through time and space of the dietary plasticity of  
440 *Eucladoceros ctenoides*, an emblematic deer species of the Early Pleistocene in Europe. Dental  
441 Microwear Texture Analysis shows that *Eucladoceros ctenoides* is as plastic as the extant red  
442 deer *Cervus elaphus* in feeding habits. What is striking is the recurrent ability of Cervidae, for  
443 Pleistocene as for Miocene forms (DeMiguel et al., 2010), to cope with environmental  
444 modifications.

445 These results are of particular interest because fossil members of the Cervidae are still too  
446 often associated in the literature with wooded environments or habitats. Yet, not enough  
447 attention is given to several studies that show that Cervidae are able to graze (Azorit et al.,  
448 2012; Bugalho and Milne, 2003; Gebert and Verheyden-Tixier, 2001; Geist, 1998; Groot  
449 Bruinderink and Hazebroek, 1995; Merceron et al., 2012) and that mixed-feeding habit may  
450 be an ancestral feeding strategy for Cervidae (DeMiguel et al., 2016, 2008; Solounias and  
451 Moelleken, 1994). Thanks to the present study, deer and notably *Eucladoceros* cannot be  
452 considered anymore as strict woody landscape dwellers. *Eucladoceros ctenoides* adapted its  
453 diet to the vegetal resource availability in its habitat and is therefore a good  
454 paleoenvironmental indicator. From our results, we can conclude that *E. ctenoides* was a  
455 browser at Chilhac, suggesting wooded habitats, whereas it fed on high amounts of  
456 herbaceous monocotyledons at Saint-Vallier and Senèze, supporting the presence of open  
457 habitats. More than characterizing vegetal availability in the habitat, variations in the  
458 microwear textures of *Eucladoceros* witness the climatic oscillations (controlling the back and  
459 forth balance from open to wooded landscapes) resulting from the glacial-interglacial cycles  
460 occurring during the middle and late Villafranchian. Chilhac, with a wooded landscape, may  
461 represent a mild episode whereas the vegetation from open habitats in Senèze and Saint-  
462 Vallier may be contemporaneous with more arid and cold periods.

463 Still, *Eucladoceros ctenoides*, by being one element constitutive of the fauna, only represents  
464 a window over complex environments from the past. However, contrary to stenotopic species,  
465 the trophic plasticity of *E. ctenoides* provides a solid proxy to track global changes in both  
466 vegetal context and climatic conditions.

467

#### 468 **Acknowledgements**

469 We thank S. Ramdarshan (<https://srtranslations.wordpress.com/>) for corrections of the  
470 manuscript and S. Riffaut for help on Fig. 2. For the access to fossil material, we thank E. Robert  
471 (Geological Collections, UMR CNRS 5276, Laboratoire de Géologie de Lyon - CERES, University  
472 Lyon 1, France), D. Berthet (Collection du Musée des Confluences, Lyon, France), C. Jacquier,  
473 M. Fouché (Musée Paléontologique de Chilhac, France) and N. Spassov (National History  
474 Museum of Sofia, Bulgaria). For the access to the reference material, we thank Rafał Kowalczyk  
475 (Mammal Research Institute, Polish Academy of Sciences, Białowieża) and Concepción Azorit  
476 (University of Jaén, Spain). We also would like to thank the editor Lorenzo Rook, Daniel  
477 DeMiguel and two other anonymous reviewers for making constructive comments and  
478 suggestions leading to an improvement of the manuscript.

479 **Bibliography**

- 480 Alcalde, G.M., Hoek Ostende, L.W., 2015. Above the hoof: functional morphology of the fossil deer  
481 from Tegelen, the Netherlands. *Geol. J.* 50, 271–289.
- 482 Argant, J., 2004. Le gisement pliocène final de Saint-Vallier (Drôme, France): palynologie. In :  
483 Faure, M., Guérin, C. (Eds.), *Le gisement pliocène final de Saint-Vallier (Drôme, France)*.  
484 *Geobios* 37, Mém.spéc. 26, 81–90.
- 485 Argant, J., Philippe, M., 2011. L'analyse pollinique des coprolithes: un outil pour la  
486 reconstitution du paléoenvironnement. *Quat. Hors-sér.* 4, 307–318.
- 487 Azorit, C., Tellado, S., Oya, A., Moro, J., 2012. Seasonal and specific diet variations in sympatric  
488 red and fallow deer of southern Spain: a preliminary approach to feeding behaviour. *Anim.*  
489 *Prod. Sci.* 52, 720–727.
- 490 Azzaroli, A., De Giuli, C., Ficarelli, G., Torre, D., 1988. Late Pliocene to early mid-Pleistocene  
491 mammals in Eurasia: faunal succession and dispersal events. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol.*  
492 *Palaeoecol.* 66, 77–100.
- 493 Bechev, D., Georgiev, D., 2016. *Faunistic diversity of Vrachanski Balkan Nature Park*. Plovdiv  
494 University Press.
- 495 Berlioz, E., Azorit, C., Blondel, C., Sierra Tellado Ruiz, M., Merceron, G., in press. Deer in an arid  
496 habitat: dental microwear textures track feeding adaptability. *Hystrix*. doi:10.4404/hystrix-  
497 28.2-12048.
- 498 Bignon-lau, O., Catz, N., Berlioz, E., Veiberg, V., Strand, O., Merceron, G., 2017. Dental  
499 microwear textural analyses to track feeding ecology of reindeer: a comparison of two  
500 contrasting populations in Norway. *Mammal Res.* 62, 111–120.
- 501 Boeuf, O., Gilbert, D., 1997. Présence de thécamoébiens du genre *Trinema*, au Pliocène  
502 supérieur, découverte à Chilhac (Haute-Loire, France). *Comptes Rendus Académie Sci.-Ser. IIA-*  
503 *Earth Planet. Sci.* 325, 623–627.
- 504 Boivin, P., Barbet, P., Boeuf, O., Devouard, B., Besson, J.C., Hénot, J.M., Devidal, J.L.,  
505 Constantin, C., Charles, L., 2010. Geological setting of the lower Pleistocene fossil deposits of  
506 Chilhac (Haute-Loire, France). *Quat. Int.* 223, 107–115.
- 507 Bonifay, M.-F., Brugal, J.-P., 1996. Biogéographie et biostratigraphie des grandes faunes du  
508 Pléistocène inférieur et moyen en Europe du Sud: apport des gisements français. *Paléo* 8, 19–  
509 29.
- 510 Bugalho, M.N., Milne, J.A., 2003. The composition of the diet of red deer (*Cervus elaphus*) in a  
511 Mediterranean environment: a case of summer nutritional constraint? *For. Ecol. Manag.* 181,  
512 23–29.
- 513 Calandra, I., Merceron, G., 2016. Dental microwear texture analysis in mammalian ecology.  
514 *Mammal Rev.* 46, 215–228.
- 515 Chapman, N.G., Chapman, D.I., 1980. The distribution of fallow deer: a worldwide review.  
516 *Mammal Rev.* 10, 61–138.
- 517 Conover, W.J., Iman, R.L., 1981. Rank transformations as a bridge between parametric and  
518 nonparametric statistics. *Am. Stat.* 35, 124–129.

- 519 Cook, R.J., Farewell, V.T., 1996. Multiplicity considerations in the design and analysis of clinical  
520 trials. *J. R. Stat. Soc. Ser. A Stat. Soc.* 159A, 93–110.
- 521 Croitor, R., 2009. Phylogeny and speciation in Quaternary cervid genera *Eucladoceros* and  
522 *Praemegaceros* (Cervidae, Mammalia), in: Bucur, I.I., Săsăran, E., Pop, D. (Eds.). Cluj University Press,  
523 Cluj-Napoca.
- 524 Curran, S.C., 2015. Exploring *Eucladoceros* ecomorphology using geometric morphometrics.  
525 *Anat. Rec.* 298, 291–313.
- 526 De Vos, J., Mol, D., Reumer, J.W.F., 1995. Early Pleistocene Cervidae (Mammalia, Artiodactyla)  
527 from the Oosterschelde (the Netherlands), with a revision of the cervid genus *Eucladoceros*  
528 *Falconer*, 1868. *Deinsea* 2, 95–121.
- 529 Delson, E., Faure, M., Guérin, C., Aprile, L., Argant, J., Blackwell, B.A.B., Debard, E., Harcourt-  
530 Smith, W., Martin-Suarez, E., Monguillon, A., 2006. Franco-American renewed research at the  
531 Late Villafranchian locality of Senèze (Haute-Loire, France). In: Kahlke, R.-D., Maul, L.C., Mazza,  
532 P. (Eds.), Late Neogene and Quaternary biodiversity and evolution: Regional developments  
533 and interregional correlations. Vol. I. Proceedings of the 18th International Senckenberg  
534 Conference (VI International Palaeontological Colloquium in Weimar). *Cour.*  
535 *Forschungsinstitut Senckenberg* 256, 275–290.
- 536 DeMiguel, D., Fortelius, M., Azanza, B., Morales, J., 2008. Ancestral feeding state of ruminants  
537 reconsidered: earliest grazing adaptation claims a mixed condition for Cervidae. *BMC Evol.*  
538 *Biol.* 8, 13.
- 539 DeMiguel, D., Azanza, B., Morales, J., 2010. Trophic flexibility within the oldest Cervidae  
540 lineage to persist through the Miocene Climatic Optimum. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol.*  
541 *Palaeoecol.* 289, 81–92.
- 542 DeMiguel, D., Azanza, B., Morales, J., 2011. Paleoenvironments and paleoclimate of the  
543 Middle Miocene of central Spain: A reconstruction from dental wear of ruminants.  
544 *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 302, 452–463.
- 545 DeMiguel, D., Azanza, B., Cegoñino, J., Ruiz, I., Morales, J., 2016. The interplay between  
546 increased tooth crown-height and chewing efficiency, and implications for Cervidae evolution.  
547 *Lethaia* 49, 117–129.
- 548 DeSantis, L.R., 2016. Dental microwear textures: reconstructing diets of fossil mammals. *Surf. Topogr.*  
549 *Metrol. Prop.* 4, 023002.
- 550 Diaz, M., Campos, P., Pulido, F.J., 1997. The Spanish dehesas: a diversity in land-use and  
551 wildlife. *Farming Birds Eur.* 178, 209.
- 552 Ehrlich, A., 1968. Les diatomées fossiles des sédiments villafranchiens de Senèze (Haute-Loire,  
553 Massif Central français). *Bull. Assoc. Fr. Pour L'Étude Quat.* 5, 267–280.
- 554 Elhaï, H., 1969. La flore sporo-pollinique du gisement Villafranchien de Senèze (Massif-Central-  
555 France).
- 556 Gebert, C., Verheyden-Tixier, H., 2001. Variations of diet composition of red deer (*Cervus*  
557 *elaphus L.*) in Europe. *Mammal Rev.* 31, 189–201.
- 558 Geist, V., 1998. *Deer of the world: their evolution, behaviour, and ecology.* Stackpole books.



- 559 Geist, V., 1998. Deer of the world: their evolution, behaviour, and ecology. Stackpole  
 560 books. Geraads, D., 1990. Contribution des cervidés à la chronologie des débuts de  
 561 l'occupation humaine en Europe occidentale. Quaternaire 1, 167–174.
- 562 Grine, F.E., 1986. Dental evidence for dietary differences in *Australopithecus* and  
 563 *Paranthropus*: a quantitative analysis of permanent molar microwear. J. Hum. Evol. 15, 783–  
 564 822.
- 565 Groot Bruinderink, G., Hazebroek, E., 1995. Ingestion and diet composition of red deer (*Cervus*  
 566 *elaphus L.*) in the Netherlands from 1954 till 1992. Mammalia 59, 187–196.
- 567 Guérin, C., 1990. Biozones or mammal units? Methods and limits in biochronology, in: Lindsay,  
 568 E.H., Fahlbusch, V., Mein, P. (Eds.), European Neogene Mammal Chronology. Springer US,  
 569 119–130.
- 570 Guérin, C., Faure, M., Argant, A., Argant, J., Crégut-Bonnoure, É., Debard, É., Delson, E.,  
 571 Eisenmann, V., Hugueney, M., Limondin-Lozouet, N., Martin-Suarez, E., Mein, P., Mourer-  
 572 Chauviré, C., Parenti, F., Pastre, J.-F., Sen, S., Valli, A.M.-F., 2004. Le gisement pliocène  
 573 supérieur de Saint-Vallier (Drôme, France): synthèse biostratigraphique et paléoécologique.  
 574 Geobios 37 (Supp. 1), 349–360.
- 575 Heintz, E., 1970. Les Cervidés villafranchiens de France et d'Espagne. Memoires du Museum  
 576 National D'Histoire Naturelle Nouvelle Serie, Paris, Serie C, Sciences de la Terre.
- 577 Heintz, E., Guérin, C., Martin, R., Prat, F., 1974. Principaux gisements villafranchiens de France  
 578 : listes fauniques et biostratigraphie. Mém. Bur. Rech. Géologiques Minières 78, 169–182.
- 579 Hofmann, R.R., 1989. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of  
 580 ruminants: a comparative view of their digestive system. Oecologia 78, 443–457.
- 581 Hofmann, R.R., 1985. Digestive physiology of the deer-their morphophysiological  
 582 specialisation and adaptation. Biology of Deer Production. Proceedings of an International  
 583 Conference Held at Dunedin, New Zealand, 13-18 February 1983. pp. 393–407.
- 584 Jackson, J., 1977. The annual diet of the Fallow deer (*Dama dama*) in the New Forest,  
 585 Hampshire, as determined by rumen content analysis. J. Zool. 181, 465–473.
- 586 Jedrzejewska, B., Jedrzejewski, W., 2013. Predation in vertebrate communities: the Białowieża  
 587 Primeval Forest as a case study. Springer Science & Business Media, Berlin.
- 588 Joffre, R., Vacher, J., de los Llanos, C., Long, G., 1988. The dehesa: an agrosilvopastoral system  
 589 of the Mediterranean region with special reference to the Sierra Morena area of Spain.  
 590 Agrofor. Syst. 6, 71–96.
- 591 Kahlke, R.D., García, N., Kostopoulos, D.S., Lacombe, F., Lister, A.M., Mazza, P.P.A., Spassov,  
 592 N., Titov, V.V., 2011. Western Palaeartic palaeoenvironmental conditions during the Early and  
 593 early Middle Pleistocene inferred from large mammal communities, and implications for  
 594 hominin dispersal in Europe. Quat. Sci. Rev. 30, 1368–1395.
- 595 Kaiser, T.M., Croitor, R., 2004. Ecological interpretations of early Pleistocene deer (Mammalia,  
 596 Cervidae) from Ceysaguet (Haute-Loire, France). Geodiversitas 26, 661–674.
- 597 Konidaris, G.E., Tzouroukaki, V., Kostopoulos, D.S., Thompson, N., Giusti, D., Michailidis, D.,  
 598 Koufos, G.D., Harvati, K., 2015. Two new vertebrate localities from the Early Pleistocene of

- 599 Mygdonia Basin (Macedonia, Greece): Preliminary results. *Comptes Rendus Palevol* 14, 353–  
600 362.
- 601 Kostopoulos, D.S., 1996. The Plio-Pleistocene artiodactyls of Macedonia (Greece); systematics,  
602 palaeoecology, biochronology, biostratigraphy. Tesis Doctoral. Universidad de Salónica.
- 603 Kostopoulos, D.S., Athanassiou, A., 2005. In the shadow of bovids: suids, cervids and giraffids  
604 from the Plio-Pleistocene of Greece. *Quat. Hors-sér.* 2, 179–190.
- 605 Kostopoulos, D.S., Koufos, G.D., 1994. The Plio-Pleistocene artiodactyls of Macedonia  
606 (Northern Greece) and their biostratigraphic significance; preliminary report. *Comptes Rendus*  
607 *Académie Sci. Sér. 2 Sci. Terre Planètes* 318, 1267–1272.
- 608 Koufos, G.D., 1993. Late Pliocene carnivores from western Macedonia (Greece). *Paläontol. Z.*  
609 67, 357–376.
- 610 Koufos, G.D., 2016. Neogene and quaternary continental biostratigraphy of Greece based on  
611 mammals. *Bull. Geol. Soc. Greece* 50.
- 612 Koufos, G.D., Syrides, G.E., Kostopoulos, D.S., Koliadimou, K.K., 1995. Preliminary results about  
613 the stratigraphy and the palaeoenvironment of Mygdonia Basin, Macedonia, Greece. *Geobios*  
614 28, 243–249.
- 615 Leroy, S.A.G., Arpe, K., Mikolajewicz, U., 2011. Vegetation context and climatic limits of the  
616 Early Pleistocene hominin dispersal in Europe. *Quat. Sci. Rev.* 30, 1448–1463.
- 617 Lisiecki, L.E., Raymo, M.E., 2005. A Pliocene-Pleistocene stack of 57 globally distributed  
618 benthic  $\delta^{18}\text{O}$  records. *Paleoceanography* 20, PA1003.
- 619 Lucas, P.W., 2004. Dental functional morphology: how teeth work. Cambridge University  
620 Press.
- 621 Lovari, S., Lorenzini, R., Masseti, M., Pereladova, O., Carden, R.F. & Brook, S.M. 2016. *Cervus*  
622 *elaphus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016. e.T55997072A22155320.
- 623 Marañón, T., 1991. Diversidad en comunidades de pasto mediterráneo: modelos y  
624 mecanismos de coexistencia. *Ecología*, 5, 149-157.
- 625 Merceron, G., Schulz, E., Kordos, L., Kaiser, T.M., 2007. Palaeoenvironment of *Dryopithecus*  
626 *brancoi* at Rudabánya, Hungary: evidence from dental meso- and micro-wear analyses of large  
627 vegetarian mammals. *J. Hum. Evol.* 53, 331–349.
- 628 Merceron, G., Escarguel, G., Angibault, J.M., Verheyden-Tixier, H., 2010. Can dental microwear  
629 textures record inter-individual dietary variations? *PLoS One* 5, 283, 1838, 1-8.
- 630 Merceron, G., Costeur, L., Maridet, O., Ramdarshan, A., Göhlich, U.B., 2012. Multi-proxy  
631 approach detects heterogeneous habitats for primates during the Miocene climatic optimum  
632 in Central Europe. *J. Hum. Evol.* 63, 150–161.
- 633 Merceron, G., Hofman-Kamińska, E., Kowalczyk, R., 2014. 3D dental microwear texture  
634 analysis of feeding habits of sympatric ruminants in the Białowieża Primeval Forest, Poland.  
635 *For. Ecol. Manag.* 328, 262–269.

636 Merceron, G., Ramdarshan, A., Blondel, C., Boisserie, J.R., Brunetiere, N., Francisco, A.,  
637 Gautier, D., Milhet, X., Novello, A., Pret, D., 2016. Untangling the environmental from the  
638 dietary: dust does not matter, in: Proc. R. Soc. B. The Royal Society, 20161032.

639 Müller, D.W., Codron, D., Meloro, C., Munn, A., Schwarm, A., Hummel, J., Clauss, M., 2013.  
640 Assessing the Jarman–Bell principle: scaling of intake, digestibility, retention time and gut fill  
641 with body mass in mammalian herbivores. Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol.  
642 164, 129–140.

643 Nomade, S., Pastre, J.F., Guillou, H., Faure, M., Guérin, C., Delson, E., Debard, E., Voinchet, P.,  
644 Messenger, E., 2014.  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$  constraints on some French landmark Late Pliocene to Early  
645 Pleistocene large mammalian paleofaunas: Paleoenvironmental and paleoecological  
646 implications. Quat. Geochronol. 21, 2–15.

647 Nugent, G., 1990. Forage availability and the diet of fallow deer (*Dama dama*) in the Blue  
648 Mountains, Otago. N. Z. J. Ecol. 83–95.

649 Olea, L., San Miguel-Ayanz, A., 2006. The Spanish dehesa. A traditional Mediterranean  
650 silvopastoral system linking production and nature conservation. Grassl. Sci. Eur. 11, 3–13.

651 Pastre, J.-F., Debard, É., Nomade, S., Guillou, H., Faure, M., Guérin, C., Delson, E., 2015.  
652 Nouvelles données géologiques et téphrochronologiques sur le gisement paléontologique du  
653 maar de Senèze (Pléistocène inférieur, massif central, France). Quat. Rev. Assoc. Fr. Pour  
654 L'étude Quat. 26, 225–244.

655 Ramdarshan, A., Blondel, C., Brunetière, N., Francisco, A., Gautier, D., Surault, J., Merceron,  
656 G., 2016. Seeds, browse, and tooth wear: a sheep perspective. Ecol. Evol. 6, 5559–5569.

657 Rivals, F., Athanassiou, A., 2008. Dietary adaptations in an ungulate community from the late  
658 Pliocene of Greece. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 265, 134–139.

659 Rook, L., Martínez-Navarro, B., 2010. Villafranchian: the long story of a Plio-Pleistocene  
660 European large mammal biochronologic unit. Quat. Int. 219, 134–144.

661 Scarascia-Mugnozza, G., Oswald, H., Piussi, P., Radoglou, K., 2000. Forests of the  
662 Mediterranean region: gaps in knowledge and research needs. For. Ecol. Manag. 132, 97–109.

663 Schulz, E., Piotrowski, V., Clauss, M., Mau, M., Merceron, G., Kaiser, T.M., 2013. Dietary  
664 abrasiveness is associated with variability of microwear and dental surface texture in rabbits.  
665 PLoS One 8, e56167.

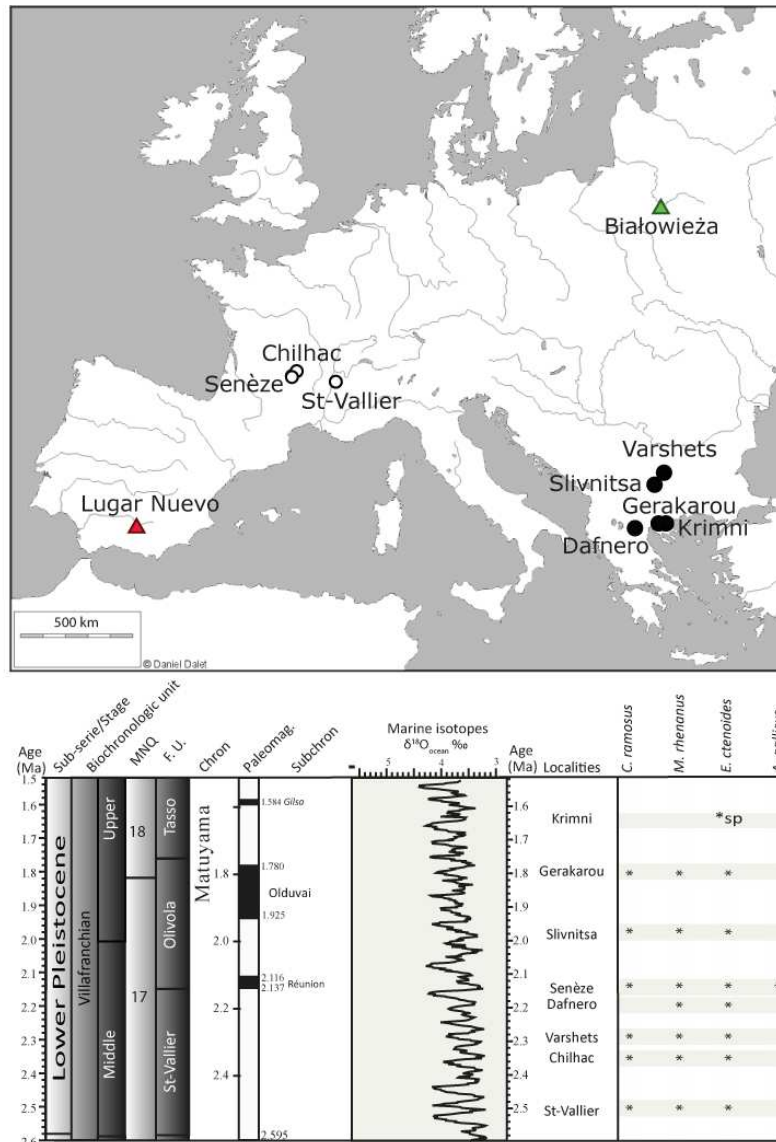
666 Scott, J.R., 2012. Dental microwear texture analysis of extant African Bovidae. Mammalia 76,  
667 157–174.

668 Scott, R.S., Ungar, P.S., Bergstrom, T.S., Brown, C.A., Childs, B.E., Teaford, M.F., Walker, A.,  
669 2006. Dental microwear texture analysis: technical considerations. J. Hum. Evol. 51, 339–349.

670 Solounias, N., Moelleken, S.M., 1994. Differences in diet between two archaic ruminant  
671 species from Sansan, France. Hist. Biol. 7, 203–220.

672 Spassov, N., 1998. A new Late Villafranchian locality of vertebrate fauna–Slivnitsa (Bulgaria)  
673 and the carnivore dispersal events in Europe on the Pliocene/Pleistocene boundary. Hist. Nat.  
674 Bulg. 9, 101-113.

- 675 Spassov, N., Crégut-Bonnoure, E., 1999. Premières données sur les Bovidae Villafranchiens de  
676 Bulgarie. *Comptes Rendus Académie Sci.-Ser. IIA-Earth Planet. Sci.* 328, 493–498.
- 677 Strani, F., DeMiguel, D., Sardella, R., Bellucci, L., 2015. Paleoenvironments and climatic  
678 changes in the Italian Peninsula during the Early Pleistocene: evidence from dental wear  
679 patterns of the ungulate community of Coste San Giacomo. *Quat. Sci. Rev.* 121, 28–35.
- 680 Suc, J.P., 1984. Origin and evolution of the Mediterranean vegetation and climate in Europe.  
681 *Nature* 307, 429–432.
- 682 Teaford, M.F., Oyen, O.J., 1989. In vivo and in vitro turnover in dental microwear. *Am. J. Phys.*  
683 *Anthropol.* 80, 447–460.
- 684 Tixier, H., Duncan, P., Scehovic, J., Yant, A., Gleizes, M., Lila, M., 1997. Food selection by  
685 European roe deer (*Capreolus capreolus*): effects of plant chemistry, and consequences for  
686 the nutritional value of their diets. *J. Zool.* 242, 229–245.
- 687 Ungar, P.S., 2015. Mammalian dental function and wear: A review. *Biosurface Biotribology* 1,  
688 25–41.
- 689 Valli, A.M.F., 2004. Les Cervidae du gisement Pliocène supérieur (Villafranchien moyen) de  
690 Saint-Vallier (Drôme, France). In: Faure, M., Guérin, C. (Eds.), *Le Gisement Pliocène final de*  
691 *Saint-Vallier (Drôme, France)*. *Geobios* 37, *Mém.spéc.* 26, 191–232.
- 692 Valli, A.M.-F., Palombo, M.R., 2005. Le régime alimentaire du Cervidae (Mammalia)  
693 *Eucladoceros ctenoides* (Nesti 1841) reconstitué par la morphologie du crâne et par l'usure  
694 dentaire. *Eclogae Geol. Helvetiae* 98, 133–143.  
695
- 696 Valli, A.M.-F., Palombo, M.R., 2008. Feeding behaviour of middle-size deer from the Upper  
697 Pliocene site of Saint-Vallier (France) inferred by morphological and micro/mesowear  
698 analysis. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 257, 106–122.  
699

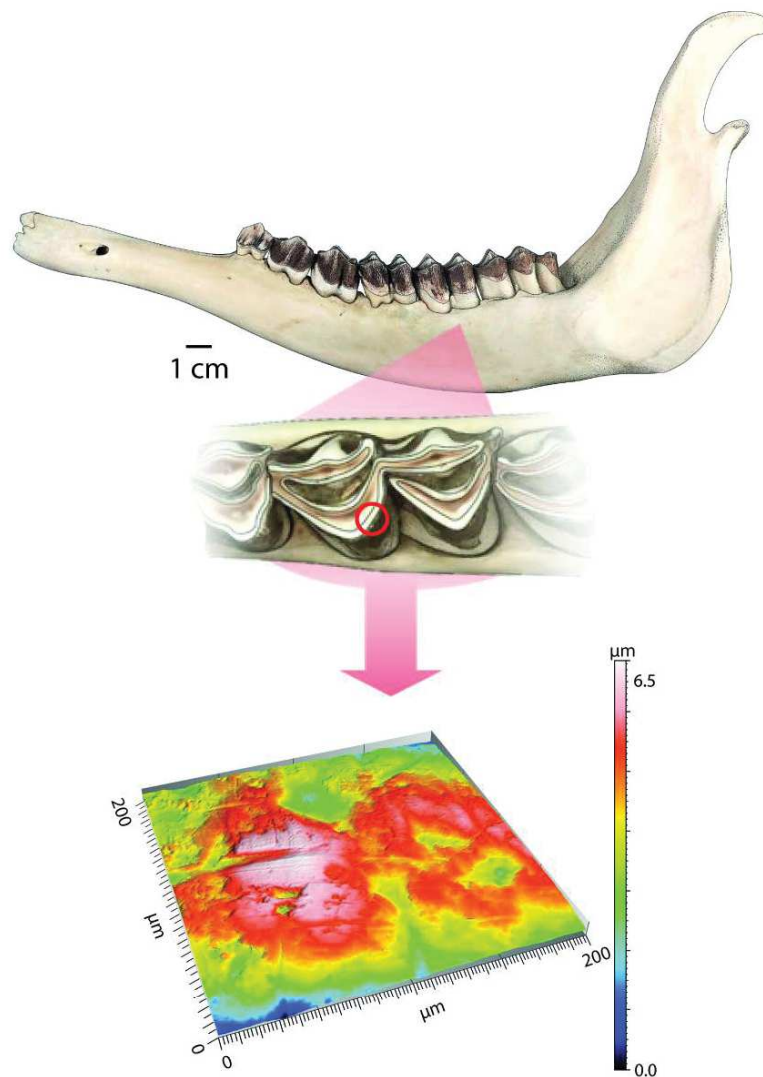


700

701 Fig. 1: *Eucladoceros* fossil localities of the Early Pleistocene in Europe. Geographical  
 702 repartition of the eight localities included in the study. The western European localities are  
 703 represented by white circles and the eastern ones by black circles. The localization of the two  
 704 reference modern red deer populations are illustrated by triangles. Białowieża is in green and  
 705 Lugar Nuevo in red. The biochronological scale with localities is presented on the lower part  
 706 of the Fig.. Cervid representatives in each locality are also presented by stars. MNQ: Mammal  
 707 Neogene Quaternary biozone. F. U. : Faunal Unit.

708 Fig. 1: Localités fossiles à *Eucladoceros* du Pléistocène Inférieur d'Europe. Répartition  
 709 géographique des huit localités incluses dans l'étude. Les localités d'Europe de l'ouest sont  
 710 illustrées par des ronds blancs et les localités d'Europe de l'est par des ronds noirs. Les deux  
 711 populations de cerf élaphe moderne de référence sont illustrées par des triangles, vert pour  
 712 Białowieża et rouge pour Lugar Nuevo. L'échelle biochronologique avec les localités est  
 713 présentée dans la partie basse de la Fig.. Les représentants de la famille des cervidés présents  
 714 dans chaque localité sont présentés par des étoiles. MNQ : biozone Mammifère Néogène  
 715 Quaternaire. F. U. : Unité Faunique.

716



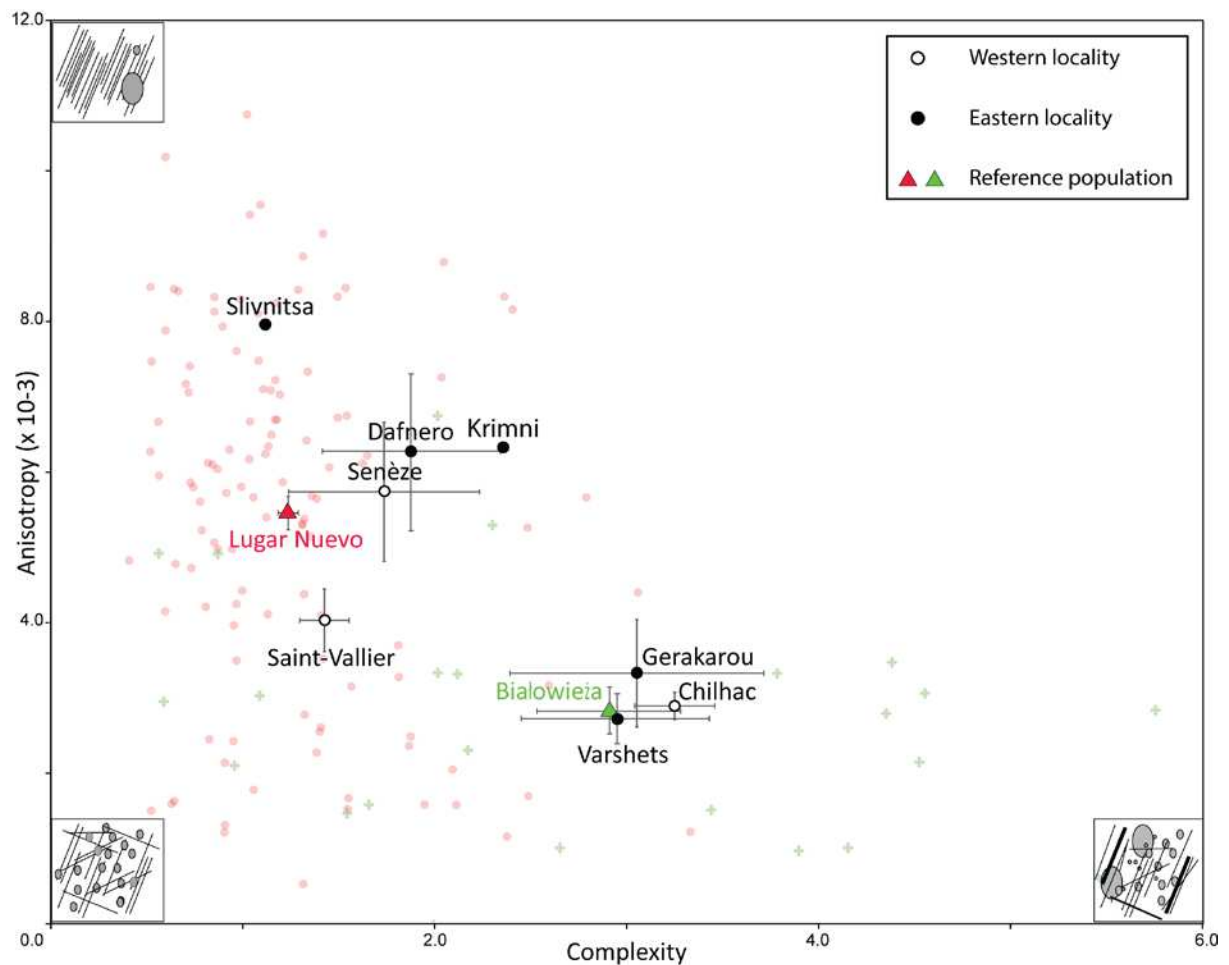
717

718 Fig. 2: **From red deer mandible (*Cervus elaphus*) to textural surface.** Lower tooth row from a  
719 modern red deer. We focused on the lingual facet of the protoconid of the lower second  
720 molar, circled in red. The resulting surface texture is acquired with a surface profilometer.

721 Fig. 2: **De la mandibule de cerf élaphe (*Cervus elaphus*) à la texture de surface.** Rangée  
722 dentaire inférieure d'un cerf élaphe actuel. Nous nous sommes concentrés sur la facette  
723 linguale du protoconide de la seconde molaire inférieure, entourée en rouge. La texture de  
724 surface résultante a été obtenue grâce à un profilomètre surfacique.

725



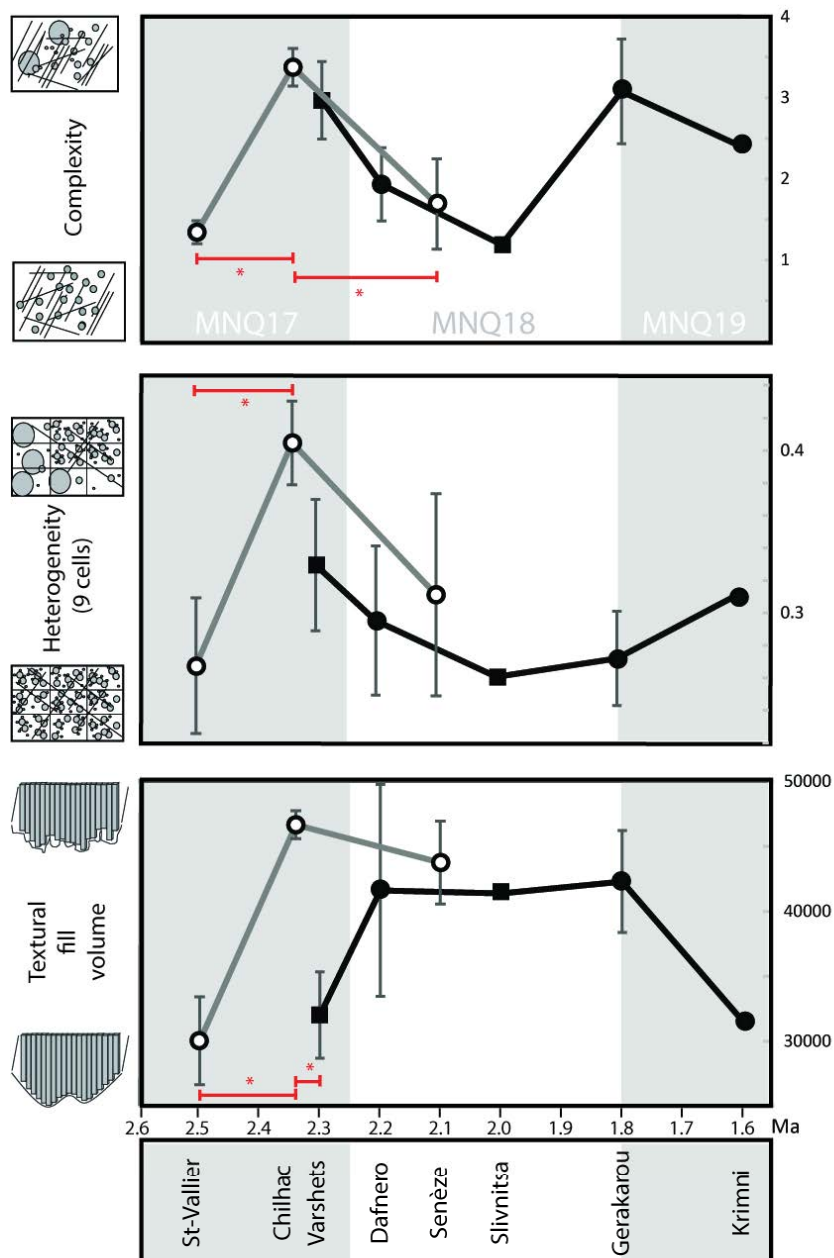


726

727 Fig. 3: **Distribution (mean and standard error of mean) of *Eucladoceros* from the Early**  
 728 **Pleistocene European localities** depending on the complexity and anisotropy of the dental  
 729 facets. The extant red deer populations of Lugar Nuevo (Spanish dehesa; red) and of  
 730 Białowieża (Polish primeval forest; green) are used as references. Transparent red dots and  
 731 green crosses represent the dispersion of specimens from the two populations. White circles  
 732 correspond to western European localities, black circles are for eastern localities.

733 Fig. 3: **Distribution (moyenne et erreur standard de la moyenne) des *Eucladoceros* des**  
 734 **localités européennes du Pléistocène inférieur** en fonction de la complexité et de  
 735 l'anisotropie des facettes dentaires. Les populations de cerf élaphe actuel de Lugar Nuevo  
 736 (dehesa espagnole ; rouge) et de Białowieża (forêt primaire polonaise ; vert) sont utilisées  
 737 comme références. Les ronds rouges et croix vertes transparentes représentent la dispersion  
 738 des spécimens de ces deux populations. Les cercles blancs correspondent aux localités  
 739 d'Europe de l'ouest, les cercles noirs aux assemblages fossiles d'Europe de l'est.

740



741

742 Fig. 4: Evolution through time of the complexity, heterogeneity of the complexity (9 cells)  
 743 and textural fill volume of the dental surfaces of *Eucladoceros*. Gray line and white circles  
 744 correspond to the succession of western European localities through time. In the same way, a  
 745 black line and black circles are used for eastern European localities. MNQ17, MNQ18 and  
 746 MNQ19 correspond to the biozones of the localities of interest. Significant differences  
 747 between localities are identified by red stars.

748 Fig. 4: Evolution de la complexité, de l'hétérogénéité de la complexité (9 cellules) et du  
 749 volume de remplissage textural des surfaces dentaires d'*Eucladoceros*. La ligne en pointillés  
 750 et les cercles blancs correspondent à la succession dans le temps des localités de l'ouest de  
 751 l'Europe. De la même manière, une ligne noire et des cercles noirs sont utilisés pour les  
 752 localités d'Europe de l'Est. MNQ17, MNQ18 et MNQ19 correspondent aux biozones des  
 753 localités d'intérêt. Les différences significatives entre localités sont identifiées par des étoiles  
 754 rouges.



755 Table 1: **Mean and standard error of mean for the eight fossil samples of *Eucladoceros* and**  
 756 **the two extant reference red deer populations.** The last row corresponds to the results of the  
 757 one-way ANOVAs that test the differences between localities. Fr: France; Bu: Bulgaria; Gr:  
 758 Greece; Sp: Spain; Po: Poland.

759 Tableau 1: **Moyenne et erreur standard de la moyenne pour les huit échantillons de**  
 760 ***Eucladoceros* et les deux populations de référence de cerfs élaphe actuels.** La dernière ligne  
 761 du tableau correspond aux résultats des ANOVAs à un facteur testant les différences entre  
 762 localités. Fr: France; Bu: Bulgarie; Gr: Grèce; Sp: Espagne; Po: Pologne.

763

Age	locality	N	Asfc		EpLsar (10 <sup>-3</sup> )		Smc		Hasfc 9		Tfv	
			mean	s.e.m.	mean	s.e.m.	mean	s.e.m.	mean	s.e.m.	mean	s.e.m.
2.5	Saint-Vallier (Fr)	22	1.43	0.13	4.02	0.41	0.53	0.02	0.27	0.04	30236.0	3027.6
2.3-2.4	Chilhac (Fr)	78	3.25	0.21	2.88	0.18	5.85	2.98	0.39	0.02	45103.9	967.2
2.3	Varshets (Bu)	21	2.94	0.49	2.71	0.35	0.53	0.07	0.33	0.04	31775.8	3385.4
2.1-2.2	Dafnero (Gr)	3	1.88	0.46	6.26	1.08	0.34	0.17	0.29	0.05	41511.8	8283.7
2.1	Senèze (Fr)	11	1.74	0.50	5.72	0.92	1.57	0.77	0.31	0.06	42508.5	2857.6
1.9-1.8	Slivnitsa (Bu)	1	1.11	/	7.94	/	0.67	/	0.26	/	41287.7	/
1.9-1.8	Gerakarou (Gr)	9	3.05	0.66	3.32	0.71	6.49	4.06	0.27	0.03	42212.8	3983.6
1.7-1.6	Krimni (Gr)	1	2.36	/	6.30	/	0.13	/	0.31	/	31271.5	/
Extant	Lugar Nuevo	116	1.24	0.05	5.44	0.22	3.41	1.55	0.35	0.02	37549.9	1315.7
Extant	Białowieża	23	2.91	0.37	2.81	0.32	2.31	1.50	0.47	0.12	55415.8	12813.6
<b>H0: Difference between localities</b>			<b>F</b>	<b>p</b>	<b>F</b>	<b>p</b>	<b>F</b>	<b>p</b>	<b>F</b>	<b>p</b>	<b>F</b>	<b>p</b>
			7.771	<0.001	4.014	<0.001	5.015	<0.001	3.040	0.005	5.230	<0.001

764

765

766

767 Table 2: **Results of the LSD (lower part of the table) and HSD (upper part of the table) tests.**  
 768 Significant differences between localities are in bold when supported by both LSD (Fisher's  
 769 Least Significant Differences) and HSD (Tukey's Honest Significant Differences) tests.  
 770 Otherwise, the normal letters are used.

771 Tableau 2: **résultats des tests LSD (partie basse du tableau) et HSD (partie haute du tableau).**  
 772 Les différences significatives entre localités sont en gras quand elles sont supportées par le  
 773 LSD de Fisher et par le HSD de Tukey. Dans le cas contraire, une typographie normale est  
 774 utilisée.

775

locality	St-Vallier	Chilhac	Varshets	Dafnero	Senèze	Slivnitsa	Gerakarou	Krimni
St-Vallier	-	<b>Asfc, Smc, Hasfc 9, Tfv</b>	Asfc					Asfc
Chilhac	<b>Asfc, Hasfc 9, Tfv</b>	-	<b>Tfv</b>		<b>Asfc, epLsar, Smc</b>			Smc
Varshets			<b>Tfv</b>	-			epLsar	
Dafnero					-			
Senèze						-		
Slivnitsa							-	
Gerakarou								-
Krimni								

776

777



CHAPITRE 6 : ECOLOGIE ALIMENTAIRE ET  
PALEOENVIRONNEMENTS DES CERVIDES DU PLEISTOCENE  
INFERIEUR D'EUROPE



## 6.1- INTRODUCTION

La composition des communautés d'herbivores reflète en général le type de végétation disponible, de sorte qu'une abondance de taxa pousseurs témoigne d'un environnement ouvert tandis qu'une abondance d'espèces dont le régime alimentaire est dominé par la consommation d'essences végétales dicotylédones témoigne plutôt d'un habitat fermé de type forestier (Gordon & Prins, 2008).

Dans le registre fossile, l'application de cette notion conduit à considérer une guildes d'herbivores dominée par les bovidés et les périssodactyles comme le reflet d'un paysage ouvert (c'est le cas de Ceysaguet ; M.-F. Bonifay, 1986), tandis que l'abondance de cervidés atteste d'un couvert arboré conséquent (c'est la situation à Chilhac ; Guérin et al., 2004). Quand les bovidés et les cervidés sont en proportions relativement équivalentes, on considère l'habitat comme mosaïque (Boev, 2016 ; comme à Varshets ; Spassov & Crégut-Bonnoure, 1999). Si l'occurrence d'un ensemble de taxa témoigne indubitablement des caractéristiques propres à un habitat, cette approche présente toutefois des limites. En effet, elle ne tient pas compte du fait que nombre d'herbivores présentent une flexibilité écologique considérable, comme cela a été discuté pour les cervidés actuels et fossiles dans les chapitres précédents (Berlioz, Azorit, et al., 2017, sous presse ; Berlioz, Kostopoulos, et al., 2017, sous presse). Les cervidés ne sont pas les seuls ongulés à présenter une diversité de régimes alimentaires et une certaine plasticité trophique. C'est également le cas chez les bovidés. Gagnon et Chew (2000) ont montré la diversité des régimes alimentaires existant au sein des bovidés africains. A titre d'exemple, les représentants du genre *Gazella* sont caractérisés par un régime alimentaire de brouteur qui contraste avec l'association faite classiquement entre bovidés et milieux ouverts. Plusieurs études ont en outre mis en évidence une certaine plasticité trophique chez les bovidés, comme par exemple pour les genres *Bos* et *Bison* (Rivals & Lister, 2016 ; Rivals & Semperebon, 2011). La plasticité trophique permet à un taxon, dans la limite de ses capacités physiologiques, de se maintenir dans un habitat en répondant aux modifications de la structure des écosystèmes résultant des changements climatiques par des stratégies d'adaptation telles que des modifications du régime alimentaire (mais également DeMiguel et al., 2010 ; Mawdsley, O'malley, & Ojima, 2009 ; Post, Stenseth, Langvatn, & Fromentin, 1997 ; Rivals & Solounias, 2007 ; Semperebon, Janis, & Solounias, 2004). Ce n'est que quand les changements climatiques atteignent les limites de la capacité d'adaptation du taxon que celui-ci migre ou s'éteint, sa disparition étant ainsi constatée dans l'assemblage faunique (DeMiguel et al., 2010). De ce fait, les analyses paléoenvironnementales basées sur les assemblages fauniques ne détectent que tardivement les changements climatiques les plus importants. La texture de micro-usure dentaire des

herbivores reflète le régime alimentaire de ceux-ci, en lien avec le type de végétation disponible dans le milieu (chapitre 3). Dans un contexte de variations climatiques ayant pour conséquence des modifications de la végétation, les préférences alimentaires des espèces herbivores plastiques constituent de bons indicateurs des oscillations climatiques à une échelle plus fine que ce que ne permet l'étude de l'assemblage faunique. Le chapitre 5 (Berlioz, Kostopoulos, et al., 2017, sous presse), qui porte sur la plasticité alimentaire du taxon *Eucladoceros ctenoides* et son fort potentiel en tant qu'indicateur des modifications paléoclimatiques en constitue une illustration.

Une autre limite de la caractérisation des paléoenvironnements et des changements paléoenvironnementaux par l'étude des assemblages fauniques est liée au fait que dans l'actuel comme dans le registre fossile, les cervidés sont classiquement associés aux habitats forestiers (Guérin et al., 2004 ; Pastre et al., 2015 ; voir par exemple Rivals & Athanassiou, 2008). Cependant, ce paradigme correspond à une simplification de l'écologie de ces taxa. En réalité, comme cela a été montré chez les cervidés actuels (Chapitre 2 ; Gebert & Verheyden-Tixier, 2001 ; Geist, 1998 et les références qui y sont citées), les cervidés présentent une plasticité alimentaire notable, qui se traduit par l'occupation par ces espèces d'une large gamme d'habitats (comme discuté dans le chapitre 3). Ceux-ci ne sont pas nécessairement caractérisés par un couvert arboré conséquent, comme c'est le cas des populations occupant la péninsule ibérique (Lugar-Nuevo ; Azorit et al., 2012 ; Bugalho & Milne, 2003) ou ceux occupant la toundra arctique (Bjerketvedt et al., 2014 ; Kvinnherad et Hemne ; Skogland, 1984, 1989). L'association récurrente des cervidés à l'habitat forestier est en réalité basée sur une vision actualiste de la distribution des cervidés à l'échelle locale dans les environnements européens, mais celle-ci est faussée par la modification et l'anthropisation toujours croissante des habitats et par un risque de prédation omniprésent par l'homme (Bongi, 2009 ; Bonnot et al., 2013 ; Frid & Dill, 2002 ; Kilgo et al., 1998 ; Leblond et al., 2011 ; Proffitt et al., 2009 ; Ripple & Beschta, 2004 ; Theuerkauf & Rouys, 2008).

Le Pléistocène ancien (2,59-0,78 Ma ; P. Gibbard & Cohen, 2008) est une période durant laquelle les paysages sont encore exempts de signes d'anthropisation, caractérisée par une succession de cycles glaciaires-interglaciaires (Lisiecki & Raymo, 2005) ainsi que par l'abondance et la diversité des taxa de cervidés européens. Dans ce chapitre, je me propose dans un premier temps (i), d'analyser les différences de plasticité alimentaire entre les huit taxa de cervidés fossiles du Pléistocène inférieur. Dans une seconde partie (ii), les résultats obtenus me permettent de caractériser les ressources végétales disponibles au sein des quinze localités de l'étude, de discuter et de nuancer les interprétations paléoenvironnementales des études précédentes basées sur d'autres outils. Ils me permettent également de considérer le partage de

niche écologique entre populations de cervidés fossiles sympatriques. Enfin, dans une troisième partie (iii), ces résultats viennent compléter ceux du chapitre précédent afin de discuter de l'apport de l'analyse de la texture de micro-usure dentaire des cervidés fossiles à notre compréhension des réponses adaptatives faites par ces taxa aux oscillations climatiques entre cycles glaciaires et interglaciaires au Pléistocène ancien européen.

## **6.2- MATERIEL ET METHODE**

### **6.2.1- Matériel**

#### *6.2.1.1- Spécimens inclus dans l'analyse*

L'analyse de la texture de micro-usure dentaire a porté sur les restes dentaires maxillaires ou mandibulaires (annexe 4-b, p. a-14 à p. a-31) de 547 spécimens de cervidés fossiles européens. Toutes les espèces identifiées dans les localités d'intérêt n'étant pas représentées par des restes dentaires exploitables, seuls huit taxa (dont sept aux affinités génériques bien définies) parmi les dix cervidés du Pléistocène inférieur européen introduits dans le chapitre 2 (figure 6 du chapitre 2, p. 60) ont pu faire l'objet d'une analyse de leur texture de micro-usure dentaire (les effectifs pour chaque population fossile analysée sont disponibles dans le tableau 2 du chapitre 2, p. 59). Dans la suite de ce chapitre et par commodité, un ensemble de spécimens appartenant à une seule et même espèce et présent au sein d'une localité est qualifié de « population » fossile, malgré une limite évidente liée notamment à la relativité de la synchronie des dépôts au sein d'un gisement.

Les lieux de conservation de l'ensemble des collections sont présentés dans le tableau 2 (chapitre 2, p.59).

#### *6.2.1.2- Gisements du Pléistocène inférieur d'Europe*

Les quinze localités d'où proviennent les cervidés étudiés appartiennent au Pléistocène ancien (2,59 - 0,78 Ma ; Villafranchien moyen, supérieur et épi-Villafranchien ; P. Gibbard & Cohen, 2008 ; Rook & Martínez-Navarro, 2010). Durant cette période, le sud de l'Europe est sous l'influence du climat méditerranéen. Cela a pour conséquence une continentalité moins marquée dans cette région que dans les régions situées plus au nord. Ainsi, le sud de l'Europe semble caractérisé par une certaine homogénéité paléoenvironnementale et paléoclimatique (M.-F. Bonifay & Brugal, 1996 ; Kahlke et al., 2011 ; Popescu et al., 2010 ; Suc & Popescu, 2005). En outre, les assemblages fauniques de mammifères reflètent également une homogénéité faunique du sud-est au sud-ouest de l'Europe. Celle-ci a d'ailleurs permis l'établissement des biozones MNQ (Mammifère Néogène Quaternaire ; Lindsay, Fahlbusch, & Mein, 2013). De plus, l'étude conduite dans le chapitre 5 sur les textures de micro-usure dentaire d'*Eucladoceros ctenoides* provenant



de huit sites des Villafranchiens moyen et supérieur (Berlioz, Kostopoulos, et al., 2017, sous presse) a permis de montrer qu'on observait des tendances de variation similaires du régime alimentaire des cervidés entre populations d'âge comparable situées au sud-est et au sud-ouest de l'Europe (Chilhac et Varshets, Senèze et Dafnero). Dans ces conditions, dans la suite de ce chapitre, l'ensemble des quinze localités est considéré comme une part d'une unité biogéographique homogène.

Dans la suite de ce chapitre sont données les informations essentielles concernant chacun des sites pour lesquels la texture de micro-usure dentaire des cervidés a été étudiée. Ainsi, pour chacune des localités sont données des informations concernant la biozone et l'unité faunique de référence (chapitre 2, figure 6, p. 60) ainsi que des informations concernant l'historique des fouilles du site, sa localisation, son contexte géologique, la présence de taxa de cervidés et les inférences ayant déjà été effectuées en termes de paléoenvironnement. Dans la suite du texte, ces localités sont présentées dans l'ordre chronologique de la plus ancienne à la plus récente. L'âge des localités françaises de Saint-Vallier, Chilhac et Senèze a récemment été réévalué par Nomade et al. (2014). Cette réévaluation a des conséquences sur l'âge des localités datées par biochronologie, dont j'ai tenu compte dans la suite de l'étude.

a- Saint-Vallier

Contexte spatio-temporel et historique : Il s'agit d'une localité française du département de la Drôme, initialement fouillée par J. Viret dès 1946 (Faure & Guérin, 2004 ; Heintz, 1970 ; Viret, 1948). Le site a été daté par téphrochronologie en comparant les dépôts avec ceux d'autres localités de la région du Mont-Dore et magnétostratigraphie à environ 2 Ma (Bouchez et al., 1984 ; Pastre, 2004). L'âge du dépôt est estimé à 2,5 Ma par comparaison avec d'autres sites datés par la méthode  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$  (Nomade et al., 2014). La localité de Saint-Vallier (MNQ17) fait office de référence de par sa richesse et l'abondance de son registre fossile en mammifères (Guérin, 1990 ; Guérin et al., 2004 ; Mein, 1975). Il s'agit du gisement le plus riche en fossiles de mammifères bien préservés du Villafranchien moyen (Azzaroli et al., 1988). Le site a également donné son nom à la seconde unité faunique du Villafranchien moyen : l'unité faunique de Saint-Vallier (Rook & Martínez-Navarro, 2010).

Contexte géologique du site et particularités : la localité de Saint-Vallier se compose de deux bancs fossilifères de loess durcis. Le banc LD2 est le plus ancien et le moins riche en matériel fossile. Le banc LD3, plus récent, contient l'essentiel de la faune de Saint-Vallier (Debard, 2004 ; Guérin et al., 2004 ; Valli, 2004a). Les fossiles étudiés dans ce chapitre proviennent du banc LD3. Le dépôt fossilifère est sous forme de lentilles. Les fossiles sont bien préservés, ce qui témoigne d'un transport sur une faible distance.

Certains ossements présentent des traces de fracturation par des carnivores. Aucune trace de présence anthropique n'est attestée sur le site (Valli, 2004a).

Cervidés présents (figure 6 du chapitre 2, p. 60 et annexe 1, p. a-1 à p. a-3) et inférences paléoenvironnementales : Parmi les mammifères retrouvés sur le site, la famille des cervidés est la plus abondante, représentant 60% de la faune identifiée (Valli, 2004b). A Saint-Vallier sont présents l'ensemble des cervidés typiques de cette période, à savoir *Eucladoceros ctenoides*, *Metacervoceros rhenanus* et *Croizetoceros ramosus* (Valli, 2004b). Ceux-ci sont considérés comme forestiers par Guérin et al. (2004). Valli et Palombo (2005, 2008), à partir de deux études portant sur la micro-usure dentaire en 2D (N=6 et 7), la méso-usure (N=23 et 27) et la morphologie crânienne des cervidés, concluent en une alimentation mixte pour *Croizetoceros ramosus* et à base de végétaux ligneux pour *Metacervoceros rhenanus*. D'après Guérin et al. (2004) la composition de la communauté mammalienne est également en faveur d'un habitat mosaïque de steppe et de zones boisées, tempéré mais significativement humide comme en témoigne la présence des taxa *Castor*, *Trogontherium*, *Nyctereutes* et *Enhydriactis* (annexe 1, p. a-1 à p. a-3). Les analyses polliniques aboutissent aux mêmes conclusions (Argant, 2004 ; Argant & Philippe, 2011). D'après Debard (2004) la sédimentation de type loess (dépôt éolien dans les vallées de fonte des neiges situés en zone périglaciaire de sédiments glaciaires prélevés par des vents forts sur les glaciers ; Lambert, 2007) est en faveur d'une forte saisonnalité avec une saison sèche longue dans un environnement de type plaine au relief marqué de petites dépressions humides.

#### b- Chilhac (également orthographié Chillac)

Contexte spatio-temporel et historique : Chilhac est un site fossilifère français situé dans le département de la Haute-Loire. Il appartient à la biozone MNQ17 et à l'unité faunique de Saint-Vallier (Azzaroli et al., 1988). Il a récemment été daté à environ 2,36 Ma par la méthode  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$  (Nomade et al., 2014). Le gisement est fouillé par l'équipe de C. Guth pendant les années 70 et 90 (Genet-Varcin, 1984 ; Guth & Chavaillon, 1985).

Contexte géologique du site et particularités : La localité de Chilhac est composée de trois sites. Chilhac I (Chilhac) constitue le site historique tandis que Chilhac II et Chilhac III ont été découverts plus récemment. Les fossiles étudiés proviennent en majorité de Chilhac III (N=66), dans une moindre mesure de Chilhac I (N=9) et Chilhac II (N=8) (annexe 4-b, p. a-32 à a-42). Chilhac II est composé de sédiments sableux d'origine détritique, de graviers, de cendres volcaniques et de scories (Odile Boeuf & Gilbert, 1997) tandis que le dépôt de Chilhac III est composé d'argiles, de sables, d'éboulis, ainsi que de cinérites remaniées

(Guth & Chavaillon, 1985). La composition faunique identique entre Chilhac II et Chilhac III (Guérin et al., 2004 ; Guth & Chavaillon, 1985 ; Nomade et al., 2014) ainsi que l'étude de leur sédimentation (Boivin et al., 2010) indiquent que ces deux sites sont synchrones (Nomade et al., 2014). A Chilhac III a été rapportée l'existence de galets aménagés interprétés par les auteurs comme d'origine anthropique (Guth, 1974 ; Guth & Chavaillon, 1985) mais la position stratigraphique exacte de ces objets n'a pas été renseignée (E. Bonifay, Consigny, & Liabeuf, 1989 ; Spassov, 2016) et leur authenticité est discutée (Raynal, Magoga, & Bindon, 1995).

Cervidés présents (figure 6 du chapitre 2, p. 60 et annexe 1, p. a-1 à a-3) et inférences paléoenvironnementales : Le gisement renferme, entre autres mammifères typiques de cette période (annexe 1, p. a-1 à a-3), les cervidés *Eucladoceros ctenoides*, *Metacervoceros rhenanus* et *Croizetoceros ramosus* (Boivin et al., 2010). De manière analogue à Saint-Vallier, Guérin et al. (2004) considèrent le site comme présentant un couvert arboré significatif sur la base de la présence de ces cervidés. La faune aviaire aquatique (Anatidae : *Anser* sp., *Tadorna* cf. *tadorna* et *Bucephala cereti* nov. sp.) ainsi que la présence de formes de protozoaires associés à des environnements plutôt humides (thécamoebien du genre *Trinema*) témoignent de la proximité d'un point d'eau à Chilhac (O. Boeuf & Mourer-Chauviré, 1992 ; Odile Boeuf & Gilbert, 1997).

#### c- Varshets

Contexte spatio-temporel et historique : Varshets, située au nord-est de la Bulgarie dans la province de Montana (Spassov & Crégut-Bonnoure, 1999), appartient au Villafranchien moyen. Cette localité est attribuée à la biozone MNQ17 (Spassov, 1997 ; Spassov & Crégut-Bonnoure, 1999) et appartient à l'unité faunique de Saint-Vallier (Spassov, 2003). Toutefois, d'après Spassov (1997, 2002, 2005) le site de Varshets pourrait être plus ancien que Saint-Vallier sur la base de l'occurrence du taxon *Nyctereutes* cf. *tingi*, originaire d'Asie, d'une forme dite primitive de *Gazellospira* sp. et du stade évolutif de représentants d'*Ursus* et *Martes* découverts dans le gisement.

Contexte géologique du site et particularités : Varshets est un remplissage de diaclase. L'encaissant est un calcaire du Jurassique supérieur et le sédiment est argileux, de type terra rossa (sédimentation typique des régions méditerranéennes, mais pouvant subir un remaniement par transport éolien sur de grandes distances ; Benac & Durn, 1997). Il est riche en fossiles. Les os sont fragmentaires, on retrouve peu de restes pour chaque taxon et ceux-ci présentent des traces de transport par l'eau, ce qui semble indiquer

que le matériel a été transporté secondairement dans la cavité. De plus certains ossements présentent des traces de mastication par des carnivores (Spassov, 1997).

Cervidés présents (figure 6 du chapitre 2, p. 60 et annexe 1, p. a-1 à a-3) et inférences paléoenvironnementales : L'assemblage est dominé par les cervidés, représentés par *Eucladoceros ctenoides*, *Metacervoceros rhenanus* et *Croizetoceros ramosus* (Guérin et al., 2004 ; Spassov, 2002). Cette abondance de cervidés, taxa considérés comme typiques d'un couvert arboré conséquent, est interprétée comme témoignant de l'existence d'un habitat forestier (Guérin et al., 2004 ; Kahlke et al., 2011). Sur la base de la « considérable prédominance du nombre d'os et d'individus » de cervidés (la somme des bovidés et des équidés ne représente que 5-6% du nombre de restes de cervidés ; Spassov, 1997) présents et associés à des habitats forestiers (annexe 1, p. a-1 à a-3), Varshets est considéré comme un biotope mosaïque de type « forêt-steppe » où se côtoient des zones forestières et des zones beaucoup plus ouvertes (Spassov, 1997, 2002 ; Spassov & Crégut-Bonnoure, 1999). Boev (2016) s'appuie sur la composition de la faune mammalienne et aviaire, caractérisée par des taxa témoignant de l'occurrence de milieux ouverts : guépards (*Acinonyx pardinensis*), chevaux (*Equus stenonis*), antilopes (*Gazellospira* sp.), mésanges (*Parus* sp.), bouvreuils (*Pyrrhula* sp.), pinsons des arbres (*Fringilla* cf. *coelebs*) et de taxa réputés plus forestiers : ours (*Ursus* cf. *wenzensis*), cervidés (*Eucladoceros ctenoides*, *Metacervoceros rhenanus* et *Croizetoceros ramosus*), lynx (*Lynx issiodorensis*), jaguars (*Panthera* cf. *gombaszogensis*), outardes (*Otididae* gen. indet.), lagopède (*Lagopus balcanicus*), chardonneret (*Carduelis* cf. *carduelis*) pour décrire l'habitat. Il s'agirait d'une « forêt-steppe » sous un climat chaud et sec, semblable aux savanes arborées africaines actuelles. Cependant, le contexte de dépôt de Varshets soulève la question de l'homogénéité de l'assemblage fossile. Dans ce contexte, l'occurrence de taxa en faveur d'un âge plus ancien que Saint-Vallier (*Nyctereutes* cf. *tingi*, la forme *Gazellospira* sp. et le stade évolutif des représentants d'*Ursus* et *Martes*), associés aux taxa typiques de la biozone MNQ17 (annexe 1, p. a-1 à a-3) ne pourrait-elle pas également être expliquée par un mélange de plusieurs faunes au sein de la même cavité ?

d- Dafnero

Contexte spatio-temporel et historique : Dafnero est un gisement composé de trois sites (DFN-1, DFN-2 et DFN-3) découvert par l'équipe du département de Géologie de l'Université de Thessalonique (Grèce) en 1990. Il se situe dans un ravin à l'ouest de la Macédoine occidentale (Koufos, Kostopulos, & Koliadimou, 1991), au cœur du bassin de Greneva (Kostopoulos & Koufos, 1994). Le gisement de Dafnero fait actuellement l'objet de sessions de fouilles paléontologiques annuelles dans le cadre d'une collaboration franco-grecque entre le département de Géologie de l'Université de Thessalonique et le laboratoire iPHEP

de Poitiers (UMR 7262, CNRS et Université de Poitiers, France). Il s'agit d'un site du début du Villafranchien moyen (Kostopoulos & Koufos, 1994) rapporté à la biozone MNQ17 et appartenant à l'unité faunique de Saint-Vallier (Guérin et al., 2004 ; Koufos, 1993). Une récente analyse magnétostratigraphique permet de calibrer les dépôts à un âge proche de 2,2Ma (Kostopoulos, comm. pers.). Dans cette étude, 6 spécimens proviennent de DFN-1, 1 de DFN-2 et 2 de DFN-3 (tableau 2 du chapitre 2, p. 59).

Contexte géologique du site et particularités : La sédimentation du gisement de Dafnero se compose de sables calcaires blancs, de grès et de conglomérats entrecroisés. Les fossiles sont contenus dans des lentilles de marne et d'argile (Koufos et al., 1991). La localité se compose de trois sites : DFN-1, DFN-2 et DFN-3, qui constituent une suite de lentilles adjacentes. Le site de Dafnero-3, fouillé depuis 2010, est actuellement en cours d'étude.

Cervidés présents (figure 6 du chapitre 2, p. 60 et annexe 1, p. a-1 à a-3) et inférences paléoenvironnementales : A DFN-1, les bovidés et les cervidés sont en proportions relativement égales. Les taxa de cervidés présents à Dafnero-1 sont *Eucladoceros ctenoides* et *Metacervoceros rhenanus* (Kostopoulos & Koufos, 1994). La localité est donc interprétée comme un habitat mosaïque composé de forêts et de zones ouvertes de type savane (Kahlke et al., 2011).

e- Senèze (également orthographié Sènèze et Senese)

Contexte spatio-temporel et historique : Senèze, situé sur la commune de Domeyrat en Haute-Loire (France), est connu pour son potentiel fossilifère depuis le XIX<sup>ème</sup> siècle (Boule, 1892a). Ce gisement, situé dans le cratère d'un ancien maar, à seulement 10 km de Chiljac a été daté à 2,2-2,1 Ma par la méthode <sup>40</sup>Ar/<sup>39</sup>Ar (Nomade et al., 2014). Senèze est reconnu comme le gisement de référence biochronologique de la biozone MNQ18 du Villafranchien supérieur (Couthures, 1989 ; Guérin, 1982) et appartient à l'unité faunique de Olivola (Rook & Martínez-Navarro, 2010).

Contexte géologique du site et particularités : Le contexte de dépôt de l'assemblage fossilifère du site principal de Senèze correspond à des sédiments lacustres au sein d'un maar (Nomade et al., 2014). Les fossiles y sont nombreux et bien préservés, les spécimens sont parfois même complets et en connexion anatomique (Delson et al., 2006 ; Heintz, 1970). Cependant, Bout (*vide* Azzaroli et al., 1988) décrit deux horizons, un correspondant au site principal riche en fossiles et un second plus récent et plus pauvre (Lister, 1993). Ainsi, Azzaroli et al. (1988) considèrent que le gisement se compose de deux couches caractérisées par l'association de faunes de deux âges différents. Mais ce point est discuté (Azzaroli et al.,

1988 ; Breda, 2001 ; Delson et al., 2006 ; Lister, 1993 ; Palombo & Valli, 2003 ; Roger et al., 2000 ; Spassov, 2003). De la même manière qu'à Chilhac, certains auteurs pensent avoir trouvé à Senèze des preuves incontestables d'activités humaines. Ainsi, Bonifay et al. (1989), font état de « cailloux, rares mais incontestablement d'origine humaine » à Senèze. Cette information ne fait cependant pas l'unanimité au sein de la communauté scientifique et il pourrait tout aussi bien s'agir d'un artéfact d'origine naturelle en contexte volcanique (téphrofacts ; Raynal et al., 1995).

Cervidés présents (figure 6 du chapitre 2 p. 60 et annexe 1, p. a-1 à a-3) et inférences paléoenvironnementales : *Eucladoceros ctenoides* fait partie des espèces de mammifères dominantes à Senèze. Il est associé à *Metacervoceros rhenanus*, *Croizetoceros ramosus* et *Alces gallicus* (Azzaroli et al., 1988 ; Geraads, 1990). Ce dernier est considéré par Azzaroli et al. (1988) comme typique du Villafranchien terminal, et donc appartenant à la couche la plus récente du gisement, contrairement aux autres cervidés. Il n'y a pas d'informations précises concernant l'horizon d'origine des restes de ce taxon. Pour Lister (1993), le bon état de conservation des restes d'*Alces gallicus* (squelette très complet) est en faveur de l'appartenance de ce taxon à la même couche que les autres cervidés et non à la couche plus récente. Breda (2001) considère également, par comparaison avec d'autres gisements européens, que l'âge du gisement principal de Senèze est compatible avec la présence d'*Alces gallius* et que l'ensemble des cervidés appartiendrait donc au même horizon.

Ces cervidés sont considérés comme forestiers (Pastre et al., 2015). Leur abondance à Senèze est interprétée par Bonifay et Brugal (1996) comme dénotant « un climat tempéré frais à hygrométrie régulière et hivers froids et courts ». Les analyses du pollen et des diatomées provenant d'un carottage effectué en 1965 au milieu de l'ancien lac de cratère de Senèze (Ehrlich, 1968 ; Elhai, 1969 *vide* Roger et al., 2000) indiquent des oscillations climatiques entre des périodes de climat tempéré chaud, caractérisées par un couvert végétal déciduel, et des périodes plus fraîches voire froides durant lesquelles les conifères et des herbacées monocotylédones dominent. Les sédiments fossilifères se situent dans la partie haute de la séquence, qui correspond à une période froide (Elhai, 1969 *vide* Roger et al., 2000).

Au contraire, plusieurs prélèvements polliniques au sein du gisement de Senèze, et notamment dans des coprolithes d'hyène, évoquent une végétation mésothermophile indicatrice d'un climat tempéré (Delson et al., 2006 ; Nomade et al., 2014).

L'environnement a été décrit comme similaire à celui de Saint-Vallier, mosaïque, avec des zones de forêt ouverte et de steppes et à proximité d'un point d'eau (Guérin, 1998).

L'analyse de la texture de la micro-usure dentaire des cervidés de ce gisement permettra de mettre en évidence la structure de la végétation au sein du gisement et ainsi de trancher entre ces deux inférences paléoenvironnementales contrastées.

f- Volakas (également orthographié Volax, Wolax ou Wolaks)

Contexte spatio-temporel et historique : Le site, exploité dès 1961 par Sickenberg (Kostopoulos, 1997a), se situe au nord de la Grèce dans le bassin de Drama. Il s'agit d'un assemblage faunique riche présentant de nombreuses ressemblances avec les faunes de Dafnero et Saint-Vallier mais considéré comme légèrement plus récent (Guérin et al., 2004 ; Kostopoulos & Koufos, 1994). Il est attribué à l'unité faunique de Olivola et appartient à la biozone MNQ17 (Kostopoulos, 1997a ; Rook & Martínez-Navarro, 2010).

Contexte géologique du site et particularités : Les sédiments fossilifères sont des limons rouges de type terra rossa. Les fossiles proviennent de deux niveaux séparés par un épais conglomérat (3-5 m). Celui-ci s'est vraisemblablement mis en place rapidement, dans un contexte de transport violent (Kostopoulos comm. pers.). Les études successives de Sickenberg en 1968 et de Kostopoulos (1996) ont toutes deux permis de souligner que les deux couches fossilifères étaient caractérisées par un type de fossilisation semblable, des conditions taphonomiques identiques et le même assemblage faunique, ce qui indique que les deux niveaux forment une unité homogène (Kostopoulos comm. pers.). L'absence d'annotations concernant la provenance exacte des pièces prélevées à Volakas (Kostopoulos, 1997a) ne permet pas de tester d'éventuelles différences paléoenvironnementales entre les deux couches via l'analyse texturale des cervidés.

Cervidés présents (figure 6 du chapitre 2, p. 60 et annexe 1, p. a-1 à a-3) et inférences paléoenvironnementales : Parmi les mammifères de grande taille présents à Volakas, trois espèces de cervidés ont été identifiées : *Eucladoceros ctenoides*, *Metacervoceros rhenanus* et *Croizetoceros ramosus* (Koufos & Kostopoulos, 1997). Le ratio équilibré entre les cervidés et bovidés du site a été interprété comme témoignant d'un habitat associant de la savane et des zones boisées (Kahlke et al., 2011).

g- Sesklo (autrement orthographié Sesklon et Sésklo)

Contexte spatio-temporel et historique : Il s'agit d'une localité grecque située en Thessalie à proximité de la ville de Volos (Koufos & Kostopoulos, 1997). Le site, découvert en 1971, se trouvait dans une carrière d'argile et n'est plus accessible (Athanassiou, 2002 ; Symeonidis & Tataris, 1982). Sesklo a été attribué à la partie basse de la biozone MNQ18 et rapproché de l'unité faunique de Olivola. L'assemblage faunique de

Sesklo est proche de ceux de Saint-Vallier, Dafnero et Volakas (Athanassiou, 2002 ; Guérin et al., 2004 ; Rivals & Athanassiou, 2008 ; Rook & Martínez-Navarro, 2010).

Contexte géologique du site et particularités : Sesklo se présentait sous la forme d'une lentille unique de sédiments fluvio-lacustres contenant une accumulation fossilifère. La taphonomie du site est en faveur d'une mort *in situ*, sans transport des carcasses (Symeonidis & Tataris, 1982). Une étude récente a permis de mettre en évidence l'existence à Sesklo d'une seconde couche fossilifère différente et plus ancienne au sein de laquelle les équidés présentent une morphologie distincte (Athanassiou, 2017). Les fossiles étudiés ici appartiennent à la couche la plus récente.

Cervidés présents (figure 6 du chapitre 2, p. 60 et annexe 1, p. a-1 à a-3) et inférences paléoenvironnementales : La détermination taxinomique des cervidés de Sesklo est rendue difficile par le petit nombre de bois retrouvés. Il s'agit de cf. *Eucladoceros* sp., cf. *Croizetoceros ramosus* et cf. *Metacervoceros rhenanus* (Koufos & Kostopoulos, 1997 ; Rivals & Athanassiou, 2008). La faune de Sesklo est dominée par les bovidés (43%) et les équidés (31%) tandis que les cervidés représentent seulement 8% de l'assemblage fossilifère. Rivals et Athanassiou (2008) considèrent ces proportions comme une bonne indication de l'ouverture consécutive du milieu. L'analyse de la méso-usure et de la micro-usure en 2D des ongulés de Sesklo a conduit ces auteurs à considérer le gisement comme un paléoenvironnement de type prairie ouverte.

h- Slivnitsa

Contexte spatio-temporel et historique : Le site bulgare est situé au nord-ouest de Sofia, proche de la ville de Slivnitsa (Spassov, 1997 ; Spassov & Crégut-Bonnoure, 1999). Ce gisement riche, provenant d'une cavité, possède une faune qui présente d'importantes similarités avec celles de Senèze et de Gerakarou. Cependant, le taxon *Hemitragus* sp. nov. (annexe 1, p. a-1 à a-3) retrouvé à Slivnitsa présenterait de nombreuses ressemblances avec *Hemitragus* de Villany-3 (Hongrie) (Spassov, 2002, 2003), une localité légèrement plus ancienne (MNQ17) (Kahlke et al., 2011), ce qui pourrait indiquer un âge légèrement plus ancien que Senèze (Spassov, 2002). Slivnitsa appartient au début de la biozone MNQ18 et correspond à l'unité faunique de Olivola (Rook & Martínez-Navarro, 2010 ; Spassov, 1997, 2003).

Contexte géologique du site et particularités : Les fossiles ont été trouvés dans les déblais retirés de la cavité et non *in situ*. Toutefois, les rongeurs suggéreraient qu'il s'agit bien d'un dépôt synchrone de l'ensemble de la faune (Spassov, 1997 ; Spassov & Crégut-Bonnoure, 1999).



Cervidés présents (figure 6 du chapitre 2, p. 60 et annexe 1, p. a-1 à a-3) et inférences paléoenvironnementales : Les cervidés, représentés par *Eucladoceros ctenoides*, *Metacervoceros rhenanus* et *Croizetoceros ramosus*, sont peu abondants (Spassov, 1997, 2016 ; Spassov & Crégut-Bonnoure, 1999).

Entre Varshets et Slivnitsa on assiste à une ouverture des milieux dont témoigne notamment la proportion significative de bovidés, interprétée comme révélatrice d'un milieu ouvert (Spassov, 2005 ; Spassov & Crégut-Bonnoure, 1999). Spassov (1997, 1998) et Spassov et Crégut-Bonnoure (1999) associent la localité de Slivnitsa à un épisode de refroidissement du nom de Meria (« Meria cooling »), mis en évidence dans une section sédimentaire marine en Géorgie (Zubakov & Borzenkova, 1990).

#### i- Gerakarou-1

Contexte spatio-temporel et historique : Gerakarou est un gisement de Macédoine centrale (Grèce). Découvert en 1978, il se situe dans un ravin au sud-est du bassin mygdonien. Le gisement se situe dans la partie supérieure de la formation Gerakarou. Il s'agit de l'assemblage fossile le plus riche de la formation.

Le site appartient à l'unité faunique de Olivola (Rook & Martínez-Navarro, 2010) et correspond à la transition entre les biozones MNQ18 et MNQ19 (transition entre les Villafranchiens moyen et supérieur, ou au début du Villafranchien supérieur) (Konidaris et al., 2015 ; Koufos, 2016). Konidaris et al. (2015) lui attribuent un âge de 1,8 Ma.

Contexte géologique du site et particularités : L'ensemble de la formation Gerakarou est caractérisé par une sédimentation composée de sables rouge-bruns, de graviers, de limon et d'argile sableux déposés au sein d'un environnement fluvio-terrestre (Konidaris et al., 2015). Koufos et Melentis (1983) concluent que le mode de dépôt des fossiles de Gerakarou témoigne du rôle de l'eau dans le transport.

Cervidés présents (figure 6 du chapitre 2, p. 60 et annexe 1, p. a-1 à a-3) et inférences paléoenvironnementales : Parmi les nombreux cétartiodactyles retrouvés à Gerakarou (1 suidé, 3 cervidés, 4 bovidés), les cervidés sont représentés par *Eucladoceros ctenoides*, *Metacervoceros rhenanus* et *Croizetoceros ramosus* (Kostopoulos & Koufos, 1994). L'association faunique de Gerakarou n'illustre pas de changement climatique majeur entre ce gisement et les faunes du Villafranchien moyen ; les mangeurs mixtes herbivores y restent dominants (Kahlke et al., 2011).

j- Krimni

Contexte spatio-temporel et historique : Krimni est une localité pauvre, découverte en 1977 en Macédoine centrale (Grèce). Elle se situe dans le bassin mygdonien dans les niveaux supérieurs de la formation Gerakarou. L'assemblage faunique présente des ressemblances avec le site de Gerakarou, mais est un peu plus récent (Konidaris et al., 2015 ; Koufos, 2016). Elle appartient au Villafranchien supérieur, à la biozone MNQ19 (Koufos, 2016).

Contexte géologique du site et particularités : il s'agit du même contexte géologique que Gerakarou (voir plus haut).

Cervidés présents (figure 6 du chapitre 2, p. 60 et annexe 1, p. a-1 à a-3) et inférences paléoenvironnementales : Ont été décrits à Krimni quelques fossiles d'*Eucladoceros* sp. (Kostopoulos, 1996 ; Koufos et al., 1995). Ceux-ci ne sont vraisemblablement pas conspécifiques avec *Eucladoceros ctenoides* (Kostopoulos & Koufos, 1994).

k- Tsiotra Vryssi (ou Tsotra Vrisi)

Contexte spatio-temporel et historique : Tsiotra Vryssi est une localité grecque de Macédoine centrale située dans le bassin mygdonien dans les couches supérieures de la formation de Gerakarou. Découverte en 2013 dans le cadre de fouilles gréco-germaniques financées par le projet ERC PAGE (PI : Katerina Harvati ; Université Aristote de Thessalonique et Université Eberhard Karls de Tübingen), elle est datée du Villafranchien supérieur. La composition faunique, bien qu'incomplètement déterminée, et le contexte géologique du site de Tsiotra-Vryssi rapprochent ce gisement de la localité de Krimni (Konidaris et al., 2015). Elle a donc été attribuée à la biozone MNQ19.

Contexte géologique du site et particularités : Il s'agit du même contexte que les autres gisements de la formation (voir plus haut : Gerakarou).

Cervidés présents : Il s'agit d'un gisement riche en fossiles de vertébrés, au sein duquel on retrouve le cervidé *Metacervoceros rhenanus* (Konidaris et al., 2015).

l- Libakos (également orthographié Livakos et Livakkos)

Contexte spatio-temporel et historique : Libakos, une localité grecque du bassin de Greneva en Macédoine occidentale (Koufos et al., 1991), présente une faune datée du Villafranchien supérieur (Koufos & Kostopoulos, 1997). Elle est attribuée à la biozone MNQ19, sa faune étant proche mais plus dérivée que celle de Gerakarou (Koufos, 2001 ; Koufos & Kostopoulos, 1997).

Cervidés présents (figure 6 du chapitre 2, p. 60 et annexe 1, p. a-1 à a-3) et inférences paléoenvironnementales : Les cervidés présents à Libakos sont ? *Eucladoceros* sp., *Dama vallonnetensis* ainsi qu'un cervidé indéterminé de grande taille (Koufos, 2001 ; Koufos & Kostopoulos, 1997).

Les cervidés de Libakos avaient initialement été attribués à ? *Eucladoceros* sp., *Cervus* cf. *nestii* ainsi qu'à un cervidé indéterminé de grande taille (Koufos, 2001 ; Koufos & Kostopoulos, 1997). Une nouvelle étude du matériel dentaire, menée par mes soins lors de la mission de quatre mois effectuée à Thessalonique (Grèce) en 2015, a permis une réévaluation de l'attribution taxinomique du matériel de cervidés. Le cervidé de taille moyenne a été attribué à l'espèce *Dama vallonnetensis* sur la base des restes dentaires et de ramure (voir chapitre 2 : *Dama vallonnetensis*). Le cervidé de grande taille et le cervidé de très grande taille n'ont pas pu être déterminés. La description de ce matériel est disponible en annexe 8 (p. a-60 à a-61).

m- Sainzelles (également orthographié Sinzelles, Seinzelles et Sainzelle)

Contexte spatio-temporel et historique : Il s'agit d'un gisement français du Villafranchien terminal situé sur la commune de Polignac (Haute-Loire). Il est connu depuis le XIX<sup>ème</sup> siècle (Aymard, 1846 ; Boule, 1892b ; Thouveny & Bonifay, 1984). La datation du site par méthode <sup>40</sup>K-<sup>40</sup>Ar couplée à une étude du paléomagnétisme donne un âge entre 1,4 et 1,3 Ma (Raynal, 1987 ; Thouveny & Bonifay, 1984) ce qui correspond à la biozone MNQ19.

Contexte géologique du site et particularités : Les sédiments rencontrés sur le site témoignent d'un dépôt au sein d'un lac, au niveau de l'anneau détritique (Raynal, 1987). Certains ossements présentent des brisures, des incisions et un tri témoignant d'une présence humaine (E. Bonifay et al., 1989 ; Geraads, 1990 ; Lacombat & Moullé, 2004). Sainzelles n'est cependant pas un site à homininé reconnu par l'ensemble de la communauté scientifique, qui considère en général comme plus récentes les premières traces avérées de l'existence du genre *Homo* en France (Carbonell et al., 2008 ; Mosquera et al., 2013 ; Pont-de-Lavaud, Soleilhac, Le Vallonnet ; Muttoni et al., 2010). En outre, de nombreux ossements présentent des traces de dents de carnassiers (Aymard, d'après Boule, 1892b).

Cervidés présents (figure 6 du chapitre 2, p. 60 et annexe 1, p. a-1 à a-3) et inférences paléoenvironnementales : Les cervidés, peu abondants, retrouvés à Sainzelles sont *Alces carnutorum*, *Praemegaceros* sp. et *Dama vallonnetensis* (Lacombar, 2005, 2005 ; Lacombar & Moullé, 2004). Bonifay et al. (1989) considèrent que le gisement correspond à une période tempérée. Toutefois les auteurs ne donnent pas d'informations sur l'étude qui les a conduit à tirer de telles conclusions. Par ailleurs, Raynal (1987) et Raynal et al. (1996) attribuent, après une analyse stratigraphique détaillée, la couche fossilifère

de Sainzelles (Sainzelles III – phase 7) à un épisode froid et sec. La présence d'un hippopotamidé dans le gisement de Sainzelles témoigne de la présence d'une source d'eau permanente (Faure, 1983 ; Palmqvist, Gröcke, Arribas, & Fariña, 2003). D'après une étude de Mazza et Bertini (2013) les représentants du genre *Hippopotamus* de cette période sont caractérisés par une importante tolérance aux oscillations climatiques, auxquelles ils font face notamment par des modifications de leur masse corporelle.

#### n- Ceyssaguet

Contexte spatio-temporel et historique : Ceyssaguet est une localité française riche en fossiles située sur le flan d'un volcan et déjà connue au XIX<sup>ème</sup> siècle (Boule, 1889). Elle se trouve sur la commune de Lavoûte-sur-Loire (Haute-Loire) (Argant & Bonifay, 2011 ; E. Bonifay et al., 1989 ; M.-F. Bonifay, 1986). Elle est datée du Villafranchien terminal et appartient à la biozone MNQ19 (Croitor & Bonifay, 2001). Le site repose sur une barre de basalte datée par la méthode <sup>40</sup>K-<sup>40</sup>Ar à 1,3 Ma. Son âge est estimé à environ 1,2 Ma (Mazière, 1986).

Contexte géologique du site et particularités : La localité est composée de deux sites (Cey-1 et Cey-2) à la sédimentation loessique très dégradée (M.-F. Bonifay, 1986) qui diffèrent nettement par leur taphonomie. Ceux-ci sont séparés par un sol très altéré de fine épaisseur. Le plus ancien, Cey-2, est d'origine naturelle, les fossiles y sont plus nombreux et souvent retrouvés articulés. Les fossiles étudiés dans ce chapitre proviennent du site Cey-2 (annexe 4-b, p. a-32 à a-42). Les fossiles de Cey-1 présentent des fractures fraîches au niveau diaphysaire et un tri laisse à penser que le gisement pourrait être d'origine anthropique malgré l'absence d'industrie lithique (E. Bonifay et al., 1989 ; M.-F. Bonifay, 1986 ; Croitor & Bonifay, 2001 ; Geraads, 1990 ; Mazière, 1986). L'existence d'activités anthropiques à Ceyssaguet n'est cependant pas reconnue par l'ensemble de la communauté scientifique (Carbonell et al., 2008 ; Mosquera et al., 2013 ; Muttoni et al., 2010).

Cervidés présents (figure 6 du chapitre 2, p. 60 et annexe 1, p. a-1 à a-3) et inférences paléoenvironnementales : La faune, abondante et diversifiée, est dominée par les équidés et les cervidés (M.-F. Bonifay, 1986 ; Croitor & Bonifay, 2001). Les cervidés les plus abondants sont représentés par *Eucladoceros ctenoides* et *Metacervoceros rhenanus*, suivis de *Praemegaceros obscurus*, et *Dama* cf. *vallonnetensis* (Croitor & Bonifay, 2001 ; Kaiser & Croitor, 2004). Pour Bonifay (1986), la surreprésentation des cervidés à Ceyssaguet associée à un contexte loessique sont les conséquences d'un climat froid, de vents forts et de l'existence d'une végétation steppique. Les résultats de l'étude de Kaiser et Croitor (2004) s'appuyant sur l'analyse de la méso-usure dentaire (N *E. ctenoides* = 17, N *M. rhenanus* = 12, N *P. obscurus* = 3), de la

sédimentologie du site (lœss) et des caractères morpho-fonctionnels postcrâniens des cervidés sont en faveur d'un environnement de type prairie ouverte avec des zones plus boisées, sous un climat froid. L'analyse pollinique effectuée à partir de grains de pollen contenus dans des coprolithes de hyènes (Argant & Bonifay, 2011) est également en faveur d'un paysage mosaïque composé de zones boisées et d'espaces plus ouverts.

o- Apollonia-1

Contexte spatio-temporel et historique : Il s'agit d'une localité grecque découverte en 1991 par Koufos et son équipe. Elle se trouve en Macédoine centrale, au sein du bassin mygdonien et plus précisément de la formation Platanochori (Koufos, Syrides, Kostopoulos, & Koliadimou, 1992 ; Koufos et al., 1995). Les ressemblances fauniques avec Vente Micena en Espagne et Sainzelles en France (Croitor & Kostopoulos, 2004 ; Kostopoulos & Koufos, 1994) ont conduit à une datation par biochronologie à environ 1,2 Ma. Cela correspond à la biozone MNQ20 et à l'unité faunique de Pirro, la dernière du Villafranchien terminal (Kahlke et al., 2011 ; Kostopoulos, 1997b ; Koufos, 2001 ; Koufos et al., 1992 ; Rook & Martínez-Navarro, 2010 ; Spassov, 2003).

Contexte géologique du site et particularités : Le contexte sédimentaire de dépôt de l'assemblage faunique d'Apollonia est fluvio-lacustre (Kostopoulos, 1997b).

Cervidés présents (figure 6 du chapitre 2, p. 60 et annexe 1, p. a-1 à a-3) et inférences paléoenvironnementales : Le site est particulièrement important car il témoigne des changements fauniques ayant cours à la transition Villafranchien supérieur – Villafranchien terminal à l'échelle du sud de l'Europe avec la mise en place de taxa de grande taille (Croitor & Kostopoulos, 2004 ; Kostopoulos & Koufos, 1994 ; Spassov, 2003). Au sein des cétartiodactyles, abondants à Apollonia (Kostopoulos & Koufos, 1994), on retrouve le cervidé géant *Arvenoceros cf. verestchagini*, le cervidé de grande taille *Praemegaceros pliotarandoides* ainsi que de grands cervidés indéterminés, appartenant sans doute à l'un et l'autre de ces taxa (Croitor & Kostopoulos, 2004). Sur la base d'une étude cénogrammique de l'association faunique de la localité d'Apollonia (prédominance des bovidés sur les cervidés, présence de rhinocérotidés et d'équidés de grande taille), Kostopoulos et Koufos (1998) interprètent le paléoenvironnement comme une prairie de type savane, sous un climat humide et froid. D'après Spassov (2003) il s'agit d'une période de refroidissement et d'aridification du climat. Les consommateurs de végétaux ligneux y seraient peu nombreux (Kostopoulos & Koufos, 2000).

Tableau 17: Provenance des spécimens étudiés. N: effectifs.

localité	niveaux	provenance et effectif des spécimens étudiés
Saint-Vallier	LD2 et LD3	LD3 (niveau le plus récent ; N=146)
Chilhac	CHI-I, CHI-II, CHI-III	CHI-I (N=9), CHI-II (N=8), CHI-III (N=66) provenance incertaine (N=9)
Varshets	1	1 (N=25)
Dafnero	DFN-1, DFN-2, DFN-3	DFN-1 (N=6), DFN-2 (N=1), DFN-3 (N=2)
Senèze	2 niveaux	niveau le plus ancien (N=38)
Volakas	2 niveaux	niveau le plus ancien (N=12)
Sesklo	2 niveaux	niveau le plus récent (N=3)
Slivnitsa	1	1 (N=1)
Gerakarou	1	1 (N=50)
Krimni	1	1 (N=1)
Tsiotra Vryssi	1	1 (N=4)
Libakos	1	1 (N=22)
Sainzelles	1	1 (N=10)
Ceyssaguet	Cey-1 et Cey-2	Cey-2 (N=107)
Apollonia	1	1 (N=26)

Le tableau 17 résume, pour chaque localité, la couche (ou les couches dans le cas de Chilhac et Dafnero) de provenance des spécimens étudiés dans ce chapitre. L'annexe 7-b (p. a-53 à a-57) permet de visualiser la distribution de l'ensemble des spécimens pour chaque localité étudiée. Les annexes 7-c (p. a-58) et 7-d

(p. a-59) permettent de visualiser, pour Chilhac et Dafnero, la distribution des spécimens en fonction du site d'appartenance.

### 6.2.1- Méthode

La méthode d'acquisition des textures de micro-usure des facettes dentaires utilisée dans ce chapitre est celle présentée en détail dans le chapitre 2.

Les analyses statistiques ont été effectuées à l'aide du logiciel libre R (R version 3.4.1, The R Foundation for Statistical Computing) et des packages « vegan », « dunn.test » et « RVAideMemoire » (Dinno, 2017 ; Hervé, 2017 ; Oksanen et al., 2013). Les moyennes et leur erreur type ont été calculées pour chacune des populations de cervidés fossiles incluses dans l'analyse (tableau 18).

Ce chapitre permet de tester plusieurs hypothèses :

- (i) De la même manière que pour les cervidés actuels, une diversité des régimes alimentaires est attendue pour les cervidés du Pléistocène inférieur étudiés ici,
- (ii) Les cervidés n'étant en réalité pas des taxa typiquement forestiers, on s'attend à obtenir des valeurs des paramètres texturaux en contradiction avec le paradigme suivant lequel les cervidés sont des taxa forestiers, conduisant ainsi à une révision de notre vision des paléoenvironnements des localités étudiées,
- (iii) La texture de micro-usure dentaire des cervidés reflétant la structure de la végétation dans l'habitat, on s'attend à ce que celle-ci permette la mise en évidence de changements de la végétation en lien avec les oscillations climatiques ayant cours durant le Pléistocène ancien.

Les données ne remplissant pas les conditions requises pour l'application de tests paramétriques, j'ai d'abord effectué deux MANOVAs de type I (traitement séquentiel des facteurs explicatifs, dans le cadre d'un jeu de données équilibré ; Hervé, 2017) non paramétriques avec permutations ( $P= 999$ ) en considérant l'ensemble des paramètres texturaux. La première MANOVA permet de déterminer l'existence de différences de texture de micro-usure dentaire entre espèces de cervidés fossiles. Pour cette MANOVA n'ont été considérés que les trois taxa représentés par plusieurs populations fossiles (*Eucladoceros ctenoides*, *Metacervoceros rhenanus* et *Croizetoceros ramosus*), afin d'éviter des résultats redondants avec ceux de la seconde MANOVA. La seconde permet d'identifier l'existence de différences texturales entre populations de cervidés fossiles. Dans le cas où la MANOVA avait identifié des différences significatives, j'ai ensuite effectué un test de comparaison par paire afin d'identifier quels groupes

présentaient entre eux une différence de texture significative (tableau 19) et des tests de Kruskal-Wallis afin d'identifier quels paramètres texturaux variaient significativement. Enfin, pour les paramètres texturaux identifiés comme responsables de différences significatives entre groupes, j'ai effectué des tests de Dunn afin d'identifier les paires qui différaient (tableau 19).

D'autre part, les gisements de Chilhac et Dafnero étant représentés par des spécimens provenant de trois sites différents, des tests de Kruskal-Wallis ont été effectués afin d'identifier pour chaque taxon d'éventuelles différences significatives entre sites (annexes 7-c, p. a-58 et 7-d, p. a-59).

### 6-3. RESULTATS

**Tableau 18: Effectif, moyenne (Moy.) et erreur type (err. t.) de la moyenne pour l'ensemble des populations de cervidés fossiles considérées dans ce chapitre.**

genre	espèce	localité	N	Asfc		epLsar (x10-3)		HASfc 9		HASfc 81		Smc		Tfv		
				Moy.	err. t.	Moy.	err. t.	Moy.	err. t.	Moy.	err. t.	Moy.	err. t.	Moy.	err. t.	
<i>Arvenoceros</i>	<i>cf. verestchagini</i>	Apollonia	4	1.967	0.673	4.084	1.025	0.308	0.123	0.603	0.149	0.387	0.129	33503.62	7760.23	
<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	Chilhac	77	3.261	0.211	2.885	0.183	0.394	0.023	0.784	0.051	5.920	3.015	45275.69	964.30	
		Dafnero	3	1.877	0.463	6.262	1.081	0.295	0.047	0.573	0.044	0.338	0.169	41511.77	8283.74	
		Gerakarou	9	3.051	0.660	3.316	0.714	0.271	0.030	0.657	0.054	6.486	4.057	42212.84	3983.61	
		Varshets	21	2.939	0.489	2.715	0.346	0.330	0.041	0.799	0.119	0.532	0.069	31887.78	3385.42	
		Saint-Vallier	22	1.425	0.128	4.017	0.414	0.270	0.037	0.631	0.079	0.526	0.023	30235.99	3027.58	
		Senèze	11	1.736	0.497	5.723	0.921	0.309	0.056	0.705	0.087	1.569	0.766	42508.50	2857.57	
		Slivnitsa	1	1.115	-	7.941	-	0.259	-	0.515	-	0.674	-	41287.67	-	
		sp	Krimni	1	2.356	-	6.297	-	0.311	-	0.543	-	0.133	-	31271.53	-
		<i>ctenoides</i>	Ceyssaguet	58	2.205	0.118	3.666	0.298	0.404	0.023	0.731	0.034	13.050	9.948	42455.59	1070.68
			Total	203	2.757	0.156	3.402	0.171	0.348	0.016	0.741	0.035	3.835	1.629	40452.87	1043.44
<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	Gerakarou	41	1.820	0.147	4.013	0.332	0.336	0.029	0.694	0.039	0.560	0.098	37671.06	2342.85	
		Saint-Vallier	53	1.694	0.123	5.313	0.305	0.265	0.017	0.629	0.032	0.555	0.025	39631.20	1548.62	
		Sesklo	3	0.965	0.215	6.241	0.354	0.349	0.064	0.743	0.156	0.602	0.158	31240.62	8068.37	
		Volakas	3	2.471	1.147	5.031	1.862	0.323	0.037	0.908	0.197	0.424	0.291	37578.12	8941.72	
		Total	100	1.747	0.095	4.799	0.226	0.298	0.015	0.668	0.024	0.555	0.043	38514.23	1300.28	
<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	chilhac	16	3.687	0.516	3.714	0.494	0.396	0.044	0.815	0.069	0.141	0.036	42959.84	3726.84	
		Dafnero	6	2.135	0.481	5.362	0.417	0.571	0.134	0.640	0.184	0.318	0.093	40921.83	3115.62	
		Saint-Vallier	71	1.423	0.074	6.452	0.257	0.278	0.016	0.591	0.021	0.630	0.054	35480.83	1376.97	
		Senèze	27	1.670	0.148	4.501	0.516	0.331	0.033	0.700	0.052	6.413	3.582	44451.09	2066.60	
		Tsiotra Vryssi	4	2.135	0.472	4.773	0.667	0.404	0.052	0.761	0.100	0.401	0.094	31584.32	7530.17	
		Varshets	4	1.527	0.297	3.880	1.772	0.491	0.141	0.776	0.193	0.759	0.207	48827.36	6177.12	
		Volakas	9	1.155	0.169	4.608	0.776	0.348	0.055	0.719	0.052	0.490	0.136	28229.60	5920.45	
		Ceyssaguet	33	2.303	0.188	2.896	0.289	0.470	0.039	0.944	0.052	0.233	0.034	40776.99	1450.77	
		Total	170	1.775	0.103	5.471	0.213	0.322	0.014	0.666	0.020	1.706	0.735	38153.48	1132.73	
<i>Dama</i>	<i>vallonnetensis</i>	Libakos	9	2.366	0.281	4.391	0.662	0.388	0.070	0.863	0.090	0.262	0.104	43378.72	3233.93	
	sp	Sainzelles	10	2.378	0.472	2.835	0.913	0.334	0.042	0.675	0.049	2.974	2.467	35315.19	3729.57	
<i>Praemegaceros</i>	<i>obscurus</i>	Ceyssaguet	16	2.287	0.207	3.424	0.490	0.467	0.054	0.967	0.090	44.547	42.044	43313.42	4026.53	
	<i>pliotarandoides</i>	Apollonia	2	2.173	0.426	3.226	0.201	0.466	0.056	0.871	0.153	0.470	0.062	50978.29	6583.52	
Cervidae indet.		Apollonia	20	1.670	0.074	3.376	0.204	0.292	0.016	0.586	0.018	16.665	11.168	42618.23	1172.46	
		Libakos	13	2.044	0.332	3.380	0.681	0.318	0.043	0.695	0.062	0.252	0.062	37496.06	2841.47	

La texture de micro-usure dentaire des cervidés du Pléistocène inférieur européen occupe une large gamme de valeurs, comparable à ce qui est observé chez les cervidés actuels (tableau 18, figures 12 et 13



; annexe 7-a, p. a-45 à a-52 et 7-b, p. a-53 à a-57 ; figures 10 et 11 du chapitre 3, respectivement p. 100 et p. 101). La complexité (Asfc) d'*Eucladoceros ctenoides* varie entre 1,12 à Slivnitsa (N=1) et 3,26 à Chilhac. En ce qui concerne l'anisotropie (epLsar), les valeurs varient entre  $2,72 \times 10^{-3}$  à Varshets et  $7,94 \times 10^{-3}$  à Slivnitsa. L'hétérogénéité de la complexité à 81 cellules (HASfc 81) d'*Eucladoceros ctenoides* varie entre 0,52 à Slivnitsa et 0,94 à Varshets. La dispersion des valeurs observée chez *Eucladoceros ctenoides* est comparable à l'amplitude des variations observées chez le cerf élaphe actuel (figures 12 et 13). La complexité de *Metacervoceros rhenanus* varie entre 1,16 à Volakas et 3,69 à Chilhac, tandis que l'anisotropie varie entre  $2,90 \times 10^{-3}$  à Ceyssaguet et  $6,45 \times 10^{-3}$  à Saint-Vallier. L'hétérogénéité de la complexité à 81 cellules (HASfc 81) varie entre 0,59 à Saint-Vallier et 0,94 à Ceyssaguet (tableau 18). Là encore, il s'agit d'une gamme de variation proche de celle observée chez *Cervus elaphus* en Europe (figures 12 et 13). La gamme de variation de *Croizetoceros ramosus* est plus restreinte, entre des valeurs de complexité (Asfc) de 0,97 à Sesklo (N=3) à 2,47 à Volakas (N=3) et des valeurs d'anisotropie (epLsar) allant de  $4,01 \times 10^{-3}$  à Gerakarou à  $6,24 \times 10^{-3}$  dans la localité de Sesklo. Les valeurs d'hétérogénéité de la complexité à 81 cellules (HASfc 81) s'étendent entre 0,63 à Saint-Vallier et 0,91 à Volakas. Les représentants du genre *Praemegaceros* présentent une dispersion réduite et circonscrite aux valeurs moyennes de complexité (Asfc de 2,17 à Apollonia à 2,38 à Sainzelles) et aux valeurs basses d'anisotropie (epLsar entre  $2,84 \times 10^{-3}$  à Sainzelles et  $3,42 \times 10^{-3}$  à Ceyssaguet). Ils sont en outre caractérisés par des valeurs d'hétérogénéité à 81 cellules (HASfc 81) entre 0,68 à Sainzelles et 0,97 à Ceyssaguet. Les représentants d'*Arvenoceros cf. verestchagini* d'Apollonia (N=4) présentent une complexité moyenne de 1,97 et une anisotropie moyenne de  $4,08 \times 10^{-3}$ . L'hétérogénéité de la complexité à 81 cellules (HASfc 81), égale à 0,60, est faible par rapport à celle des populations de *Praemegaceros*. Ils se situent dans la gamme des *Cervus elaphus* actuels caractérisés par un comportement alimentaire de mangeur mixte, étudiés dans le chapitre 3. Les *Dama vallonnetensis* de Libakos (N=9) sont également caractérisés par des valeurs moyennes de complexité (Asfc : 2,37) et d'anisotropie (epLsar :  $4,39 \times 10^{-3}$ ). Les cervidés indéterminés de grande taille provenant de la localité d'Apollonia présentent une complexité (1,67), une anisotropie ( $3,38 \times 10^{-3}$ ) et une hétérogénéité de la complexité à 81 cellules (0,59) faibles. Enfin, les cervidés indéterminés de grande taille provenant de Libakos sont caractérisés par une complexité peu élevée (Asfc = 2,04), une anisotropie faible (epLsar =  $3,38 \times 10^{-3}$ ) et une hétérogénéité de la complexité à 81 cellules (HASfc 81=0,70) peu élevée.

Les résultats des MANOVA mettent en évidence l'absence de différence de texture de micro-usure dentaire entre les trois taxa présents dans plusieurs localités (*Eucladoceros ctenoides*, *Metacervoceros rhenanus* et *Croizetoceros ramosus* ;  $p=0.117$ ) et l'existence de différences entre populations de cervidés fossiles ( $p=0.001$ ). Les tests de comparaison entre paires de populations de cervidés fossiles permettent

de mettre en évidence des différences de texture significatives au sein des représentants d'*Eucladoceros ctenoides* entre les populations de Ceysseguet et Saint-Vallier ( $p= 0,031$ ), entre Ceysseguet et Chilhac ( $p= 0,031$ ) et entre Chilhac et Saint-Vallier ( $p= 0,031$ ) et Chilhac et Varshets ( $p= 0,031$ ). Au sein des *Metacervoceros rhenanus*, on observe des différences significatives de texture entre Volakas et Ceysseguet ( $p= 0,047$ ) et entre Saint-Vallier et Senèze ( $p= 0,047$ ). Aucune différence de texture de micro-usure dentaire n'a pu être mise en évidence entre taxa de cervidés occupant la même localité.

**Tableau 19: Différences texturales entre populations de cervidés fossiles.** Les cellules colorées correspondent à des combinaisons de populations interspécifiques sympatriques (vert) et à des paires de populations intraspécifiques provenant de localités différentes (beige) observées dans le cadre de l'étude. Parmi ces dernières, les paires de populations identifiées par une case plus foncée reflètent des différences significatives de la texture dentaire prise dans son ensemble (tests de comparaison par paires faisant suite à la seconde MANOVA). A. v. = *Arvenoceros cf. verestchagini*. Les numéros correspondent aux paramètres texturaux (1 : *Asfc* ; 2 : *epLsar* ; 3 : *HAsfc* 9 ; 4 : *HAsfc* 81 ; 5 : *Smc* ; 6 : *Tfv*) qui diffèrent entre les paires de populations fossiles d'après les résultats des tests de Dunn.

		A. v.	<i>D. vallonetensis</i>				<i>C. ramosus</i>								<i>Eucladoceros</i>						<i>M. rhenanus</i>				<i>Praemegaceros</i>			
		N	Apollonia	Libakos	Gerakarou	Sesklo	Saint-Vallier	Volakas	Ceyssaguet	Chilhac	Dafnero	Gerakarou	Krimni	Slivnitsa	Senèze	Saint-Vallier	Varshets	Ceyssaguet	Chilhac	Dafnero	Senèze	Saint-Vallier	Tsiotra Vryssi	Varshets	Volakas	Ceyssaguet	Apollonia	
<i>D. vallonetensis</i>	Libakos	9		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. ramosus</i>	Gerakarou	41			-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Sesklo	3			-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Saint-Vallier	53			-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Volakas	3			-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>E. ctenoides</i>	Ceyssaguet	58							-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Chilhac	77							1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Dafnero	3									-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>E. sp. indet.</i>	Gerakarou	9							5	5																		
	Krimni	1																										
<i>E. ctenoides</i>	Slivnitsa	1																										
	Senèze	11							1, 5	1, 2, 5	1																	
	Saint-Vallier	22							1, 3-6	1-6	1																	
	Varshets	21							5, 6	6					1, 2	1												
<i>M. rhenanus</i>	Ceyssaguet	33							4																			
	Chilhac	16								5																		
	Dafnero	6																										
	Senèze	27																	1, 4, 5	1, 5	5							
	Saint-Vallier	71																	1-5	1-6	2, 6							
	Tsiotra Vryssi	4																										
	Varshets	4																	5	5								
	Volakas	9																1	1, 5	6								
<i>P. sp. indet.</i>	Ceyssaguet	16																										
<i>P. pliotarandoides</i>	Apollonia	2																										
<i>P. obscurus</i>	Sainzelles	10																								5	6	

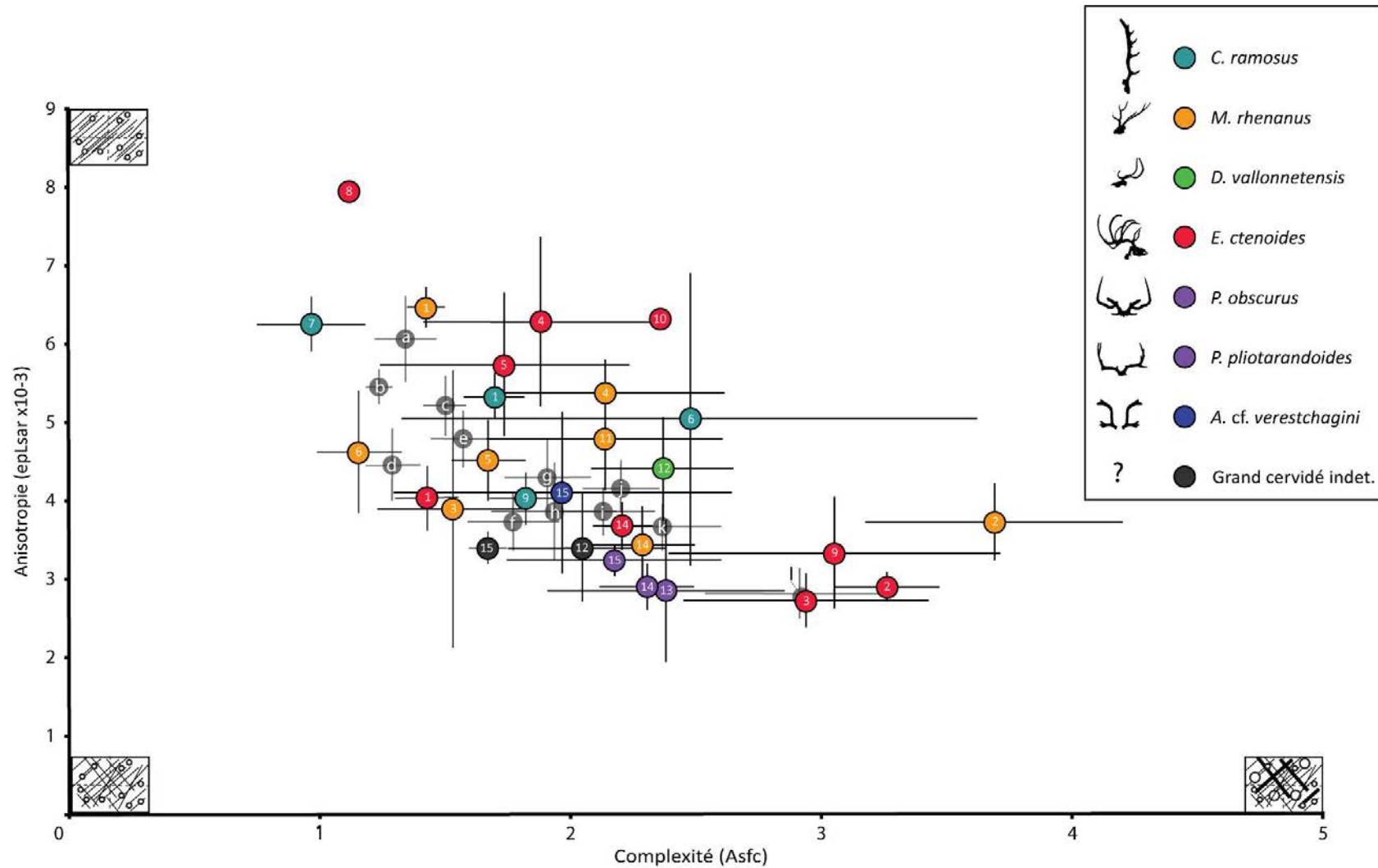


Figure 12: Dispersion des populations fossiles de cervidés considérées, pour les paramètres texturaux de complexité (Asfc) et d'anisotropie (epLsar). Les numéros correspondent à la localité d'appartenance (1 : Saint-Vallier ; 2 : Chilhac ; 3 : Varshets ; 4 : Dafnero ; 5 : Senèze ; 6 : Volakas ; 7 : Sesklo ; 8 : Slivnitsa ; 9 : Gerakarou-1 ; 10 : Krimni ; 11 : Tsiotra Vryssi ; 12 : Libakos ; 13 : Sainzelles ; 14 : Ceysaguet ; 15 : Apollonia). Les lettres correspondent aux populations de cerfs élaphe associées à un type d'habitat connu, étudiées dans le chapitre 3 et utilisées ici comme référence (a : Les Bauges ; b : Lugar-Nuevo ; c : Gaick ; d : Arc-en-Barrois ; e : Knyszyńska ; f : Hemne ; g : Augustowska ; h : Paimpont ; i : Kvinnherad ; j : Châteauroux ; k : Lancosme ; l : Białowieża).

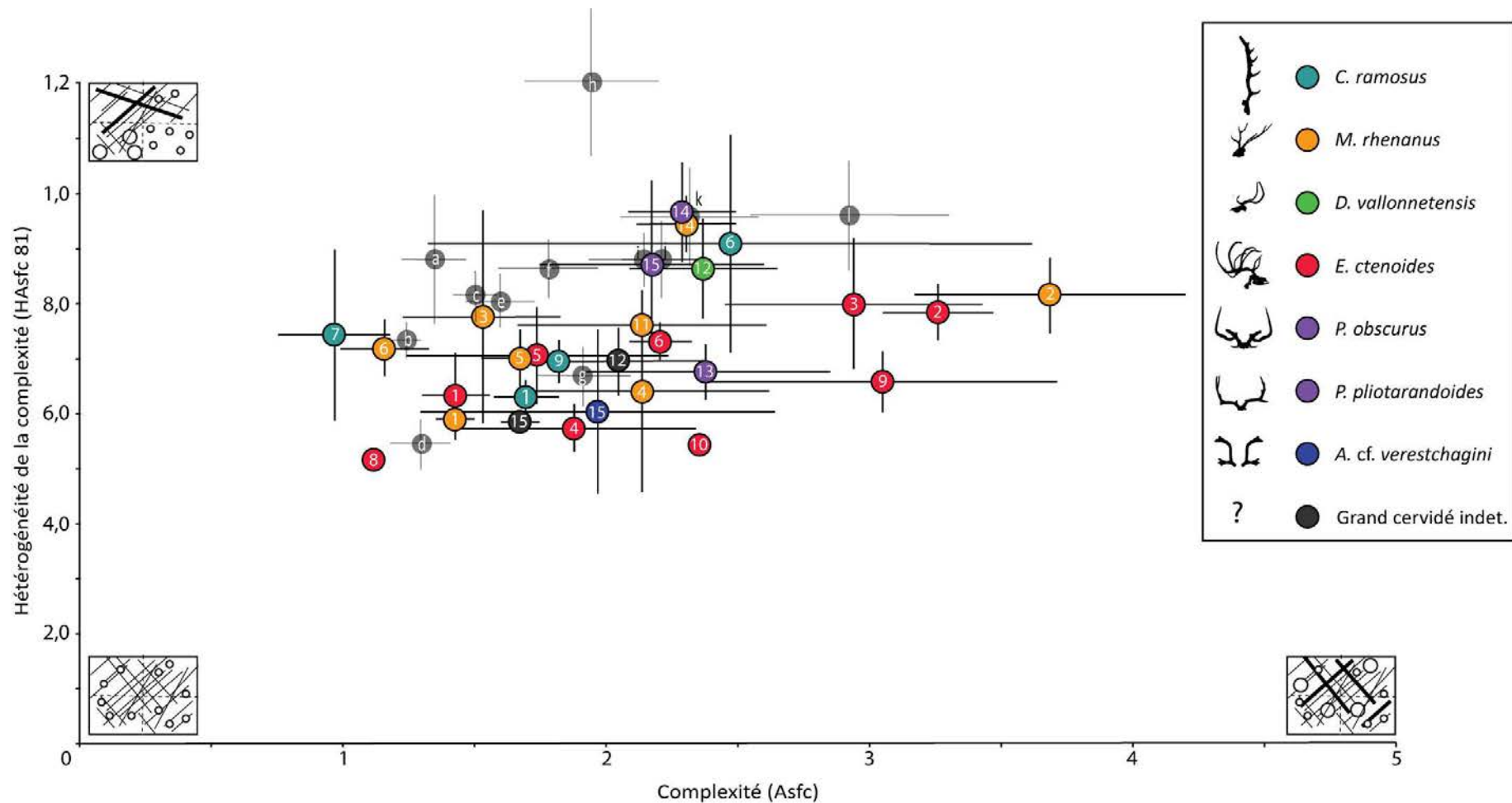


Figure 13: Graphique bivarié représentant la dispersion des populations fossiles de cervidés considérées pour les paramètres texturaux de complexité (Asfc) et l'hétérogénéité de la complexité (HASfc 81). Les numéros correspondent à la localité d'appartenance (1 : Saint-Vallier ; 2 : Chilhac ; 3 : Varshets ; 4 : Dafnero ; 5 : Senèze ; 6 : Volakas ; 7 : Sesklo ; 8 : Slivnitsa ; 9 : Gerakarou-1 ; 10 : Krimni ; 11 : Tsiotra Vryssi ; 12 : Libakos ; 13 : Sainzelles ; 14 : Ceysaguet ; 15 : Apollonia). Les lettres correspondent aux populations de cerfs élaphe associées à un type d'habitat connu, étudiées dans le chapitre 3 et utilisées ici comme référence (a : Les Bauges ; b : Lugar-Nuevo ; c : Gaick ; d : Arc-en-Barrois ; e : Knyszyńska ; f : Hemne ; g : Augustowska ; h : Paimpont ; i : Kvinnherad ; j : Châteauroux ; k : Lancosme ; l : Białowieża).

Les tests de Kruskal-Wallis ont permis de montrer que les différences entre populations de cervidés fossiles étaient expliquées par l'ensemble des six paramètres texturaux.

Au sein des *Eucladoceros ctenoides*, il existe des différences de complexité entre la localité de Ceysaguet et celle de Chilhac (tableaux 18 et 19 : Asfc ; respectivement 2,21 et 3,26). Ceysaguet présente avec Gerakarou des différences significatives d'échelle de complexité maximale (Smc ; respectivement 13,05 et 6,49), avec Senèze des différences de complexité (Asfc ; respectivement 2,21 et 1,74) et d'échelle de complexité maximale (Smc ; respectivement 13,05 et 1,57), avec Saint-Vallier des différences de complexité (Asfc ; respectivement 2,21 et 1,43), d'hétérogénéité de la complexité (HAsfc 9 : 0,40 et 0,27 ; HAsfc 81 : 0,73 et 0,63), d'échelle de complexité maximale (Smc : respectivement 13,05 et 0,53) et de volume de remplissage textural (respectivement 42455,6 et 42508,5). Enfin, Ceysaguet présente avec Varshets des différences significatives d'échelle de complexité maximale (Smc ; respectivement 13,05 et 0,53) et de volume de remplissage textural (Tfv ; respectivement 42455,6 et 31887,8). Comme Ceysaguet, Chilhac diffère de Gerakarou par sa valeur d'échelle de complexité maximale (Smc ; respectivement 5,92 et 6,49). Chilhac se distingue de Senèze par des différences de complexité (Asfc : respectivement 3,26 et 1,74), d'anisotropie (epLsar : respectivement  $2,89 \times 10^{-3}$  et  $5,72 \times 10^{-3}$ ) et d'échelle de complexité maximale (Smc : respectivement 5,92 et 1,57). Le site de Chilhac est caractérisé par une valeur de volume de remplissage textural significativement différente de celle de Varshets (Tfv : respectivement 45275,7 et 31887,8). Enfin, Chilhac et Saint-Vallier diffèrent par l'ensemble de leurs paramètres texturaux (tableaux 17 et 18 : Asfc : 3,26 et 1,43 ; epLsar :  $2,89 \times 10^{-3}$  et  $4,02 \times 10^{-3}$  ; HAsfc 9 : 0,39 et 0,27 ; HAsfc 81 : 0,78 et 0,63 ; Smc : 5,92 et 0,53 ; Tfv : 45275,7 et 30236,0). On observe des différences de complexité entre les paires de populations Gerakarou-Senèze (Asfc ; respectivement 3,05 et 1,74), Gerakarou-Saint-Vallier (Asfc ; respectivement 3,05 et 1,43), Saint-Vallier-Varshets (respectivement 1,43 et 2,94). Senèze et Varshets diffèrent par leurs valeurs de complexité (respectivement 1,74 et 2,94) et d'anisotropie (epLsar ; respectivement 5,72 et 2,72).

Parmi les *Metacervoceros rhenanus*, il existe entre les sites de Senèze et Ceysaguet des différences significatives de complexité (tableau 18 : Asfc ; respectivement 1,67 et 2,30), d'hétérogénéité de la complexité à 81 cellules (HAsfc 81 ; 0,70 et 0,94) et d'échelle de complexité maximale (Smc ; 6,41 et 0,23). On observe des différences de complexité (Asfc ; respectivement 1,67 et 3,69) et d'échelle de complexité maximale (Smc ; 6,41 et 0,14) entre Senèze et Chilhac. Enfin il existe des différences d'échelle de complexité maximale entre Senèze et Dafnero (Smc ; 6,41 et 0,32). Saint-Vallier diffère de Ceysaguet par l'ensemble de ses paramètres texturaux (Asfc : respectivement 1,42 et 2,30 ; epLsar : respectivement

6,45x10<sup>-3</sup> et 2,90x10<sup>-3</sup> ; HAsfc 9 : respectivement 0,28 et 0,47 ; HAsfc 81 : respectivement 0,59 et 0,94 ; Smc : respectivement 0,63 et 0,23), à l'exception du volume de remplissage textural. Il existe également des différences significatives pour tous les paramètres texturaux entre Saint-Vallier et Chilhac (Asfc : respectivement 1,42 et 3,69 ; eplsar : respectivement 6,45x10<sup>-3</sup> et 3,71x10<sup>-3</sup> ; HAsfc 9 : respectivement 0,28 et 0,40 ; HAsfc 81 : respectivement 0,59 et 0,82 ; Smc : respectivement 0,63 et 0,14 ; Tfv : respectivement 35480,8 et 42959,8). Enfin, Saint-Vallier diffère de Senèze par ses valeurs d'anisotropie (epLsar ; 6,45x10<sup>-3</sup> et 4,50x10<sup>-3</sup>) et de volume de remplissage textural (Tfv ; 35480,8 et 44451,1). Varshets présente des différences significatives d'échelle de complexité maximale (Smc Varshets : 0,76) avec Ceysaguet (0,23) et Chilhac (0,14). Volakas se distingue de Ceysaguet par ses valeurs de complexité (Asfc ; respectivement 1,16 et 2,30), de Chilhac par ses valeurs de complexité (Asfc ; 1,16 et 3,69) et d'échelle de complexité maximale (Smc ; 0,49 et 0,14) et de Senèze par ses valeurs de volume de remplissage textural (Tfv ; 28229,6 et 44451,1).

Aucune différence significative de paramètre textural n'a été mise en évidence par les tests de Dunn entre les populations de *Croizetoceros ramosus*.

Les *Praemegaceros* indéterminés de Sainzelles se distinguent des *Praemegaceros pliotarandoides* de Apollonia (N=2) par leur volume de remplissage textural (Tfv ; respectivement 35315,2 et 50978,3) et des *Praemegaceros obscurus* de Ceysaguet par leur échelle de complexité maximale (Smc ; respectivement 2,97 et 44,55).

Il existe peu de différences texturales significatives entre taxa sympatriques. Les *Eucladoceros ctenoides* de Ceysaguet diffèrent des *Metacervoceros rhenanus* sympatriques par leur valeur d'hétérogénéité de la complexité à 81 cellules (HAsfc 81 ; respectivement 0,731 et 0,944). A Chilhac, *Eucladoceros ctenoides* et *Metacervoceros rhenanus* présentent des différences significatives d'échelle de complexité maximale (Smc ; respectivement 5,920 et 0,141). Enfin à Saint-Vallier, *Eucladoceros ctenoides* et *Metacervoceros rhenanus* diffèrent par leur anisotropie (epLsar ; respectivement 4,017x10<sup>-3</sup> et 6,452 x10<sup>-3</sup>).

Enfin, à Chilhac, aucune différence significative n'a été mise en évidence entre Chilhac I, Chilhac II et Chilhac III, ni pour les *Metacervoceros rhenanus*, ni pour les *Eucladoceros ctenoides* (p>0,005 pour tous les paramètres texturaux pour les deux taxa ; voir aussi annexe 7-c, p. a-58). De la même manière, aucune différence significative n'a pu être mise en évidence entre les *Metacervoceros rhenanus* des sites DFN-1, DFN-2 et DFN-3 (p>0,005 pour les 6 paramètres texturaux pour les deux taxa ; voir aussi annexe 7-d, p. a-59). Ces deux gisements sont donc considérés comme deux ensembles homogènes dans la suite de ce chapitre.



## 6.4- DISCUSSION

### 6.4.1- Diversité des régimes alimentaires des cervidés fossiles à la lumière des résultats obtenus pour les taxa actuels (tableau 19)

L'analyse de la texture de micro-usure dentaire des cervidés fossiles illustre la grande diversité des catégories alimentaires exploitées par ces herbivores durant le Pléistocène ancien (figures 12 et 13 ; tableau 18). Cette diversité n'est pas surprenante au vu de celle des cervidés actuels européens, présentée dans le chapitre 3. Actuels et fossiles présentent une gamme de texture de micro-usure dentaire équivalente ce qui illustre le fait que les cervidés fossiles occupent l'intégralité de l'espace écologique des brouteurs, des mangeurs mixtes mais également des pousseurs.

Aucune différence significative entre les moyennes de la texture de micro-usure dentaire des trois taxa représentés par plusieurs populations, à savoir *Croizetoceros ramosus*, *Metacervoceros rhenanus* et *Eucladoceros ctenoides* n'a été détectée. Cela s'explique par le fait qu'*Eucladoceros ctenoides* (comme cela a été discuté dans le chapitre 5) et *Metacervoceros rhenanus* présentent d'importantes variations de leur texture de micro-usure dentaire en fonction de la localité considérée (figures 12 et 13). Ainsi, les valeurs des paramètres texturaux peuvent occuper l'espace écologique des pousseurs, comme les *Eucladoceros ctenoides* et *Metacervoceros rhenanus* de Saint-Vallier, des brouteurs, comme à Chilhac ou des mangeurs mixtes comme à Ceyssaguet (annexe 7-b, p. a-53 à p. a-57). Une telle plasticité alimentaire reflète une capacité de rétention stomacale suffisante pour extraire, à partir d'aliments de faible qualité nutritive, les nutriments dont il a besoin pour subsister (Hofmann, 1989 ; Illius & Gordon, 1992 ; Müller et al., 2013). Cette large gamme de valeurs des paramètres texturaux chez ces deux cervidés fossiles a pour conséquence la non-significativité des différences interspécifiques. De la même manière que pour *Cervus elaphus* (chapitre 3) et comme déjà discuté pour *Eucladoceros ctenoides* dans le chapitre 5, cette importante variabilité de la texture de micro-usure dentaire est le reflet d'une plasticité trophique importante pour ces deux taxa. L'importante capacité d'adaptation alimentaire de ces deux taxa implique que leur texture de micro-usure dentaire constitue, à l'instar de celle de *Cervus elaphus* (chapitre 3), un bon indicateur du type de végétation majoritaire dans l'habitat. D'après Spencer (1995) et Croitor (2001), une rangée de prémolaires longue et une prémolaire 4 inférieure non molarisée, caractères considérés comme plésiomorphes, sont les témoins de l'adaptation à une alimentation de brouteur. Cependant *Metacervoceros rhenanus*, malgré sa plasticité alimentaire, présente ce type de morphologie dentaire. Ainsi, comme le montrent les résultats de la texture de micro-usure dentaire de *Metacervoceros rhenanus*,



les relations entre morphologie cranio-dentaire et écologie alimentaire sont plus complexes qu'elles n'ont été évoquées par ces auteurs (Croitor, 2001 ; Spencer, 1995).

A l'inverse des deux taxa précédents, le régime alimentaire de *Croizetoceros ramosus* se situe dans la gamme de variation des pisseurs ou des mangeurs mixtes favorisant les essences végétales monocotylédones, en fonction de la localité considérée. Un tel signal témoigne soit d'une certaine sélectivité et d'une plasticité trophique moindre, en comparaison d'*Eucladoceros ctenoides* et *Metacervoceros rhenanus*, soit des caractéristiques propres aux habitats occupés par les quatre populations fossiles étudiées ici. A Gerakarou, la texture des micro-usures dentaires d'*Eucladoceros ctenoides* témoigne de la disponibilité d'essences végétales dicotylédones. Dans ce contexte, *C. ramosus* est caractérisé par une alimentation de mangeur mixte (annexe 7-b, p. a-53 à a-57). La texture des micro-usures dentaires des *Croizetoceros ramosus* de cette population n'est malgré tout pas significativement différente du signal détecté dans les trois autres localités où ce taxon est présent (tableaux 18 et 19). Les faibles effectifs de *Croizetoceros ramosus* rencontrés à Sesklo (N=3) et à Volakas (N=3) limitent le poids des inférences écologiques effectuées. Ainsi, afin de caractériser au mieux le potentiel plastique du régime alimentaire de ce taxon, il serait intéressant de considérer un plus grand nombre de populations, caractérisées par des effectifs importants. Enfin, ces résultats, pour un cervidé de petite taille tel que *Croizetoceros ramosus*, ne sont pas sans évoquer ceux obtenus pour *Capreolus capreolus* dans le chapitre 3. Une hypothèse à ce jour impossible à écarter serait donc qu'au même titre que le chevreuil, ce cervidé fossile sorte du modèle. Les futures études visant à explorer ces aspects de l'analyse de la texture de micro-usure dentaire permettront d'affirmer ou d'infirmer cette hypothèse.

*Dama vallonnetensis*, uniquement représenté dans cette étude par les spécimens découverts à Libakos, présente une texture de sa micro-usure dentaire de mangeur mixte. Il est toutefois impossible de caractériser la plasticité alimentaire de ce taxon sur la base de spécimens provenant d'une unique localité. Ces résultats sont en accord avec les interprétations paléoécologiques précédentes (tableau 20).

*Arvenoceros cf. verestchagini* de la localité d'Apollonia est représenté par 4 spécimens identifiés et caractérisés par une texture de micro-usure dentaire de mangeur mixte. Un tel effectif est insuffisant pour préciser l'écologie alimentaire de ce taxon. Croitor et Kostopoulos (2004), d'après la morphologie postcrânienne et dentaire, proposent qu'*Arvenoceros cf. verestchagini* soit caractérisé par une écologie alimentaire le rapprochant de la girafe actuelle, qui consomme les feuilles des arbres situées en hauteur (tableau 20). La texture des micro-usures dentaires de mangeur mixte de ce taxon ne permet pas de

contredire ces interprétations mais soutient, en plus de la consommation de dicotylédones, l'incorporation d'éléments aux propriétés abrasives plus importantes.

Le genre *Praemegaceros* est représenté par *Praemegaceros obscurus* à Ceyssaguet, *Praemegaceros pliotarandoides* à Apollonia et une espèce de *Praemegaceros* indéterminée à Sainzelles. Dans ces trois localités, la texture des micro-usures dentaires de *Praemegaceros* est typique d'un régime alimentaire de brouteur (figures 12 et 13). A Ceyssaguet, les trois taxa de cervidés présents (*Praemegaceros obscurus*, *Eucladoceros ctenoides* et *Metacervoceros rhenanus*) présentent entre eux une texture de micro-usure dentaire très similaire de brouteur voire de mangeur mixte. Dans la localité d'Apollonia, *Praemegaceros pliotarandoides* ainsi que les cervidés indéterminés appartenant vraisemblablement à l'une ou l'autre des espèces *Arvenoceros cf. verestchagini* et *Praemegaceros pliotarandoides*, ont une texture de micro-usure dentaire de brouteur ou de mangeur mixte. *Praemegaceros pliotarandoides* est caractérisé par une ramure conséquente, ses bois étant orientés latéralement, ce qui suggère pour certains auteurs que ce cervidé était un mangeur mixte opportuniste adapté aux milieux ouverts, ne pouvant pas évoluer en forêt dense (Brugal & Croitor, 2007 ; Croitor, 2011). La texture des micro-usures dentaires de brouteur de ce taxon vient contredire cette hypothèse. Ces résultats ne sont pas surprenants puisque les forêts primaires non impactées par l'activité humaine telles que la forêt de Białowieża sont caractérisées par une distance entre les arbres plus importante, ce qui facilite les déplacements des grands herbivores (Bobiec, 2002), par rapport à ce que l'on observe dans une forêt anthropisée. A Sainzelles, *Praemegaceros* est le seul cervidé dont la texture de micro-usure dentaire a été analysée. La dispersion étendue de la texture de micro-usure dentaire des spécimens de Sainzelles (annexe 7-b, p. a-53 à a-57) est en faveur de la consommation d'une large gamme d'essences végétales. Croitor (2011) considère *Praemegaceros pliotarandoides* comme un taxon écologiquement flexible, sur la base d'une large répartition géographique en Europe jusque dans la péninsule ibérique caractérisée par un climat plus sec. Cependant, cette information ne constitue pas un bon indicateur de la plasticité trophique d'un taxon. A titre d'exemple, *Capreolus capreolus*, bien que largement réparti (figure 2 du chapitre 2, p. 15) est caractérisé par une alimentation de brouteur sélectif. A l'inverse, *Rangifer tarandus*, caractérisé par un fort opportunisme alimentaire, présente une répartition géographique réduite à la région circumpolaire. Dans une autre étude, la grande taille de ces cervidés est un argument avancé par Brugal et Croitor (2007) en faveur de la fréquentation de milieux ouverts. Ce dernier argument ne tient pas compte de l'existence dans l'actuel d'un cervidé brouteur de grande taille fréquentant pourtant des habitats forestiers : l'élan (Garel, 2005 ; Hofmann, 1989 ; Kuijper et al., 2016 ; Morow, 1976 ; Shipley et al., 1998). Les résultats obtenus pour les représentants du genre *Praemegaceros* sont plutôt en faveur d'un régime alimentaire de

brouteur sélectif, évoquant l'élan actuel. Cette hypothèse nécessiterait toutefois d'être confirmée par l'ajout d'un plus grand nombre de populations.

Dans les études précédentes, l'écologie alimentaire des cervidés du Pléistocène inférieur a été déterminée la plupart du temps à l'échelle d'une localité. Ici, l'analyse de plusieurs populations pour chaque espèce permet d'aller plus loin et d'aborder la notion de plasticité alimentaire (tableau 20).

**Tableau 20: Synthèse des inférences sur l'écologie alimentaire des cervidés fossiles.** Pour plus d'informations concernant les cervidés fossiles, se référer au chapitre 2.

Taxon	Ecologie alimentaire des cervidés fossiles	
	interprétations des études précédentes	interprétation basée sur la texture de la micro-usure dentaire
<i>Croizetoceros ramosus</i>	Régime alimentaire de mangeur mixte (Valli et Palombo, 2008) Brouteur (Rivals et Athanassiou, 2008)	mangeur mixte voire paisseur, ou cervidé sortant du modèle au même titre que <i>Capreolus capreolus</i> ?
<i>Metacervoceros rhenanus</i>	Brouteur (Valli et Palombo, 2008) consommation d'herbacées monocotylédones (Kaiser et Croitor, 2004)	plasticité trophique importante (brouteur à paisseur)
<i>Dama vallonnetensis</i>	consommation d'herbacées monocotylédones (Croitor, 2001; Croitor et Bonifay, 2001)	mangeur mixte à Libakos, mais plus de populations sont nécessaires pour évaluer la plasticité alimentaire de l'espèce
<i>Eucladoceros ctenoides</i>	mangeur mixte (Brugal et Croitor, 2007); brouteur (Strani et al., 2015 ; Valli et Palombo, 2005) régime alimentaire riche en herbacées monocotylédones (Kaiser et Croitor, 2004)	plasticité trophique importante (brouteur à paisseur)
<i>Praemegaceros</i> sp.	-	-
<i>Praemegaceros obscurus</i>	brouteur (Kaiser et Croitor, 2004)	régime alimentaire de mangeur mixte voire brouteur sélectif, évoquant celui d' <i>Alces alces</i> actuel
	mangeur mixte opportuniste consommateur d'herbacées monocotylédones (Brugal et Croitor, 2007)	
<i>Praemegaceros pliotarnadoïdes</i>	mangeur mixte pouvant consommer des herbacées monocotylédones (Brugal et Croitor, 2007; Croitor, 2011)	
<i>Arvenoceros verestchagini</i>	Brouteur de feuilles à la cime des arbres (Croitor et Kostopoulos, 2004)	analyses supplémentaires nécessaires

Cette première partie a permis de montrer que les cervidés de cette période, comme les cervidés du Miocène (DeMiguel et al., 2010, 2011, 2008, Merceron et al., 2012, 2007) et les espèces actuelles (Gebert & Verheyden-Tixier, 2001 ; Geist, 1998) étaient caractérisés par une certaine plasticité alimentaire (tableau 20). Il s'agit donc d'une caractéristique écologique propre à cette famille et maintenue au cours des temps géologiques, et non d'une réponse induite, chez les espèces actuelles, par la perturbation des habitats liée à l'anthropisation progressive de l'environnement.

La texture des micro-usures dentaires des cervidés étudiés est variable d'une localité à l'autre, ce qui illustre des différences paléoenvironnementales entre les quinze gisements étudiés. Ces résultats pourraient également témoigner de différences dans la saison de dépôt entre les sites. Les bois des cervidés (bois de chute ou bois en place) peuvent apporter des informations concernant la saison de dépôt (Croitor & M.-F. Bonifay, 2001). Dans la suite de ce chapitre, la prise en considération de la texture de micro-usure dentaire des cervidés à la plasticité alimentaire avérée, qui constituent de bons indicateurs de la végétation la plus abondante dans le milieu, ainsi que des espèces moins plastiques qui viennent compléter cette vision globale, permet une caractérisation plus complète de la végétation disponible dans l'habitat.

Si ce critère n'a pas été statistiquement testé ici, il est tout de même à noter que les valeurs des paramètres texturaux des cervidés étudiés ne semblent pas influencées par l'abondance ou au contraire la rareté des bovidés dans l'habitat. En effet, dans les assemblages dominés par les cervidés, ceux-ci présentent tantôt un régime alimentaire de brouteur, comme à Chilhac ou Ceyssaguet, tantôt un régime alimentaire témoignant d'une importante consommation d'herbacées monocotylédones, comme à Senèze et Saint-Vallier. De la même manière, certains gisements au sein desquels les bovidés sont plus abondants sont caractérisés par des cervidés au régime alimentaire pouvant être brouteur (à Gerakarou), ou plus paiseurs (à Volakas). Cette observation tend à indiquer que le régime alimentaire des cervidés est plus influencé par la structure de la végétation dans l'habitat que par l'occurrence d'autres ongulés, ou en tout cas qu'il n'existe pas de tendance alimentaire en fonction de l'abondance relative des cervidés et des ongulés réputés paiseurs. Une telle constatation supporte plus encore l'efficacité de l'analyse des valeurs des paramètres texturaux des cervidés dans les reconstitutions paléoenvironnementales.

#### **6.4.2- Apport de la texture de micro-usure dentaire des cervidés fossiles à la caractérisation paléoenvironnementale**

Comme cela a été démontré dans le chapitre 3, il existe un lien fort entre la texture des micro-usures dentaires des herbivores et la végétation disponible dans l'habitat. De ce fait, les résultats obtenus par l'analyse de la texture de micro-usure dentaire des cervidés fossiles permettent de parfaire nos connaissances concernant les paléoenvironnements des quinze localités européennes étudiées.

Saint-Vallier : A Saint-Vallier, l'analyse de la texture de micro-usure dentaire a porté sur l'ensemble des taxa de cervidés présents dans le gisement, ceux-ci représentant 60% de l'assemblage faunique (Valli, 2004b). *Metacervoceros rhenanus*, *Croizetoceros ramosus* et *Eucladoceros ctenoides* présentent tous trois des valeurs de leurs paramètres texturaux en faveur d'une alimentation riche en herbacées monocotylédones (annexe 7-b, p. a-53 à p. a-57), comparable à celle des cerfs élaphe actuels de Lugar-Nuevo, des Bauges ou de Gaick (chapitre 3 et figures 12 et 13). Le fait que les trois populations sympatriques de cervidés de Saint-Vallier présentent des régimes alimentaires comparables suggère l'occupation de la même niche écologique, témoignant de l'absence de compétition entre ces trois taxa. Un tel résultat pourrait découler des différences de taille entre ces trois cervidés. *Metacervoceros rhenanus* est caractérisé par une anisotropie (epLsar) significativement plus élevée qu'*Eucladoceros ctenoides*, en faveur de l'inclusion d'une proportion plus importante d'herbacées monocotylédones abrasives dans son alimentation (tableaux 18 et 19, figures 12 et 13, annexe 7-b, p. a-53 à p. a-57).

Ainsi, les cervidés, qui constituent les ongulés les plus abondants à Saint-Vallier, présentent une texture de micro-usure dentaire de pousseurs. Le paysage de Saint-Vallier était jusqu'alors considéré comme mosaïque avec la présence de zones steppiques et d'autres zones plus boisées (Guérin et al., 2004). La présence de zones boisées étant soutenue par l'occurrence de cervidés abondants (Guérin et al., 2004), les textures de micro-usure dentaire de *Metacervoceros rhenanus*, *Croizetoceros ramosus* et *Eucladoceros ctenoides* remettent en cause la présence de zones boisées à Saint-Vallier. L'analyse texturale de ces cervidés a donc permis de montrer que ce gisement était caractérisé par un paysage encore plus ouvert que précédemment envisagé. Curran (2015 ; 2009) a l'aide d'une approche morphométrique-géométrique, a travaillé sur plusieurs éléments postcrâniens d'*Eucladoceros ctenoides* de Saint-Vallier. Ses résultats vont dans le même sens que ceux obtenus ici.

La texture des micro-usures dentaires des cervidés de Saint-Vallier est en contradiction avec les résultats obtenus par Valli et Palombo (2005, 2008) pour les trois taxa sur la base de l'étude de leur micro-usure dentaire en 2D, de leur méso-usure et de leur morphologie crânienne. Dans ces deux études, les auteurs avaient obtenu des résultats en faveur d'un régime alimentaire brouteur pour *Eucladoceros ctenoides* et *Metacervoceros rhenanus* et de mangeur mixte pour *Croizetoceros ramosus*. Dans l'étude de Valli et Palombo (2008), l'analyse des caractères cranio-dentaires n'avaient pas permis d'identifier des différences alimentaires entre les taxa. Comme le font remarquer les auteurs, il ne s'agit pas là d'indicateurs efficaces pour caractériser l'écologie alimentaire d'un taxon à une échelle populationnelle (voir aussi Fraser & Theodor, 2011).

Chilhac: l'analyse de la texture de micro-usure dentaire a porté sur deux des trois taxa de cervidés présents dans la localité, aucun reste dentaire exploitable de *Croizetoceros ramosus* n'ayant pu être intégré à l'analyse. *Eucladoceros ctenoides* et *Metacervoceros rhenanus* sont caractérisés par une texture de micro-usure dentaire de brouteur, semblable à la texture de micro-usure dentaire des cerfs élaphe actuels de la forêt primaire de Białowieża (figures 12 et 13). Les deux cervidés présentent des régimes alimentaires similaires à Chilhac. L'absence de différence de texture de micro-usure dentaire entre ces deux taxa est en faveur du partage de la même niche écologique et donc de l'absence de compétition interspécifique (tableaux 18 et 19, figures 12 et 13). Toutefois, *Eucladoceros ctenoides* présente une échelle de complexité maximale (Smc) plus élevée. Ramdarshan et al. (2016) ont montré qu'au sein des brouteurs, ce paramètre était plus élevé chez les consommateurs de graines que les mangeurs de feuilles.

La caractérisation du régime alimentaire de ces deux cervidés donne des résultats en accord avec les interprétations paléoenvironnementales précédentes, malgré le fait que ces dernières se basent

notamment sur la présence des cervidés dans l'assemblage fossile pour qualifier Chilhac d'habitat au couvert arboré conséquent (Guérin et al., 2004).

Varshets : A Varshets, les cervidés sont dominants. Seuls les *Eucladoceros ctenoides* et *Metacervoceros rhenanus* de Varshets ont pu faire l'objet d'une analyse de leur texture de micro-usure dentaire. *Eucladoceros ctenoides* présente des valeurs de ses paramètres texturaux semblables à celles des cervidés actuels de Białowieża, en faveur d'un régime alimentaire de brouteur. Si la différence de texture de micro-usure dentaire entre les deux taxa n'est pas significative, les *Metacervoceros rhenanus* semblent tout de même consommer plus d'herbacées monocotylédones, avec une texture de micro-usure dentaire plus proche de celle des cerfs élaphe actuels mangeurs mixtes de Hemne (caractérisés par des valeurs de complexité basse, d'anisotropie moyenne à forte et d'hétérogénéité de la complexité à 81 cellules peu élevées ; figures 12 et 13, tableaux 18 et 19). Cependant, ce cervidé de taille moyenne n'est représenté que par 4 individus ce qui limite le poids des inférences paléoenvironnementales basées sur son régime alimentaire. Le corollaire du pouvoir de détection de différences alimentaires subtiles entre groupes de la texture de micro-usure dentaire est une importante variabilité interindividuelle des valeurs des paramètres texturaux. Cela implique la nécessité, afin d'effectuer des inférences solides à partir de cet outil, d'inclure un nombre relativement important de spécimens dans les analyses.

Comme mis en évidence plus tôt dans ce chapitre et dans le chapitre 4 (Berlioz, Kostopoulos, et al., 2017), la présence des cervidés plastiques, à savoir à cette période *Eucladoceros ctenoides* et *Metacervoceros rhenanus*, témoigne en réalité non pas de l'occurrence de zones boisées dans l'habitat, mais de la structure végétale d'un habitat. Ici, le signal textural de brouteur à mangeur mixte des cervidés plastiques, abondants à Varshets, est en faveur d'un habitat forestier peu dense, au sein duquel les herbivores ont accès autant à des ressources végétales dicotylédones qu'à une strate herbacée monocotylédone. Le couvert arboré y est plus conséquent que celui de la « forêt-steppe » évoquée par Boev (2016) et Spassov et Crégut-Bonnoure (1999).

En effet, les valeurs des paramètres texturaux de cervidés évoluant dans un habitat de savane (« habitat caractérisé par un couvert arboré suffisamment faible pour permettre la croissance d'une strate herbacée continue et dense, dominées par les herbacées monocotylédones » ; Merceron, Novello, & Scott, 2016) seraient similaires à celles des *Cervus elaphus* de Lugar-Nuevo (chapitres 3 et 4). Ces interprétations sont valables dans la mesure où l'assemblage fossilifère constitue un dépôt homogène.

Dafnero : A Dafnero, les cervidés et les bovidés sont présents en proportion relativement égales. La texture de micro-usure dentaire des deux cervidés plastiques présents à Dafnero, *Eucladoceros ctenoides* et

*Metacervoceros rhenanus*, a été étudiée. Les valeurs obtenues pour *Eucladoceros ctenoides* sont en faveur d'un régime alimentaire de paisseur, mais ceux-ci sont représentés par seulement 3 spécimens. Les *Metacervoceros rhenanus* sont représentés par 6 spécimens. La plupart d'entre eux occupent l'espace écologique des pisseurs, avec une texture de micro-usure dentaire située entre celle des cerfs élaphe actuels de Gaick et de Knyszyńska (figures 12 et 13, annexe 7 a et b, p. a-45 à p. a-57). L'absence de différence texturale significative entre les deux cervidés exclue l'exploitation de niches écologiques différentes.

La texture des micro-usures dentaires de l'ensemble des cervidés est en faveur d'un habitat majoritairement ouvert, composé d'une proportion importante d'herbacées monocotylédones. Ces interprétations ne contredisent pas les interprétations paléoenvironnementales précédentes (Kahlke et al., 2011). Elles témoignent d'un paysage ouvert, sans doute caractérisé par un couvert arboré limité. Toutefois, ces interprétations sont basées sur un nombre réduit d'individus (tableau 2 du chapitre 2, p. 59). Les nouvelles découvertes issues du site de DFN-3, toujours à l'étude, permettront de parfaire notre connaissance du paléoenvironnement de ce gisement.

Senèze : A Senèze, localité caractérisée par l'abondance des cervidés, seuls *Eucladoceros ctenoides* et *Metacervoceros rhenanus* ont fait l'objet d'une analyse de leur texture de micro-usure dentaire. *Eucladoceros ctenoides*, le cervidé le plus abondant du gisement, présente une texture de micro-usure dentaire de paisseur proche de celle des cerfs élaphe actuels de Lugar-Nuevo et Gaick. *Metacervoceros rhenanus* présente une texture de micro-usure dentaire similaire (figures 12 et 13, annexe 7-a et 7-b, p. a-45 à p. a-57). L'homogénéité des valeurs des paramètres texturaux entre les deux cervidés de Senèze témoigne de l'exploitation de la même niche écologique, en faveur d'une quantité non limitante de ressources dans l'habitat.

Le paysage de la localité de Senèze avait précédemment été interprété comme mosaïque, sur la base de l'occurrence d'une grande quantité de cervidés associés à des taxa plus caractéristiques de milieux ouverts (Guérin, 1998). Or, comme précédemment évoqué, les cervidés ne sont en réalité pas strictement inféodés aux habitats boisés. C'est d'autant plus vrai, comme cela a été mis en évidence, pour les cervidés plastiques tels que *Metacervoceros rhenanus* et *Eucladoceros ctenoides*. A Senèze, la texture de micro-usure dentaire de ces deux cervidés témoigne de la consommation d'une alimentation abrasive, en faveur de l'existence d'un habitat ouvert. Comme l'occurrence des cervidés à Senèze constituait l'argument principal en faveur de la présence de zones boisées dans l'habitat, les résultats de l'analyse texturale de ces cervidés remettent en cause les interprétations paléoenvironnementales précédentes et soulignent le caractère



plus ouvert, steppique, du paysage de la localité. Les travaux de Curran (2015 ; 2009) basés sur une approche morphométrique-géométrique de plusieurs éléments postcrâniens d'*Eucladoceros ctenoides* de Senèze ont abouti aux mêmes conclusions.

L'étude de la flore de Senèze à partir de la carotte sédimentaire effectuée sur place en 1965 (Ablin, 1991 ; Elhaï, 1969 ; *vide* Roger et al., 2000) a permis de montrer que le dépôt de Senèze avait eu lieu au cours d'une période d'alternance entre deux types d'assemblages floristiques principaux : l'un correspondant à une forêt de climat tempéré caractérisée par des arbres caducifoliés, thermophiles et l'autre correspondant à un climat plus froid et une végétation steppique caractérisée par la présence d'armoises (*Artemisia*) et de Poaceae. Les résultats de la texture de micro-usure dentaire des cervidés de Senèze sont en faveur d'un dépôt au cours d'une phase steppique, ce qui rejoint les conclusions faites par Elhai (1969) et Roger (2000) lors de sa réévaluation de la datation du site, ainsi que les considérations de Pastre (2015) basées sur l'assemblage faunique. D'autres auteurs au contraire considèrent le gisement de Senèze comme un habitat à la végétation mésothermophile (Delson et al., 2006 ; Nomade et al., 2014) ou en tout cas caractérisé par un climat « pas particulièrement froid » (Guérin, 1998) mais ces interprétations découlent notamment de l'étude de la composition pollinique de coprolithes de hyène, dont la qualité en tant qu'indicateur des paléoenvironnements est discutée (Clot, 1989 *vide* Discamps, 2012), ainsi que du fait que les auteurs considèrent à Senèze l'existence d'un couvert arboré, suggéré par la présence des cervidés. L'assertion selon laquelle l'abondance de cervidés de Senèze « dénote d'un climat tempéré frais à hygrométrie régulière et hivers froids et courts » (M.-F. Bonifay & Brugal, 1996) ne tient pas compte de la diversité écologique connue chez les cervidés actuels. Pour s'en convaincre, il suffit de considérer l'importante dispersion latitudinale des cervidés actuels (Chapman & Chapman, 1980 ; Feldharn et al., 1988 ; Gunn, 2016 ; Henttonen et al., 2011 ; Lovari et al., 2008, 2015) et la diversité des climats sous lesquels ceux-ci sont rencontrés (chapitres 2 et 3). A titre d'exemple, les populations actuelles de cerfs élaphe de la péninsule ibérique (Azorit et al., 2012 ; Bugalho & Milne, 2003) et *a fortiori* du nord de l'Afrique (Hajji et al., 2007) occupent des habitats méditerranéens chauds, caractérisés par une saison estivale sèche et un hiver doux et humide.

Volakas : Dans cette localité seuls les cervidés de taille moyenne *Croizetoceros ramosus* et *Metacervoceros rhenanus* ont pu faire l'objet d'une analyse de leur texture de micro-usure dentaire. Les valeurs des paramètres texturaux des trois spécimens de *Croizetoceros ramosus* semblent exclure l'hypothèse d'un régime alimentaire principalement basé sur la consommation d'essences végétales dicotylédones, sauf si celui-ci, au même titre que le chevreuil, sort du modèle classique d'interprétation des paramètres



texturaux. Cependant, les valeurs de complexité (Asfc) observées chez ces spécimens sont très variables. Le cervidé à l'écologie alimentaire plastique *Metacervoceros rhenanus* présente quant à lui une texture de micro-usure dentaire depaisseur proche de celle des cerfs élaphe s actuels de Lugar-Nuevo et d'Arc-en-Barrois. Il n'existe pas de différence significative de texture entre les deux cervidés considérés ce qui va dans le sens de l'occupation de la même niche écologique et d'une absence de compétition entre les deux taxa.

Sur la base du ratio équilibré entre bovidés et cervidés présents à Volakas, cette localité avait été caractérisée d'habitat mosaïque composé de zones de steppes et de zones plus boisées par Kahlke et al. (2011). Les résultats obtenus ici sont en faveur de la disponibilité de ressources végétales diversifiées et ne contredisent pas les interprétations précédentes. Toutefois, ces interprétations sont basées sur une partie seulement de la faune d'ongulés (les bovidés sont aussi abondants à Volakas que les cervidés), et les effectifs considérés ici sont limités, ce qui réduit le poids des inférences paléoenvironnementales effectuées.

Sesklo : Seuls trois restes dentaires de *Croizetoceros ramosus* de Sesklo ont fait l'objet d'une analyse de la texture de leur micro-usure dentaire. De plus, l'ensemble des cervidés présents à Sesklo (cf. *Croizetoceros ramosus*, cf. *Metacervoceros rhenanus*, cf. *Eucladoceros ctenoides*) ne représente que 8% des ongulés présents (Rivals & Athanassiou, 2008). Ces trois spécimens présentent une texture de micro-usure dentaire typique d'un régime alimentaire caractérisé par l'inclusion d'une grande quantité d'herbacées monocotylédones abrasives, comme observé chez les cerfs élaphe s des Bauges ou de Lugar-Nuevo. Une autre hypothèse serait cependant que *Croizetoceros ramosus* sorte, comme *Capreolus capreolus*, du modèle d'interprétation des paramètres texturaux classique.

Le signal est très homogène à l'échelle de ces trois spécimens, mais l'effectif est trop faible pour s'autoriser des inférences paléoenvironnementales. Ces résultats permettent toutefois, si les résultats obtenus reflètent bien un régime alimentaire depaisseur à mangeur mixte pour *Croizetoceros ramosus*, de remettre en cause l'attribution, pour ces cervidés, à un régime alimentaire brouteur (Rivals & Athanassiou, 2008) (figures 12 et 13, annexe 7-b, p. a-53 à p. a-57).

L'étude de la micro-usure dentaire en 2D de Rivals et Athanassiou (2008), portant également sur trois *Croizetoceros ramosus* (possiblement les mêmes spécimens) débouche sur des conclusions opposées puisque ces auteurs associent à ce taxon un régime alimentaire de brouteur. Ces résultats contrastés pourraient être liés à des biais propres à l'analyse de la micro-usure dentaire en 2D, notamment au fait que l'orientation du faisceau de la source de lumière influence très fortement la visibilité et donc la

proportion de stries et de ponctuations identifiées à la surface de la facette dentaire (DeSantis et al., 2013). Les auteurs ont également étudié le degré d'hypsodontie et la méso-usure dentaire de ce taxon et concluent en un ensemble de caractéristiques dentaires typiques d'un brouteur. Cependant, le degré d'hypsodontie est un outil plus adapté à la détermination du potentiel alimentaire d'une espèce (DeMiguel, Azanza, Cegoñino, Ruiz, & Morales, 2016 ; Famoso, Feranec, & Davis, 2013 ; Heywood, 2010 ; Louys, Ditchfield, Meloro, Elton, & Bishop, 2012) qu'à la détermination de ce que consomme réellement un animal à un moment et dans un lieu donné en fonction de ce qui est disponible dans son habitat et de la plasticité alimentaire que lui autorise son état physiologique. Comme plusieurs auteurs l'ont mis en évidence, les cervidés ont la capacité, dès le Miocène et malgré des couronnes dentaires basses, de consommer une alimentation mixte voire de paisseur (DeMiguel et al., 2010, 2011, 2008, Merceron et al., 2012, 2007 ; Solounias & Moelleken, 1994). D'autre part, la différence de résultats entre l'analyse de texture de micro-usure dentaire et la méso-usure est facilement explicable par le fait que les deux approches couvrent des échelles de temps différentes, de quelques jours à semaines pour la micro-usure dentaire à quelques mois à années pour la méso-usure dentaire (Fortelius & Solounias, 2000). Les interrogations concernant le régime alimentaire de *Croizetoceros ramosus* ne sauraient être résolues par l'augmentation de l'effectif puisque le site n'est plus accessible. En tout état de cause, les résultats obtenus via la texture de micro-usure des trois spécimens de *Croizetoceros ramosus* ne contredisent pas l'interprétation faite par Rivals et Athanassiou (2008) sur la base de l'étude de la méso et de la micro-usure des bovidés, des équidés et des cervidés de la localité de Sesklo d'un habitat prairial.

Slivnitsa : A Slivnitsa, les cervidés représentent une faible proportion des ongulés présents, les bovidés constituant les herbivores majoritaires. Seul un spécimen dentaire appartenant au taxon *Eucladoceros ctenoides* a pu être analysé. Celui-ci présente une texture de micro-usure dentaire de paisseur strict (figures 12 et 13 et annexe 7-b, p. a-53 à a-57). Cependant aucune interprétation paléoenvironnementale ne peut être faite sur la base d'un unique spécimen appartenant à une famille de ruminants peu abondante dans le gisement. Tout au plus, ce résultat nous indique qu'à Slivnitsa, *Eucladoceros ctenoides* avait accès à des herbacées monocotylédones abrasives, au moins au cours des quelques semaines ayant précédé sa mort. Ces résultats, s'ils ne constituent pas en eux-mêmes une base d'interprétations solide, vont dans le sens des précédentes interprétations paléoenvironnementales qui font de Slivnitsa un habitat ouvert, associé à l'épisode de refroidissement Meria (Spassov, 1997, 1998, 2016 ; Spassov & Crégut-Bonnoure, 1999). Aux vues du contexte paléoenvironnemental potentiellement clé de cette localité dans notre compréhension des changements paléoclimatiques de la période, il serait

très intéressant d'effectuer une analyse de la texture de micro-usure dentaire de l'ensemble de la faune d'herbivores de ce site, afin de caractériser au mieux son paléoenvironnement.

Gerakarou : Les cervidés de Gerakarou sont représentés ici par *Eucladoceros ctenoides* et *Croizetoceros ramosus*. La texture des micro-usures dentaires d'*Eucladoceros ctenoides*, taxon plastique caractérisé par un régime alimentaire reflétant la structure de la végétation dans l'habitat, est typique d'un régime alimentaire de mangeur mixte à brouteur (figures 12 et 13). Ses valeurs de paramètres texturaux sont proches de celles des cervidés actuels de la forêt primaire de Białowieża. *Croizetoceros ramosus* est caractérisé par une texture de micro-usure dentaire plus proche des mangeurs mixtes mais la différence de texture de micro-usure dentaire entre les deux taxa n'est pas significative (figures 12 et 13, tableaux 18 et 19, annexe 7-b, p. a-53 à p. a-57).

Gerakarou était jusqu'alors considéré comme un habitat mosaïque aux caractéristiques proches des gisements grecs du Villafranchien moyen. Les deux cervidés, notamment le cervidé plastique *Eucladoceros ctenoides* dont le régime alimentaire reflète la structure de la végétation dans l'habitat, sont caractérisés par un régime alimentaire plus brouteur que dans les gisements grecs du Villafranchien moyen (voir aussi le chapitre 5). Un tel résultat est en faveur d'un couvert arboré plus conséquent à Gerakarou. Ainsi, l'analyse de la texture de micro-usure dentaire des cervidés de cette localité permet d'aborder l'aspect paléoenvironnemental de ce site, peu discuté jusqu'alors.

Krimni : Le matériel de Krimni est rare. Ici, l'unique *Eucladoceros* sp. analysé présente une texture de micro-usure dentaire de paaisseur. Tout au plus, ces résultats permettent d'affirmer que les herbacées monocotylédones constituaient une ressource disponible dans l'habitat, au moins au cours des dernières semaines de la vie de cet animal.

Tsiotra Vryssi : Dans ce gisement mis à jour récemment, peu de cervidés ont été découverts. Les résultats de l'analyse de la texture de micro-usure de quatre *Metacervoceros rhenanus* sont en faveur d'un régime alimentaire mixte dominé par la consommation d'herbacées monocotylédones, proche de celui des cerfs élaphe actuels de Châteauroux ou Augustówka. Ces interprétations sont à considérer avec prudence, l'effectif des cervidés dans la localité étant faible. Ils constituent un premier pas vers une meilleure connaissance du contexte paléoenvironnemental de ce gisement.

Libakos : La texture de micro-usure dentaire des *Dama vallonnetensis* et des cervidés indéterminés de grande taille présents à Libakos est en faveur d'un régime alimentaire de mangeur mixte, signifiant qu'ils consomment à la fois des herbacées monocotylédones et des essences végétales dicotylédones

disponibles dans le milieu. Ces résultats sont comparables à ceux obtenus pour les cerfs élaphe actuels de la forêt ouverte de Paimpont, des forêts mixtes de Lancosme et Châteauroux, ou encore des cerfs de la forêt boréale de Kvinnherad.

L'aspect paléoenvironnemental de Libakos n'avait jusqu'alors pas été abordé. Les résultats obtenus ici sont en faveur de la présence dans le gisement d'essences végétales diversifiées, reflétant l'association d'une strate arborée et de zones plus ouvertes.

Sainzelles : A Sainzelles, les cervidés sont peu abondants. La texture de micro-usure dentaire des *Praemegaceros* indéterminés provenant de Sainzelles, proche de celle des cerfs élaphe actuels de Białowieża, est en faveur d'une alimentation de brouteur riche en essences végétales dicotylédones (figures 12 et 13). Un regard à la distribution des spécimens de *Praemegaceros* indéterminés au sein de la localité de Sainzelles permet de remarquer la vaste gamme de valeurs occupée par les paramètres texturaux de ces spécimens. Cette variabilité du signal évoque la dispersion observée chez les élans actuels de la taïga de Gausdal et les cerfs élaphe actuels de la taïga de Kvinnherad (annexe 7-a et 7-b, p. a-45 à a-57). Elle est le reflet d'une importante diversité de ressources végétales disponibles à Sainzelles.

Cependant, comme discuté précédemment, les résultats des analyses texturales portant sur les représentants du genre *Praemegaceros* semblent en faveur d'un taxon au régime alimentaire de brouteur sélectif, évoquant l'élan actuel. Si tel est le cas, les interprétations paléoenvironnementales basées sur le régime alimentaire de ce taxon sont à relativiser.

Ceyssaguet : Les cervidés et les équidés sont les ongulés les plus abondants à Ceyssaguet 2. La texture de micro-usure dentaire des cervidés *Metacervoceros rhenanus*, *Eucladoceros ctenoides* et *Praemegaceros obscurus* de Ceyssaguet a été analysée. Les trois populations fossiles présentent des valeurs des paramètres texturaux très similaires et typiques d'un régime alimentaire de brouteur ou de mangeur mixte dont la consommation est dominée par les essences végétales dicotylédones. *Eucladoceros ctenoides* et *Metacervoceros rhenanus* présentent des textures proches de celles des cerfs élaphe actuels des forêts de Kvinnherad, Châteauroux et Lancosme (figures 12 et 13 et annexe 7-a et 7-b, p. a-44 à p. a-56). Avec une texture de micro-usure dentaire plus proche de celle des cerfs élaphe actuels de Białowieża, *Praemegaceros obscurus* semble être le cervidé de Ceyssaguet le plus inféodé aux ressources végétales dicotylédones. Il n'existe toutefois pas de différence significative de texture entre ce taxon et les deux autres cervidés. *Metacervoceros rhenanus* présente une hétérogénéité de la complexité à 81 cellules (HAsfc 81) significativement plus élevée qu'*Eucladoceros ctenoides*, ce qui pourrait s'expliquer par un régime alimentaire plus diversifié. La présence à Ceyssaguet d'un nombre important d'espèces de cervidés

ne semble pas entraîner de compétition alimentaire notable entre ceux-ci, puisque leur texture de micro-usure dentaire reflète une alimentation globalement similaire.

La localité de Ceysaguet avait été qualifiée de paysage mosaïque composée de l'association de steppes et de zones plus boisées sur la base de l'analyse de la méso-usure dentaire, de caractères morpho-fonctionnels des cervidés, du contexte lœssique de dépôt ainsi que de l'analyse polliniques de coprolithes de hyènes retrouvés sur le gisement (Argant & Bonifay, 2011 ; Kaiser & Croitor, 2004). Cependant, Clot (1989, *vide* Discamps, 2012) a montré que dans les coprolithes de hyènes, les végétaux de la strate herbacée pouvaient être surreprésentés par rapport à leur réelle abondance dans l'habitat, ce qui peut biaiser les interprétations paléoenvironnementales. Les valeurs des paramètres texturaux obtenues pour l'ensemble des cervidés de Ceysaguet, notamment les cervidés plastiques *Eucladoceros ctenoides* et *Metacervoceros rhenanus*, sont au contraire en faveur d'un couvert arboré conséquent. Cette interprétation du paléoenvironnement de Ceysaguet, qui s'appuie sur un jeu de données conséquent (N *M. rhenanus* = 33 ; N *E. ctenoides* = 58 ; N *P. obscurus* = 16), est en contradiction avec les interprétations paléoenvironnementales d'autres études. En effet, sur la base de l'assemblage faunique dominé par les périssodactyles et du contexte lœssique du dépôt, Bonifay et al. (1989) interprètent Ceysaguet comme un environnement de steppe froide caractérisé par des vents forts. Comme déjà discuté précédemment, l'assemblage faunique ne permet pas une caractérisation fine des paléoenvironnements. La sédimentation lœssique en revanche constitue un bon indicateur d'un contexte périglaciaire (Lambert, 2007). Cela n'exclut pas la possibilité de la présence à Ceysaguet d'un couvert arboré conséquent. Au contraire, Hugenholtz et Wolfe (2010) ont montré dans les rocheuses canadiennes que la présence d'une forêt dense pouvait agir comme un facteur biologique augmentant l'accumulation de lœss.

Dans leur étude portant sur les cervidés de Ceysaguet, Croitor et Bonifay (2001) insistent sur le fait que les bois d'*Eucladoceros ctenoides* retrouvés dans le gisement sont tous des bois de chute. Si l'on s'en réfère au cycle de croissance des bois de la plupart des cervidés actuels (Goss, 1983 ; figure 3 du chapitre 2, p. 21), la chute des bois a lieu au printemps, immédiatement suivie de la croissance d'une nouvelle paire de bois. Kaiser et Croitor (2004), qui estiment que Ceysaguet constitue un habitat prairial froid, avec des zones plus boisées à proximité d'un lac, s'appuient sur la morphologie postcrânienne d'*Eucladoceros ctenoides* pour associer ce taxon à une locomotion de coureur de milieu ouvert. Ils considèrent la méso-usure de 17 spécimens en faveur d'un régime alimentaire de mangeur mixte dominé par la consommation de végétaux abrasifs. Dans un contexte migratoire comme cela semble être le cas pour *Eucladoceros ctenoides* à Ceysaguet, ce qu'obtiennent Kaiser et Croitor (2004) par l'analyse de la méso-usure dentaire

de cette population est un signal composite reflétant les propriétés abrasives du régime alimentaire de ce cervidé sur un temps long à l'échelle de la vie d'un animal (Fortelius & Solounias, 2000). Ainsi, la méso-usure dentaire des *Eucladoceros ctenoides* de Ceysaguet témoignerait non seulement de la consommation d'essences dicotylédones à Ceysaguet, mais également de la consommation de végétaux aux propriétés physiques plus abrasives, ingérés dans les mois voire les années précédant sa fréquentation de la région de Ceysaguet. La texture de micro-usure dentaire en revanche, comme elle est caractérisée par un taux de renouvellement rapide (Teaford & Oyen, 1989), constitue un meilleur indicateur des dernières ressources végétales consommées par un individu avant sa mort, à savoir, pour les cervidés de Ceysaguet, un régime alimentaire qui reflète un habitat forestier.

D'après les bois de *Metacervoceros rhenanus*, retrouvés aussi bien portés sur le crâne des mâles que sous forme de bois de chute (Kaiser & Croitor, 2004), ce taxon au contraire d'*Eucladoceros ctenoides* semble fréquenter la région de manière régulière tout au long de l'année. L'analyse de la méso-usure dentaire de *Metacervoceros rhenanus* (Kaiser & Croitor, 2004) est en faveur de la consommation d'aliments abrasifs, et sa morphologie postcrânienne de l'occupation d'habitats boisés. Le fait que *Metacervoceros rhenanus* soit un taxon plastique, dont le régime puisse varier en fonction de la phénologie végétale annuelle et qu'un plus petit nombre de spécimens soit considéré dans l'analyse de Kaiser et Croitor (N=12 contre 33 dans la présente étude) peut rendre plus complexe l'interprétation de la méso-usure dentaire. En effet celle-ci reflète les propriétés abrasives des aliments consommés sur un temps relativement long (Fortelius & Solounias, 2000). La texture des micro-usures dentaires des *Metacervoceros rhenanus* est plutôt en faveur de la consommation d'essences végétales dicotylédones. Ceci est également soutenu par la texture des micro-usures dentaires des *Praemegaceros obscurus* (N=16) de Ceysaguet. Ainsi, le régime alimentaire des cervidés de Ceysaguet témoigne d'un couvert arboré plus conséquent que précédemment envisagé. Il pourrait s'agir d'un habitat proche des taïgas subarctiques actuelles.

Apollonia : Les cervidés de la localité d'Apollonia appartiennent à deux taxa de grande taille dont les caractéristiques anatomiques sont proches. Les représentants d'*Arvenoceros cf. verestchagini* sont au nombre de 4 tandis que 2 *Praemegaceros pliotarandoides* ont été identifiés. Les autres spécimens sont caractérisés par une grande taille et appartiennent vraisemblablement à l'une ou l'autre de ces deux espèces. La texture des micro-usures dentaires de *A. cf. verestchagini*, de *P. pliotarandoides* et des cervidés indéterminés de grande taille se situent dans la gamme des mangeurs mixtes au même titre que les cerfs élaphe actuels d'Augustówka, Paimpont, Kvinnherad, Hemne, Lancosme ou Châteauroux (figures 12 et 13, annexes 7-a et 7-b, p. a-45 à p. a-57).

La localité d'Apollonia a été interprétée comme une prairie de type savane, humide et froide, sur la base d'une étude cénogrammique et de l'abondance de bovidés, d'équidés et de rhinocéros dans le gisement (Kostopoulos & Koufos, 1998). D'après la texture des micro-usures dentaires des cervidés l'habitat d'Apollonia est caractérisé par un couvert arboré plus conséquent que précédemment envisagé. Toutefois, les cervidés étant peu abondants, et représentés par des taxa qui semblent caractérisés par une faible plasticité alimentaire, il est difficile d'estimer l'abondance du couvert arboré dans l'habitat. Une étude de la texture de micro-usure dentaire de l'ensemble de la faune d'herbivores d'Apollonia permettrait une meilleure représentation du contexte paléoenvironnemental de ce gisement. Cela constituerait également une occasion d'affirmer ou d'infirmer la représentativité paléoenvironnementale de la texture de micro-usure dentaire de *Praemegaceros pliotarandoides*.

En permettant de s'affranchir de l'association classique des cervidés aux habitats forestiers, l'analyse de la texture de micro-usure dentaire des cervidés du Pléistocène inférieur européen a permis d'identifier les types de végétaux disponibles dans les habitats et ainsi de réévaluer les paléoenvironnements de quinze localités du Pléistocène inférieur.

**Tableau 21: Bilan des inférences paléoenvironnementales précédentes et de celles basées sur l'analyse de la texture de la micro-usure dentaire des cervidés du Pléistocène inférieur d'Europe.**

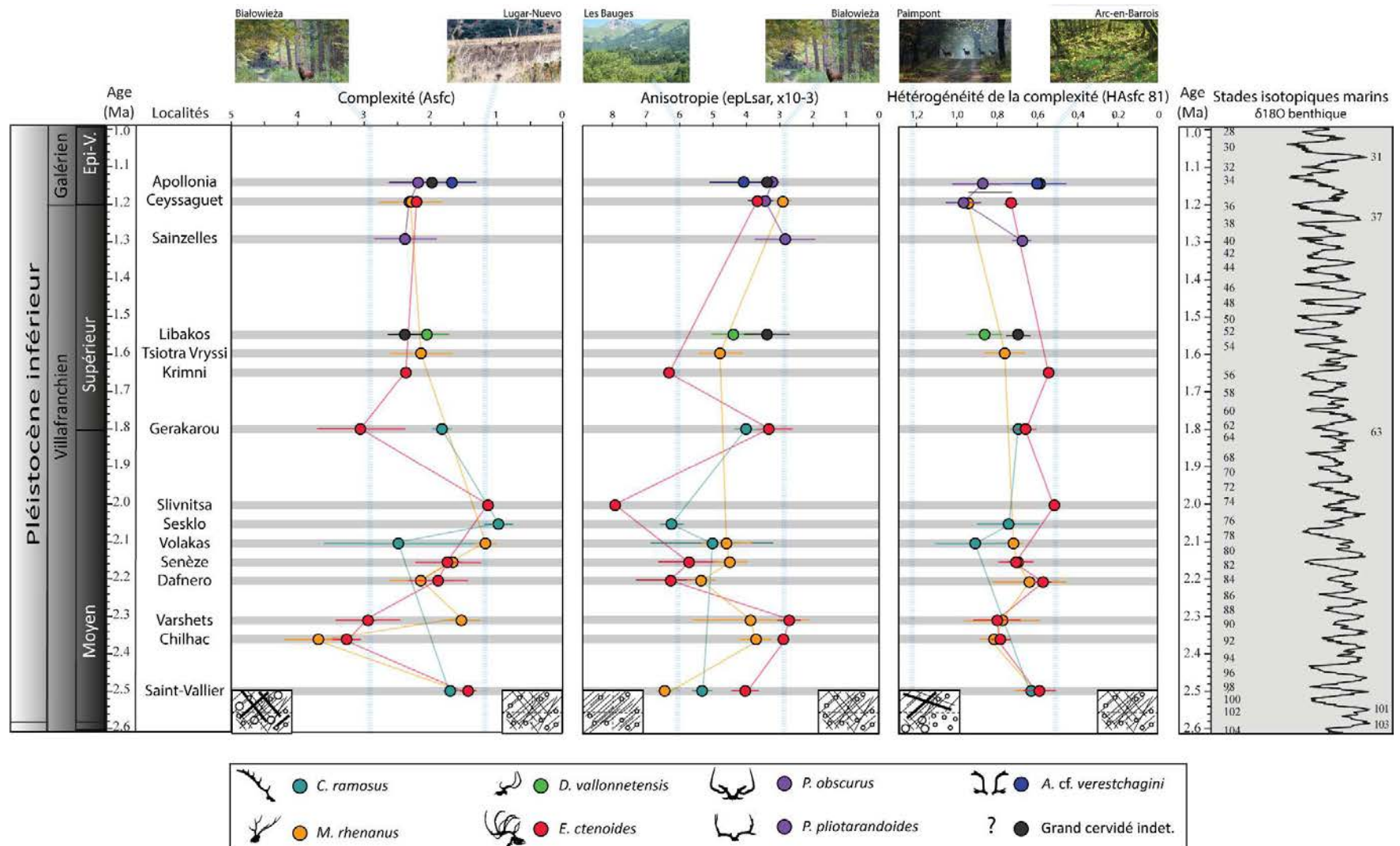
localité	Environnement des cervidés fossiles	
	inférences issues des études précédentes	inférences basées sur les textures de la micro-usure dentaire
Saint-Vallier	paysage mosaïque de steppe et zones boisées, tempéré mais significativement humide (Guérin et al., 2004 ; Argant, 2004 ; Argant et Philippe, 2011) forte saisonnalité avec une saison sèche longue dans un environnement de type plaine au relief marqué de petites dépressions humides (Debard, 2004)	habitat steppique, couvert arboré très limité
Chilhac	couvert arboré significatif (Guérin et al., 2004) proximité d'un point d'eau (Boeuf et Gilbert, 1997 ; Boeuf et Mourer-Chauviré, 1992)	habitat forestier, couvert arboré conséquent
Varshets	existence d'un habitat forestier (Guérin et al., 2004) forêt-steppe (Spassov, 2002, 1997 (Spassov et Crégut-Bonnoure, 1999 ; Boev, 2016)	habitat forestier, couvert arboré conséquent
Dafnero	habitat mosaïque composé de forêts et de zones ouvertes de type savane (Kahlke et al., 2011)	steppe ou steppe boisée
Senèze	climat tempéré frais à hygrométrie régulière et hivers froids et courts (Bonifay et Brugal, 1996) habitat mosaïque, avec des zones de forêt ouverte et de steppes et à proximité d'un point d'eau (Guérin, 1998) période froide (d'après Roger et al., 2000) climat tempéré (Delson et al., 2006 ; Nomade et al., 2014)	habitat steppique, couvert arboré très limité
Volakas	habitat associant de la savane et des zones boisées (Kahlke et al., 2011)	paysage mosaïque (ressources végétales diversifiées)
Sesklo	prairie ouverte (Rivals et Athanassiou, 2008)	ne contredit pas les interprétations paléoenvironnementales précédentes, d'un paysage ouvert (mais N=1)
Slivnitsa	milieu ouvert durant un épisode de refroidissement (Spassov et Crégut-Bonnoure, 1999)	ne contredit pas les interprétations paléoenvironnementales précédentes, d'un paysage ouvert (mais N=1)
Gerakarou	paysage mosaïque (Kahlke et al., 2011)	habitat forestier, couvert arboré conséquent
Krimni	-	en faveur d'un paysage ouvert (mais N=1)
Tsiotra Vryssi	-	en faveur d'un paysage mosaïque (mais N=4)
Libakos	-	paysage mosaïque (ressources végétales diversifiées)
Sainzelles	période tempérée (Bonifay et al., 1989) ou épisode froid et sec (Raynal, 1987 ; Raynal et al., 1996)	<i>Praemegaceros</i> reflète la présence d'un couvert arboré (analyses supplémentaires nécessaires)
Ceyssaguet	climat froid, vents forts et existence d'une végétation steppique (Bonifay, 1986) paysage mosaïque de prairie ouverte et zones plus boisées, sous un climat froid (Kaiser et Croitor, 2004 ; Argant et Bonifay, 2011)	habitat forestier, couvert arboré conséquent
Apollonia	prairie de type savane, climat humide et froid (Kostopoulos et Koufos, 1998)	<i>Praemegaceros</i> reflète la présence d'un couvert arboré (analyses supplémentaires nécessaires)



Quand *Metacervoceros rhenanus* et *Eucladoceros ctenoides* sont présents au sein d'une même localité, les deux cervidés présentent des valeurs de leurs paramètres texturaux similaires. Cela confirme le caractère plastique du régime alimentaire de ces deux cervidés et appuie les interprétations paléoenvironnementales effectuées dans le chapitre 5 sur la base d'*Eucladoceros ctenoides* uniquement. En outre, l'absence de différences importantes de texture de micro-usure dentaire entre populations sympatriques au sein des localités du Pléistocène inférieur est en faveur de l'absence de compétition entre herbivores occupant la même niche écologique.

Dans le chapitre 3 au contraire, les analyses texturales ont permis de souligner chez les cervidés actuels des différences interspécifiques de texture de micro-usure dentaire entre cervidés sympatriques. La compétition interspécifique entre cervidés actuels semble accrue, comme à Lugar-Nuevo et dans les Bauges. Ces résultats pourraient refléter une différenciation des régimes alimentaires des populations sympatriques, résultant en une écologie biaisée par les facteurs anthropiques. En concentrant les populations sur des espaces de superficie réduite, en introduisant ou réintroduisant des espèces et en diminuant la diversité des habitats disponibles pour accueillir la faune sauvage, on risque d'induire une augmentation de la compétition interspécifique pour l'accès aux ressources (Latham, 1999 ; Lovari et al., 2014).





### 6.4.3- Ecologie alimentaire des cervidés et oscillations climatiques du Pléistocène ancien européen

Durant le Pléistocène ancien, caractérisé par une alternance de cycles glaciaires et interglaciaires, plusieurs études ont fait état d'une fluctuation entre des habitats de forêt déciduale durant les épisodes tempérés et d'habitats plus ouverts, de type steppe à *Artemisia* (plante appartenant à la famille des Astraceae, rencontrée en contexte climatique aride [steppes à *Artemisia*] ou semi-aride [forêt-steppe] ; Suc & Popescu, 2005 ; Thompson, 2005) et Poaceae, durant les périodes froides (M.-F. Bonifay & Brugal, 1996 ; Joannin et al., 2007 ; Kahlke et al., 2011 ; Klotz et al., 2006 ; Leroy et al., 2011 ; Popescu et al., 2010 ; Elhaï, 1969 *vide* Roger et al., 2000 ; Suc, 1984 ; Suc & Popescu, 2005). Cette fluctuation est reflétée par les fluctuations de la texture de micro-usure dentaire des cervidés provenant des quinze localités, comme indiqué par l'étude de la texture de micro-usure dentaire d'*Eucladoceros ctenoides* dans le chapitre précédent (chapitre 5 : Berlioz, Kostopoulos, et al., 2017, sous presse). Si les cervidés les plus plastiques constituent de meilleurs indicateurs de ces variations, la texture de micro-usure dentaire des autres taxa vient compléter les interprétations (figure 14) :

A Saint-Vallier, localité datée à environ 2,5 Ma (Nomade et al., 2014), la texture de micro-usure dentaire de *Metacervoceros rhenanus* et celle de *Croizetoceros ramosus* viennent renforcer les interprétations basées sur la texture des micro-usures dentaires d'*Eucladoceros ctenoides* et confirmer l'existence d'un milieu ouvert de prairie ou de steppe. Ces résultats, associés à une sédimentation loessique (Debard, 2004), conduisent à interpréter que la localité de Saint-Vallier se serait déposée durant une période glaciaire (figure 14).

La localité de Chilhac (2,36Ma), située géographiquement non loin de la première (110 km), est séparée de quelques centaines de milliers d'années d'après une réévaluation récente de leurs âges respectifs (Nomade et al., 2014). D'après la texture de micro-usure dentaire des cervidés qui l'occupent, elle est caractérisée par une végétation forestière proche de celle rencontrée actuellement dans la forêt primaire de Białowieża. Cette différence marquée de texture de micro-usure dentaire entre les cervidés des deux localités correspond à un changement drastique de la structure végétale possiblement en réponse à un épisode de réchauffement climatique. Chilhac étant daté radiométriquement à 2,36 Ma, cet épisode de réchauffement pourrait correspondre à l'un ou l'autre des épisodes 92 et 90 identifiés par Lisiecki et Raymo (2005) sur la base de l'étude du  $\delta^{18}\text{O}$  marin benthique (figure 14).

La localité bulgare de Varshets présente un âge proche de celui de Chilhac (Spasov & Crégut-Bonnoure, 1999). Si la différence de texture entre les *Eucladoceros ctenoides* de Chilhac et Varshets est peu visible,

celle-ci est plus nette quand on considère la complexité (Asfc) des *Metacervoceros rhenanus* des deux localités. Les valeurs, plus basses à Varshets, pourraient annoncer le début d'un nouvel épisode de détérioration des conditions climatiques. Toutefois, une telle différence de signal entre les deux localités pourrait également s'expliquer par l'effectif faible de *Metacervoceros rhenanus* à Varshets (N=4) (figure 13, annexe 7-b, p. a-53 à p. a-57).

Les textures de micro-usure dentaire des cervidés des localités de Dafnero (environ 2,2 Ma), Senèze (2,2-2,1 Ma), Volakas (2,1 Ma), Sesklo (2,1-2,0 Ma) et Slivnitsa (2,1-2,0 Ma), suggèrent une proportion croissante d'herbacées monocotylédones dans les régimes alimentaires des cervidés du sud des Balkans (figure 14). Un tel signal semble refléter une détérioration progressive des conditions environnementales, se traduisant par une ouverture des milieux. Cela pourrait correspondre à la mise en place d'un nouvel épisode glaciaire. Toutefois, une telle interprétation est à relativiser aux vues des effectifs, faibles pour certaines localités (tableau 2 du chapitre 2, p. 59). Ainsi, les effectifs d'*Eucladoceros ctenoides* et *Metacervoceros rhenanus* sont réduits à Dafnero, ce qui affaiblit la fiabilité des interprétations paléoenvironnementales et climatiques pour ce gisement. Ils sont en revanche plus importants à Senèze. Le régime alimentaire des *Metacervoceros rhenanus* et *Eucladoceros ctenoides* de Senèze est effectivement en faveur d'un habitat ouvert. Ces résultats, associés à ceux de l'étude pollinique de Elhai (1969), soutiennent l'interprétation selon laquelle Senèze correspondrait à une steppe durant un épisode glaciaire. Comme évoqué dans le chapitre 5 pour *Eucladoceros ctenoides*, la texture des micro-usures dentaires des cervidés de Senèze est très différente de celle des cervidés de Chilhac, malgré le fait que la distance séparant ces deux localités soit particulièrement faible (11 km). C'est bien le témoin d'un changement drastique de la structure de la végétation au cours du temps, reflété par les propriétés physiques des ressources végétales consommées par les cervidés exploitant ces deux localités. De la même manière, *Metacervoceros rhenanus* de Volakas est caractérisé par une texture de sa micro-usure dentaire de paisseur en faveur d'un environnement ouvert en contexte glaciaire. *Croizetoceros ramosus* de cette même localité présente une texture de sa micro-usure dentaire moins claire, mais ce taxon n'est représenté que par 3 spécimens. A Sesklo et Slivnitsa, les effectifs sont trop faibles et les résultats obtenus via d'autres outils manquent pour soutenir des interprétations paléoenvironnementales et paléoclimatiques. Toutefois, la texture des micro-usures dentaires des cervidés de ces deux localités ne permet pas de contredire l'hypothèse d'un habitat ouvert en contexte climatique glaciaire.

A Gerakarou (1,8 Ma environ) en revanche, alors que l'étude de la composition de l'assemblage faunique n'a pas permis de mettre en évidence de différence climatique majeure avec les gisements du Villafranchien moyen (Kostopoulos & Koufos, 1994), les valeurs des paramètres texturaux d'*Eucladoceros*

*ctenoides* et de *Croizetoceros ramosus* témoignent de l'inclusion d'une plus grande proportion de dicotylédones dans l'alimentation de ces cervidés (figure 14). Ces résultats sont en faveur d'un réchauffement climatique et d'un retour à des conditions climatiques plus ayant pour conséquence la mise en place d'un couvert arboré important.

Les localités de Krimni (1,7-1,6 Ma), représentée par un spécimen d'*Eucladoceros ctenoides*, et de Tsiotra Vryssi (environ 1,6 Ma), représentée par quatre *Metacervoceros rhenanus*, présentent des signaux texturaux en faveur d'une réouverture des milieux, associable à un contexte climatique froid, mais les effectifs sont trop réduits pour que ces interprétations soient fiables. A Libakos, les cervidés sont caractérisés par une texture de micro-usure dentaire de mangeur mixte. A ce jour, aucune connaissance n'est disponible concernant la plasticité alimentaire de *Dama vallonnetensis* et du cervidé indéterminé de grande taille présents dans la localité, ce qui limite la puissance des inférences paléoenvironnementales. De plus aucun autre outil de caractérisation paléoenvironnementale ou paléoclimatique n'a été appliqué à la faune de cette localité. Dans ces conditions, il est donc impossible d'associer ce gisement à un évènement glaciaire ou interglaciaire (ou à une transition interglaciaire-glaciaire ou glaciaire-interglaciaire) sur la base de la texture de micro-usure dentaire des cervidés qu'il renferme.

A Sainzelles (1,3 Ma environ) les *Praemegaceros* sont caractérisés par une alimentation diversifiée, comparable à celle observée chez les cervidés actuels occupant des environnements de taïga (Kvinnherad, Målselv, Gausdal : figures 10 et 11 du chapitre 3, respectivement p. 100 et p. 101, annexe 7-a et 7-b, p. a-45 à p. a-57). Ces résultats, associés aux interprétations paléoenvironnementales basées sur l'étude de la stratigraphie du site (Raynal, 1987 ; Raynal et al., 1996), sont en faveur d'un habitat relativement fermé en contexte froid. Toutefois, des études supplémentaires sont nécessaires afin d'estimer la représentativité des valeurs des paramètres texturaux de *Praemegaceros* en termes de structure de la végétation dans l'habitat.

A Ceysaguet (1,2 Ma), la texture des micro-usures dentaires des cervidés occupant la localité est en faveur d'un couvert arboré conséquent. Cette interprétation, associée à la sédimentation lœssique du gisement, est là encore en faveur d'un habitat arboré dans un contexte climatique froid, possiblement proche des taïgas actuelles.

Les cervidés d'Apollonia (1,2-1,1 Ma), enfin, sont caractérisés par une texture de micro-usure dentaire de mangeurs mixtes. Associés aux conclusions de l'étude cénogrammique de Koufos et Kostopoulos (1998), les résultats pourraient être, comme dans les deux gisements précédents, également en faveur d'un habitat froid, comparable aux taïgas actuelles. Toutefois là encore des analyses sont nécessaires afin d'évaluer la représentativité du signal textural de *Praemegaceros* en termes de structure végétale. Ainsi,

les résultats de l'analyse texturale des cervidés provenant des trois localités étudiées les plus récentes semblent indiquer des contextes paléoenvironnementaux et paléoclimatiques proches. Ceci ne reflète pas l'instabilité climatique connue pour caractériser la période épi-Villafranchienne (Kahlke, 2009 ; Kahlke et al., 2011 ; Lisiecki & Raymo, 2005) mais n'est pas incompatible avec le refroidissement important observé à cette période. Afin de mieux comprendre le contexte paléoenvironnemental de ces faunes à un moment clé, puisqu'il s'agit d'une importante période de renouvellement faunique en Europe (Croitor & Kostopoulos, 2004 ; Kahlke et al., 2011 ; Kostopoulos & Koufos, 1994 ; Spassov, 2003), il serait intéressant d'aller plus loin dans la caractérisation de la plasticité alimentaire du genre de cervidé de grande taille *Praemegaceros* et d'élargir ce type d'analyse texturale à un plus grand nombre de taxa.

Les résultats obtenus dans cette partie mettent en évidence la grande capacité de réponse des cervidés du Pléistocène inférieur européen, en particulier *Eucladoceros ctenoides* et *Metacervoceros rhenanus*, aux perturbations climatiques, celle-ci se traduisant par d'importantes modifications de leur régime alimentaire en fonction des ressources disponibles dans l'habitat. Les interprétations faites sur la base de la texture de micro-usure dentaire des cervidés de Gerakarou illustrent bien l'efficacité de cet outil (du moment que le jeu de données considéré est suffisant et qu'une exploration préalable a permis l'identification des taxa présentant une plasticité trophique importante) en comparaison d'autres approches telle que l'étude de l'assemblage faunique d'un gisement pour la caractérisation des paléoenvironnements locaux à une échelle temporelle fine.

## 5.5- CONCLUSIONS

Il s'agit ici de la première étude portant sur l'écologie alimentaire d'herbivores du Pléistocène inférieur européen, à une si large échelle géographique et temporelle. Dans le cadre de ce travail, plusieurs aspects de l'écologie alimentaire des cervidés et de leur message paléoenvironnemental ont pu être discutés.

L'analyse texturale a permis de mettre en évidence une importante diversité des régimes alimentaires des cervidés du Pléistocène inférieur européen, de brouteur à paisseur. Celle-ci est comparable à la diversité rencontrée à l'échelle interspécifique au sein des bovidés africains (Gagnon & Chew, 2000 ; J. R. Scott, 2012) et aux échelles interspécifique et inter-populationnelle chez les cervidés actuels d'Europe (chapitre 3). Ce travail constitue de ce fait une importante remise en cause du paradigme selon lequel il existe une relation directe entre la présence de cervidés dans un habitat et l'existence d'un important couvert arboré. La réalité est plus complexe, puisque ces espèces ont la capacité de se maintenir durablement dans des habitats jugés péri-optimums à la lumière des aires de distribution et des milieux occupés actuellement (chapitre 4).

Une partie des cervidés est en outre caractérisée par une importante flexibilité écologique, comme en témoignent les variations de texture de micro-usure dentaire observées pour plusieurs taxa actuels et fossiles (*Cervus elaphus*, mais également *Metacervoceros rhenanus* et *Eucladoceros ctenoides*). D'autres espèces actuelles et fossiles sont en revanche caractérisées par une plus forte sélectivité (*Alces alces*, *Capreolus capreolus*, ainsi que vraisemblablement *Croizetoceros ramosus* et les représentants du genre *Praemegaceros*). Une forte flexibilité trophique permet à une population d'adapter son alimentation aux ressources disponibles dans l'habitat et aux changements de disponibilité, dans les limites propres à sa physiologie (Gagnon & Chew, 2000 ; Hofmann, 1989 ; Illius & Gordon, 1992 ; Müller et al., 2013). Ainsi, en conséquence de leur plasticité trophique, ce n'est pas l'occurrence de ces cervidés, mais bien les caractéristiques de leur régime alimentaire reflétées par leur texture de micro-usure dentaire, qui constituent un bon indicateur paléoenvironnemental.

A l'image de *Cervus elaphus*, dont le régime alimentaire reflète le type de végétation principal dans l'habitat (Gebert & Verheyden-Tixier, 2001 ; Goffin & De Crombrugge, 1976), la flexibilité trophique d'*Eucladoceros ctenoides* et *Metacervoceros rhenanus* fait de l'étude du régime alimentaire de ces deux cervidés un bon indicateur des paléoenvironnements. De nombreux paléoenvironnements du Pléistocène inférieur sont classiquement considérés sur la base de leurs assemblages fauniques comme des paysages mosaïques, au sein desquels sont associées des zones de steppes dont témoigne l'occurrence des périssodactyles et des bovidés et d'autres plus boisées illustrées par la présence de cervidés dans l'assemblage (tableau 21). En remettant en cause cet argument, l'analyse texturale a permis la réévaluation du contexte paléoenvironnemental d'un certain nombre de localités du Pléistocène inférieur (tableau 21). Plusieurs localités se révèlent caractérisées par un paysage plus ouvert que précédemment considéré (notamment Saint-Vallier et Senèze), alors que la texture de micro-usure dentaire des cervidés d'autres localités reflète l'existence d'un couvert arboré plus conséquent que précédemment envisagé (Gerakarou, Ceysseguet). La caractérisation des paléoenvironnements à une échelle géographique fine permet de mettre en lumière des habitats plus contrastés que précédemment évoqué.

Outre la caractérisation des paléoenvironnements à une échelle locale, la texture des micro-usures dentaires des cervidés du Pléistocène inférieur s'est révélée efficace dans la détection de changements de la structure végétale en lien avec des oscillations climatiques fines, à l'échelle locale. En particulier, les analyses semblent soutenir une ouverture des milieux au Villafranchien moyen. Elles ont également permis la mise en évidence d'importantes modifications de la structure végétale entre Gerakarou et les localités plus anciennes du Villafranchien moyen, induites par un changement climatique et pourtant non



détectées par d'autres approches. Comme le soulignent Montuire et Girard (1998), dans leur article intitulé « Adaptation to environmental changes : communities need more time than species », l'étude de la communauté (si l'attribution écologique des taxa présents se révèle exacte) permet la mise en évidence de l'impact d'évènements climatiques à une échelle géologique, tandis que l'étude des caractéristiques propres aux espèces détecte des évènements à une échelle « écologique ». L'analyse de la texture de micro-usure dentaire des herbivores permet la détection plus rapide d'évènements climatiques encore plus subtils, et souligne le fait que « les espèces ont également besoin de plus de temps que les populations » pour refléter les changements climatiques.

Ainsi, l'étude des réponses adaptatives des taxa herbivores aux oscillations climatiques, révélées par leur texture de micro-usure dentaire s'avère être une approche précieuse pour une compréhension fine du contexte paléoenvironnemental et paléoclimatique d'un gisement. Ceci est d'autant plus vrai dans le cas de sites datés relativement par biochronologie, qui ne peuvent être rapprochés avec certitude d'un évènement de réchauffement ou de refroidissement identifié par le  $\delta^{18}\text{O}$  marin benthique (Lisiecki & Raymo, 2005).

La notion de plasticité n'étant bien sûr pas propre aux cervidés, comme évoqué dans l'introduction de ce chapitre, il est nécessaire d'effectuer une révision de l'écologie alimentaire d'autres taxa fossiles d'herbivores abondants dans les habitats par l'étude de leur texture de micro-usure dentaire, pour une approche plus juste dans le cadre des reconstructions paléoenvironnementales. Ceci permettrait de limiter les inférences actualistes basées sur des conceptions construites sur la base d'un mode de vie actuel des faunes fortement biaisé par le fort impact de l'anthropisation des habitats actuels.

Des résultats obtenus dans le cadre de ce travail, il ressort que le régime alimentaire des cervidés provenant de Chilhac et Sainzelles, deux gisements inclus dans l'analyse et considérés par certains auteurs comme ayant révélé la présence de traces d'activité humaine (brisures, incision et tri des ossements qui témoignent d'une présence humaine à Sainzelles : E. Bonifay et al., 1989, 1989 ; fracture diaphysaires fraîches des os à Ceyssaguet, évoquant une possible origine anthropique : M.-F. Bonifay, 1986 ; Geraads, 1990, 1990 ; galets aménagés de Chilhac : Guth & Chavaillon, 1985 ; Lacombe & Moullé, 2004 ; Mazière, 1986 ; mais voir Raynal et al., 1995) reflète la présence d'un couvert arboré non négligeable. Si ces possibles traces d'activité humaine ne sont pas reconnues par l'ensemble de la communauté (Carbonell et al., 2008 ; Mosquera et al., 2013 ; voir notamment Muttoni et al., 2010), cette hypothèse mérite d'être testée sur des gisements caractérisés par une présence avérée du genre *Homo*.

Le gisement géorgien de Dmanisi (1,77 Ma) est d'un intérêt majeur pour l'étude des origines et de la dispersion du genre *Homo* en Eurasie puisqu'il constitue la plus ancienne occurrence du genre documentée à ce jour hors d'Afrique (Gabunia et al., 2000, 2001 ; Rightmire & Lordkipanidze, 2010 ; Vekua et al., 2002). L'analyse de la texture de micro-usure dentaire de la communauté des cervidés de ce gisement permettrait de tester cette hypothèse et constituerait un réel apport à notre compréhension du contexte paléoenvironnemental favorable à la dispersion du genre *Homo* en Europe.





## CHAPITRE 7 : CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES



## 7.1- CONCLUSIONS

Ce travail de thèse visait à :

- Constituer une base de données de référence de la texture de micro-usure dentaire des cervidés actuels européens à partir de populations sélectionnées dont le régime alimentaire et les conditions environnementales de vie étaient connus. Il s'agissait d'étudier le lien existant entre la texture de micro-usure dentaire des cervidés et plusieurs facteurs environnementaux. Ce travail a permis la mise en place d'un cadre écologique solide pour l'interprétation des valeurs des paramètres texturaux des cervidés fossiles.
- Préciser, via une analyse de leur texture de micro-usure dentaire, l'écologie alimentaire de cervidés fossiles du Pléistocène inférieur d'Europe. Une telle étude se révélait nécessaire puisque cette famille de ruminants est trop souvent et trop strictement associée à la catégorie des consommateurs d'essences dicotylédones occupant des habitats forestiers.
- Effectuer une réévaluation des précédentes interprétations paléoenvironnementales locales des sites fossilifères de cette période, puisque celles-ci sont le plus souvent basées sur l'analyse des assemblages fauniques.
- Discuter de l'apport des indicateurs écologiques utilisés dans cette thèse pour l'étude des espèces fossiles.

### 7.1.1- Cervidés actuels européens : importance des résultats obtenus

La première partie de ce travail a porté sur l'analyse de la texture de la micro-usure dentaire de spécimens provenant de vingt-deux populations appartenant aux cinq espèces de cervidés actuels européens.

#### 7.1.1.1- Diversité des régimes alimentaires chez les cervidés actuels européens

L'analyse de texture a mis en évidence pour les populations actuelles de cervidés une diversité des régimes alimentaires allant de brouteur à pousseur, comparable à celle observée pour les bovidés actuels (Gagnon & Chew, 2000). Ces résultats reflètent la diversité des propriétés physiques des aliments pouvant être consommés par les cervidés. Ils sont en accord avec la littérature abondante traitant des régimes

alimentaires de ces taxa (voir notamment Gebert & Verheyden-Tixier, 2001 ; Geist, 1998 et les références qui y sont citées).

La relation entre végétaux consommés et valeurs des paramètres texturaux des cervidés actuels est en général en accord avec ce qui était attendu pour des taxa herbivores. Ainsi, les valeurs des paramètres texturaux reflètent bien la consommation par les élans d'une grande proportion d'essences dicotylédones. Le signal de mangeur mixte des rennes témoigne de leur opportunisme alimentaire. La texture de micro-usure dentaire des cerfs élaphe occupe l'intégralité de l'espace écologique connu, reflétant ainsi leur importante plasticité alimentaire (Gebert & Verheyden-Tixier, 2001). Le chevreuil en revanche semble dévier du modèle classique, avec une texture de sa micro-usure dentaire typique de mangeur mixte voire paisseur, en désaccord avec les résultats des études portant sur les contenus de panses d'animaux appartenant aux mêmes populations (Cransac et al., 2001 ; Maizeret et al., 1991, 1989 ; Redjadj et al., 2014). Plusieurs causes pouvant expliquer de tels résultats ont été identifiées. Les chevreuils pourraient, en bénéficiant notamment de l'accès aux zones agricoles cultivées, avoir consommé des quantités de graminées et de céréales plus importantes que cela n'a été mis en évidence par les analyses de contenus de panses (Gaare et al., 1977). La poussière consommée, mais surtout la coriacité de certaines dicotylédones constituent également des pistes explicatives. En tout état de cause, afin de mieux comprendre le sens des valeurs des paramètres texturaux obtenus pour les chevreuils, des analyses supplémentaires sont nécessaires (voir les perspectives de recherche).

#### *7.1.1.2- Identification de différences de plasticité trophique au sein des cervidés actuels*

Alors que la dispersion inter-populationnelle des valeurs des paramètres texturaux est relativement réduite pour les élans et les chevreuils, connus pour être des taxa sélectifs à l'écologie alimentaire sténotopique (Hofmann, 1989), elle est beaucoup plus importante entre populations de cerfs élaphe. Cela traduit la forte plasticité alimentaire de ce taxon eurytopique (Gebert & Verheyden-Tixier, 2001).

Les variations de la texture de micro-usure dentaire entre populations de *Cervus elaphus* ont permis de souligner le lien fort existant entre les valeurs des paramètres texturaux et la structure de la végétation majoritaire dans l'habitat.

#### *7.1.1.3- Différences spécifiques et intraspécifiques de la texture de la micro-usure dentaire*

L'analyse de la texture de la micro-usure dentaire des cerfs et daims provenant de deux populations sympatriques du sud de l'Espagne aux régimes alimentaires connus (Azorit et al., 2012) a permis d'étudier les différences de stratégies alimentaires mises en place par ces deux cervidés en réponse à des conditions environnementales péri-optimales. L'analyse des textures reflète des stratégies de subsistance différentes. Alors que l'étude des contenus de panses avait mis en évidence une consommation quantitativement plus importante d'herbacées monocotylédones par le daim, l'analyse de texture permet d'aborder l'aspect qualitatif de cette consommation. En effet, il ressort que le daim pratique tout au long de l'année une sélection des parties les moins fibreuses des plantes et des jeunes pousses nutritives.

Le type de végétaux consommés par le cerf élaphe, en revanche, varie au cours de l'année en fonction des végétaux disponibles ainsi qu'entre mâles et femelles en fonction des variations annuelles de leur physiologies respectives. En particulier, l'analyse texturale a permis de mettre en évidence des différences automnales de régime alimentaire entre mâles et femelles, non visibles via l'étude des contenus de panses. Durant la période estivale, les végétaux consommés par *Cervus elaphus* sont plus riches en fibres que ceux consommés par les daims. Cette différence de stratégie alimentaire entre les deux cervidés est à mettre en lien avec la différence de masse corporelle entre les deux espèces (Hofmann, 1989 ; Illius & Gordon, 1992 ; Müller et al., 2013).

Ainsi, le chapitre 4 (« Deer in an arid habitat : dental microwear textures track feeding adaptability » ) a permis de tester différentes réponses adaptatives mises en œuvre par deux espèces de cervidés pour faire face à une situation de contraintes environnementales qui évoque celles rencontrées par les cervidés lors des épisodes glaciaires du début du Pléistocène ancien (Kahlke et al., 2011 ; Lisiecki & Raymo, 2005).

#### **7.1.1.4- Biais liés à l'actualisme**

L'étude de la texture de la micro-usure dentaire des cervidés actuels a également été l'occasion d'aborder la question de l'impact de la forte anthropisation des habitats dits sauvages d'Europe, sur notre perception de l'écologie des cervidés. L'extermination des prédateurs, la réduction, la fragmentation voire la destruction des habitats, les activités agricoles et notamment sylvicoles ainsi que la simple proximité de l'Homme entraînent des réponses adaptatives de la part de la faune sauvage (Bongi, 2009 ; Hewison et al., 2001 ; Ripple & Beschta, 2004). Ces dernières constituent autant de limites aux inférences paléoenvironnementales basées sur l'actualisme. S'ajoute à cela une vision simpliste de leur écologie (association récurrente des cervidés aux environnements forestiers). Il en résulte des inférences paléoenvironnementales dont la justesse est grandement diminuée.

Cette première partie portant sur les espèces actuelles de cervidés a permis de mettre en évidence la pertinence (mais également les limites) de l'application des analyses texturales pour l'exploration des régimes alimentaires et de la plasticité trophique des cervidés fossiles. La base de données de référence de la texture de la micro-usure dentaire des cervidés actuels européens constitue un cadre bien circonscrit pour l'application de l'analyse texturale aux cervidés du Pléistocène inférieur d'Europe.

### **7.1.2- Portée des résultats obtenus pour les cervidés fossiles**

L'étude du matériel paléontologique a porté sur l'analyse de la texture de micro-usure dentaire de 28 populations fossiles de cervidés, présentes dans 15 localités du Pléistocène inférieur. Celles-ci se situent en Grèce, en Bulgarie et en France. Les spécimens analysés appartiennent à sept espèces de cervidés fossiles identifiés ainsi qu'à plusieurs espèces aux affinités moins bien déterminées.

#### *7.1.2.1- Diversité des régimes alimentaires chez les cervidés du Pléistocène inférieur d'Europe*

L'étude de la texture de la micro-usure dentaire des cervidés fossiles a permis de mettre en évidence une gamme de variation des paramètres texturaux comparable à celle des cervidés actuels européens. Ces résultats indiquent une importante diversité interspécifique et inter-populationnelle des régimes alimentaires. Ainsi, les cervidés du Pléistocène inférieur présentent, en fonction de la population considérée, un régime alimentaire pouvant aller de brouteur de plantes dicotylédones (feuillages de buissons, d'arbrisseaux et/ou herbacées dicotylédones) à pisseur (consommateurs d'herbacées monocotylédones). Il est frappant de constater qu'au sein des quinze localités considérées ici, nombreuses sont les populations de cervidés présentant des valeurs de paramètres texturaux témoignant d'un régime alimentaire de pisseur ou de mangeur mixte consommateur d'herbacées monocotylédones.

Ces résultats vont à l'encontre de la représentation classique des cervidés fossiles comme indicateurs de milieux forestiers et soulignent l'apport de l'analyse de la texture de micro-usure dentaire des cervidés fossiles dans le cadre des reconstructions des régimes alimentaires d'espèces éteintes. Ils remettent en cause l'utilisation de la simple occurrence de ces taxa comme indicateurs fiables des paléoenvironnements.

#### *7.1.2.2- Plasticité alimentaire des cervidés fossiles européens*

Les différences de texture de micro-usure dentaire entre populations de cervidés appartenant à un même taxon ont permis de souligner, de la même manière que chez les formes actuelles, des différences de plasticité alimentaire entre les cervidés fossiles.

Deux des cervidés étudiés, *Eucladoceros ctenoides* et le cervidé de taille moyenne *Metacervoceros rhenanus*, sont caractérisés par une large gamme de régime alimentaire, témoignant d'une importante plasticité trophique, à l'image du cerf élaphe actuel. Celle-ci est liée à des caractéristiques digestives leur permettant autant la consommation d'essences végétales dicotylédones nutritives que de végétaux plus fibreux et riches en cellulose en fonction de la disponibilité dans le milieu (Gagnon & Chew, 2000 ; Hofmann, 1989 ; Illius & Gordon, 1992 ; Müller et al., 2013).

Le cervidé de petite taille *Croizetoceros ramosus* semble plus inféodé à la consommation d'herbacées monocotylédones. Toutefois, il est souvent représenté par des effectifs faibles. A Saint-Vallier, les cervidés plastiques *Eucladoceros ctenoides* et *Metacervoceros rhenanus* ont une alimentation à base d'herbacées monocotylédones indiquant un habitat ouvert, ce qui pourrait expliquer la texture de micro-usure dentaire de *C. ramosus*. Enfin à Gerakarou, ce taxon présente un signal de mangeur mixte dans un environnement caractérisé par la présence d'un couvert arboré d'après la texture de micro-usure dentaire d'*Eucladoceros ctenoides*. L'étude d'un plus grand nombre de gisements dans lequel *Croizetoceros ramosus* est associé à *Eucladoceros ctenoides* et/ou *Metacervoceros rhenanus*, permettrait de statuer sur l'influence relative de la sélectivité alimentaire et des caractéristiques paléoenvironnementales sur le régime alimentaire de cette espèce à Gerakarou, Saint-Vallier, Sesklo et Volakas.

La texture de micro-usure dentaire des trois populations de *Praemegaceros* étudiées indique un régime alimentaire brouteur ou de mangeur mixte consommateur d'essences dicotylédones. L'analyse texturale d'un plus grand nombre de populations, associées à des taxa à la plasticité alimentaire avérée permettrait d'identifier lequel des facteurs intrinsèques de sélectivité alimentaire et extrinsèque lié au contexte paléoenvironnemental et à la compétition permet de mieux expliquer la texture de micro-usure dentaire des *Praemegaceros* étudiés ici.

### ***7.1.2.3- La texture de micro-usure dentaire des espèces eurytopiques : indicateur incontournable des caractéristiques paléoenvironnementales et marqueur des oscillations climatiques :***

Le régime alimentaire des cervidés sténotopiques témoigne de la présence dans l'habitat des ressources alimentaires qu'ils sélectionnent, celles-ci pouvant être peu abondantes (comme c'est le cas pour le daim



; Jackson, 1977 ; Nugent, 1990). Au contraire, le régime alimentaire des taxa plastiques *Eucladoceros ctenoides* et *Metacervoceros rhenanus* constitue un bon marqueur du type de végétation le plus abondant. La caractérisation du régime alimentaire de ces deux cervidés via leur analyse texturale constitue donc un indicateur indispensable à la reconstruction des paléoenvironnements à une échelle locale.

Les variations de la texture de micro-usure dentaire à des échelles géographique, taxinomique et temporelle fines, permettent l'identification de réponses adaptatives du régime alimentaire des cervidés plastiques à des variations subtiles de la structure végétale des habitats, en lien avec des oscillations climatiques modérées. L'analyse de la texture de micro-usure dentaire constitue dans ce cas un avantage par rapport à d'autres approches, telles que l'étude des assemblages fauniques. En effet, cette dernière détecte les variations climatiques d'ampleur plus importante, entraînant des modifications morpho-anatomiques (par exemple des variations de masse corporelle ; Mazza & Bertini, 2013), de migrations ou d'extinctions des taxa incapables de supporter des changements climatiques d'amplitude plus forte.

Dans ce travail, les résultats obtenus remettent en cause notre vision des paléoenvironnements des quinze sites considérés et sont en faveur de différences plus nettes entre localités. En effet, les cervidés, même lorsque ceux-ci ne sont pas très abondants dans un assemblage faunique, sont très souvent utilisés comme unique argument en faveur de l'existence d'un couvert arboré. Les cervidés constituant une famille d'ongulés courante au Pléistocène inférieur, un tel raisonnement conduit à considérer la végétation de la plupart des gisements comme mosaïque. L'analyse texturale, en mettant au contraire en lumière la diversité des régimes alimentaires et la plasticité trophique des cervidés du Pléistocène inférieur, permet de remettre en cause ce paradigme. Il en résulte une vision modifiée des paléoenvironnements de cette période, qui se révèlent plus diversifiés que précédemment évoqué.

Les localités de Saint-Vallier, de Dafnero, de Senèze et de Volakas se révèlent caractérisés par une strate herbacée plus omniprésente que précédemment évoqué. Cela s'explique par le fait que les cervidés n'y sont en réalité pas des consommateurs stricts d'essences végétales dicotylédones. A l'inverse, les localités de Varshets, de Gerakarou, de Sainzelles, de Ceyssaguet et d'Apollonia semblent caractérisés par un couvert arboré plus conséquent que précédemment envisagé. A Varshets, *Metacervoceros rhenanus* et *Eucladoceros ctenoides* sont caractérisés par une alimentation de brouteur, indicatrice d'une végétation à dominante forestière. A Gerakarou, alors que l'assemblage faunique n'est pas en faveur de modifications environnementales importantes par rapport aux localités plus anciennes, *Eucladoceros ctenoides* y est caractérisé par un régime alimentaire de brouteur, indiquant là encore un couvert arboré conséquent. A Sainzelles, Ceyssaguet et Apollonia, le régime alimentaire brouteur des *Praemegaceros* indique

nécessairement la présence d'un couvert arboré alors que les études précédentes concluent en un paysage de prairie ouverte. L'abondance de ce couvert arboré reste à établir.

Le gisement de Chilhac constitue une exception, puisqu'il avait été interprété comme un habitat forestier sur la base de l'abondance des cervidés, ce que corrobore l'analyse de texture. Enfin, la texture de micro-usure dentaire des cervidés de Tsiotra Vryssi et Libakos permet un premier pas vers la caractérisation de ces paléoenvironnements pour lesquels cet aspect avait jusqu'alors été peu discuté.

## **7.2- PERSPECTIVES**

### **7.2.1- Aspect méthodologique**

#### *7.2.1.1- Développements statistiques*

Outre l'intérêt d'effectuer des analyses discriminantes afin de mettre en place un modèle intégratif basé sur les *Cervus elaphus* actuels, dans lequel les cervidés fossiles seraient secondairement intégrés, il semble nécessaire d'évaluer l'importance du biais lié à de faibles effectifs et d'identifier le nombre minimum d'individus permettant des inférences paléoenvironnementales fiables. Ainsi, à partir de populations de cerfs élaphe provenant de différents types d'habitats et caractérisées par des effectifs importants, il faudrait effectuer des séries d'échantillonnage aléatoires (jackknife ou bootstrap) d'un nombre croissant de spécimens pour déterminer quel nombre minimum d'individus permet d'effectuer raisonnablement des inférences paléoenvironnementales.

#### *7.2.1.2- Approfondissement du modèle*

Dans le chapitre 3 (« Plasticité alimentaire des cervidés actuels européens »), le lien a été établi entre la texture de micro-usure dentaire et le type de végétation à l'échelle du massif forestier ou de la plaine à partir des informations disponibles dans la littérature. Cependant, la structure végétale à cette échelle géographique représente imparfaitement le territoire réellement exploité par les cervidés étudiés. De plus, la texture de la micro-usure dentaire de tous les cervidés ne représente pas la même échelle spatiale, puisque ces espèces sont caractérisées par des espaces vitaux de superficies différentes. En outre, comme cela a été discuté dans le chapitre 2, (« Matériels et Méthode ») la taille de l'espace vital évolue au cours des saisons, en fonction du sexe et des besoins physiologiques annuels des animaux. L'espace vital peut

également se déplacer latitudinalement ou longitudinalement dans le cas des espèces migratrices. A titre d'exemple et comme cela a été discuté dans le chapitre 2, le chevreuil occupe et exploite un habitat de petite taille en comparaison de celui du cerf élaphe (10-100 ha pour le chevreuil : Geist, 1998 ; 60-400 ha chez le cerf élaphe, en fonction du sexe et de la saison considérés : Georgii, 1980 ; Georgii & Schröder, 1983). De ce fait, la définition du caractère « local » de l'information environnementale obtenue via les analyses texturales est différente en fonction de l'espèce considérée.

La mise en place d'analyses de SIG (Système d'Information Géographique ; Koy, McShea, Leimgruber, Haack, & Aung, 2005 ; Radeloff, Pidgeon, & Hostert, 1999) considérant les caractéristiques fines de la composition du sol (la nature du substrat influençant la nature des particules terrigènes ingérées avec la nourriture) et de la structure de la végétation (notamment la distribution du couvert arboré) et prenant en compte les zones favorisées et les déplacements saisonniers de cervidés actuels de différentes espèces équipés de colliers GPS, permettrait d'aborder cet aspect. Une telle approche serait l'occasion de déterminer avec plus de précision le caractère « local » des analyses texturales. Cela permettrait également une caractérisation à une plus fine échelle du lien entre la structure végétale, les zones de l'habitat exploitées et la texture de la micro-usure dentaire. L'établissement, à partir des taxa actuels, de modèles alliant la texture de micro-usure dentaire et la structure de la végétation permettrait par la suite d'effectuer des inférences plus fines concernant l'écologie alimentaire des cervidés fossiles et les paléoenvironnements.

### 7.2.1.3- *Capreolus capreolus*

Les résultats obtenus pour les trois populations de *Capreolus capreolus* étudiées contrastent nettement avec la texture de micro-usure dentaire attendue pour un cervidé caractérisé par un régime alimentaire de brouteur sélectif (Hofmann, 1989). Les trois populations étudiées sont caractérisées par des valeurs de paramètres texturaux de mangeur mixte voire de pisseur. Plusieurs hypothèses ont été envisagées afin d'expliquer un tel signal :

- Les chevreuils pourraient fréquenter des habitats ouverts, notamment les zones agricoles cultivées, au sein desquelles ils pourraient consommer plus d'herbacées monocotylédones que précédemment envisagé (mais voir Drucker et al., 2008 ; Nilsen et al., 2009),
- La quantité de poussière ingérée constitue une autre piste à explorer (mais voir Merceron, Ramdarshan, et al., 2016),
- La consommation par les chevreuils d'aliments aux propriétés physiques particulières constitue à mes yeux l'hypothèse la plus vraisemblable. Les trois populations de chevreuils étudiées étant caractérisées par des valeurs de leurs paramètres texturaux similaires, la catégorie d'aliment responsable doit nécessairement constituer une composante relativement commune du régime alimentaire de ce taxon. L'ingestion de feuilles tendres et de végétaux peu lignifiés produisant peu de stigmates sur les facettes dentaires pourrait induire une surreprésentation des marques laissées par la consommation d'herbacées monocotylédones et ainsi expliquer le signal observé.

A l'inverse des chevreuils, les populations de cerfs élaphe, de daims, de rennes et d'élan étudiés dans le cadre de ce travail sont caractérisées par des valeurs de leurs paramètres texturaux qui concordent avec les informations disponibles concernant leur régime alimentaire respectif. Plus largement à l'échelle des herbivores actuels, l'analyse de texture de la micro-usure dentaire (DMTA) couplée à une analyse fractale multi-échelle (SSFA) s'est révélée efficace à de maintes reprises pour caractériser le régime alimentaire d'espèces actuelles aux régimes alimentaires par ailleurs connus (Bignon-Lau et al., 2017 ; Merceron, Ramdarshan, et al., 2016 ; Merceron et al., 2014 ; Ramdarshan et al., 2016 ; voir par exemple : J. R. Scott, 2012). Le chevreuil constituant un cas isolé à l'échelle des herbivores, les résultats obtenus ne remettent pas en cause le lien existant entre la texture de la micro-usure dentaire et le régime alimentaire des herbivores.

Plusieurs études permettraient de mieux comprendre le sens des résultats obtenus pour les chevreuils :

Dans un premier temps, il serait intéressant de calculer les valeurs des paramètres ISO utilisés dans le cadre de l'approche DMTA-STA (« Surface texture analysis »). Ceci permettrait de savoir si cette seconde méthode permet une meilleure compréhension des résultats obtenus via l'approche DMTA SSFA.

Il faudrait également mettre en place une étude *in vivo* sur des populations de ruminants en captivité et en particulier les chevreuils. L'installation expérimentale de Gardouch (centre INRA de Toulouse Midi-Pyrénées), constituerait un site d'expérimentation idéal. Au sein d'un tel site, il serait possible de mettre en place une étude approfondie et multi-approches du régime alimentaire du chevreuil au cours de l'année. L'observation directe des végétaux consommés par les chevreuils tout au long de l'année permettrait d'identifier les zones de nourrissage fréquentées et de caractériser les stratégies de sélection alimentaire employées (sélection des jeunes pousses ou des parties matures, proximité du sol, consommation préférentielle des feuilles, des tiges, des parties lignifiées, etc.). Couplée à une analyse de DNA barcoding des fèces et des contenus stomachaux des individus (Valentini, Miquel, et al., 2009 ; Valentini, Pompanon, & Taberlet, 2009), elle permettrait d'identifier la consommation de végétaux rapidement digérés, sous-évalués voire non identifiables dans les analyses histologiques de contenus de panse (Gaare et al., 1977). Les végétaux et parties de végétaux ainsi identifiés pourraient être récoltés à plusieurs périodes de l'année, identifiées en fonction du stade de développement des plantes et des variations climatiques à l'échelle locale (période de sécheresse, fortes pluies, périodes d'ensoleillement contrastées...). Des mesures des propriétés mécaniques des plantes consommées (Venkataraman et al., 2014) et de la composition en phytolithes (Merceron, Novello, et al., 2016) permettraient d'aller plus loin dans la caractérisation des propriétés physiques des aliments consommés. Les résultats de ces analyses, confrontés aux valeurs des paramètres texturaux, permettraient de mieux comprendre le sens des résultats obtenus pour les chevreuils étudiés ici.

A la lumière d'une telle étude, le développement de nouveaux outils analytiques susceptibles de mieux discriminer les surfaces texturales d'individus consommant les aliments ainsi identifiés, permettrait d'aller plus loin dans la caractérisation du lien existant entre régime alimentaire et analyse de texture. C'est l'objectif de la collaboration actuelle mise en place entre les membres de l'équipe de l'ANR trident (PI : Gildas Merceron) et ceux de l'institut P' (CNRS - Université de Poitiers – ISAE-ENSMA - UPR 3346 (Francisco et al., 2016 ; Francisco et al., en révision). De tels développements sont fondamentaux afin de limiter les biais d'interprétation dans le cadre de l'analyse de la texture de la micro-usure dentaire de taxa fossiles.

Dans le cadre de la présente étude, le taxon de petite taille *Croizetoceros ramosus* (50-55 kg ; Croitor, 2014) présente une texture de micro-usure dentaire de cervidé inféodé à la consommation d'herbacées

monocotylédones. Or une petite masse corporelle implique un temps plus court de rétention des aliments dans le rumen, dont découle la nécessité de consommer des aliments de haute qualité nutritive (Hofmann, 1989 ; Illius & Gordon, 1992 ; Müller et al., 2013). Les avancées dans la compréhension de la texture de micro-usure dentaire de *Capreolus capreolus* permettraient de statuer sur les causes d'un tel signal chez ce cervidé fossile.

## 7.2.2- Aspects paléoécologique et paléoenvironnemental

### 7.2.2.1- *Eucladoceros ctenoides* : un taxon migrateur ?

A Ceysaguet, Croitor et Bonifay (2001) ont remarqué que les mâles de ce taxon n'étaient représentés que par des crânes ayant perdu leurs bois ou par des bois de chute. Cela semble indiquer une fréquentation printanière du site et possiblement un comportement migratoire. L'analyse, en géochimie isotopique, du ratio  $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$  permet de tester ces hypothèses, si le contexte géologique régional y est favorable. En effet, le  $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$  est détectable dans les tissus d'un animal et reflète le  $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$  des aliments consommés, qui lui-même reflète celui du sol et de la roche mère à une échelle locale (Hoppe & Koch, 2007 ; Price et al., 2017). Lorsqu'il existe des différences de ce ratio isotopique au niveau du sol à une échelle géographique régionale, une analyse isotopique incluant la variation du signal dans les tissus dentaires des ongulés permet de mettre en évidence des mouvements migratoires entre régions caractérisées par des  $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$  différents. Le gisement de Ceysaguet est caractérisé par une abondance de fossiles de cervidés. L'analyse du ratio isotopique  $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$  pourrait permettre la mise en évidence de mouvements migratoires pour *Eucladoceros ctenoides*. On s'attend en revanche à un signal plus stable pour *Metacervoceros rhenanus*, qui semble, d'après les bois retrouvés, fréquenter la région de Ceysaguet tout au long de l'année (occurrence de bois de chute et bois de massacre ; Croitor & Bonifay, 2001). Les résultats d'une telle étude permettraient d'en apprendre davantage sur l'écologie de ces deux taxa. La mise en évidence d'un comportement migratoire chez *Eucladoceros ctenoides* aurait des implications sur le sens des interprétations paléoenvironnementales basées sur ce taxon.

### 7.2.2.2- Approche intégrative pour la reconstitution des paléoenvironnements

L'analyse de la texture de la micro-usure dentaire des herbivores permet de déterminer le régime alimentaire des taxa fossiles, de caractériser les (paléo)environnements et d'explorer le partage des niches écologiques au sein de la communauté d'herbivores. Les analyses de géochimie isotopique permettent d'explorer des questions de température annuelle et de saisonnalité (ratio isotopique  $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ ), de migration (ratio isotopique  $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ ) et de partage des ressources au sein d'une communauté animale (ratios isotopiques  $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ ,  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  et  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ) (Bernard et al., 2009 ; Feranec & MacFadden, 2006 ; Hoppe, 2006 ; Hoppe & Koch, 2007 ; Lee-Thorp & Sponheimer, 2015 ; Palmqvist et al., 2003 ; Tütken, Furrer, & Vennemann, 2007 ; Tütken, Vennemann, Janz, & Heizmann, 2006 ; Zazzo et al., 2010). La mise en œuvre d'une étude impliquant ces deux approches permettrait de préciser et de renforcer les interprétations paléoenvironnementales et paléoécologiques effectuées dans le cadre de ma thèse.

Les gisements français de Saint-Vallier (2,5 Ma ; Nomade et al., 2014) et Senèze (2,2-2,1 Ma ; Nomade et al., 2014) constituent des localités de référence respectivement pour les Villafranchiens moyen et supérieur de par leur richesse et l'abondance de leurs registres fossiles en mammifères respectifs. Ces deux localités sont classiquement interprétées sur la base des assemblages fauniques comme des habitats mosaïques caractérisés par la présence de zones de steppes et d'autres zones plus boisées (Guérin, 1998 ; Guérin et al., 2004). L'analyse texturale des cervidés de ces deux sites a permis de montrer qu'il s'agissait en réalité d'habitats plus ouverts. Les études isotopiques permettant de préciser le régime alimentaire ( $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$ ), les conditions climatiques ( $\delta^{18}\text{O}$ ) ou encore les déplacements migrateurs ( $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ ) différentiels des espèces permettraient d'en apprendre davantage sur ces deux sites de référence. En particulier, elle permettrait d'explorer les variations climatiques saisonnières, d'estimer la température moyenne annuelle et d'étudier l'écologie de ces deux communautés d'herbivores ainsi que le partage des ressources. Une telle étude serait en outre l'occasion d'affiner notre connaissance de l'écologie alimentaire de *Croizetoceros ramosus*, une espèce pour laquelle des questions subsistent à l'issue de cette thèse. Enfin, cela permettrait de tester l'hypothèse, si la géologie locale le permet, d'un comportement migratoire pour *Eucladoceros ctenoides*. La comparaison des résultats obtenus via la géochimie isotopique et via l'analyse de la texture de la micro-usure dentaire de ces herbivores permettrait d'atteindre un meilleur niveau de compréhension du contexte paléoenvironnemental de ces deux gisements de référence du Pléistocène inférieur d'Europe.

### 7.2.2.3- Les cervidés : une fenêtre sur les paléoenvironnements

Il ressort de la présente étude que les cervidés fossiles étudiés, de la même manière que les cervidés actuels, ne sont pas tous caractérisés par une plasticité alimentaire importante. Les taxa sténotopiques ne permettent pas de reconstituer avec fiabilité les paléoenvironnements. C'est notamment le cas semble-t-il, du cervidé de grande taille *Praemegaceros*, présent à Sainzelles, Ceyssegues et Apollonia. Or une meilleure caractérisation des paléoenvironnements de ces trois localités est fondamentale puisqu'il s'agit de localités importantes, témoignant des changements fauniques ayant cours en Europe à la transition entre Villafranchien supérieur et épi-Villafranchien. Cette période est caractérisée par une importante instabilité climatique et des fluctuations considérables des températures (Kahlke et al., 2011 ; Lisiecki & Raymo, 2005). Dans ce contexte et en l'absence de cervidés clairement plastiques, l'analyse de la texture de la micro-usure dentaire des autres herbivores présents dans ces trois gisements, notamment des bovidés, permettrait d'affiner nos connaissances concernant le contexte paléoenvironnemental de ces sites.

A l'inverse des cervidés, l'abondance de bovidés dans un gisement est classiquement interprétée comme le témoin de l'ouverture du milieu. Cependant, au sein des bovidés actuels, il existe une grande diversité interspécifique des régimes alimentaires, allant de consommateurs stricts de graminées à brouteurs (Cerling, Harris, & Passey, 2003 ; c'est le cas des bovidés africains : Gagnon & Chew, 2000 ; dont la diversité des régimes alimentaires a été mise en lien avec des différences significatives de leur texture de micro-usure dentaire : J. R. Scott, 2012). A titre d'exemple, les espèces actuelles du genre *Gazella* sont caractérisées par un régime alimentaire de mangeur mixte alors que les *Tragelaphus* présentent, en fonction de l'espèce considérée, un régime alimentaire de mangeur mixte à brouteur (Gagnon & Chew, 2000). Au sein des bovidés, il existe également des espèces capables d'une certaine plasticité alimentaire. Cela a notamment été mis en évidence pour l'espèce refuge *Bison bonasus*. Ce bovidé initialement inféodé aux habitats caractérisés par une strate herbacée omniprésente s'est secondairement retranché dans des habitats forestiers après le dernier épisode glaciaire, vraisemblablement sous la pression anthropique (Bocherens et al., 2015 ; Kerley et al., 2012 ; Merceron et al., 2014). La plasticité alimentaire de certains bovidés fossiles a toutefois été mise en évidence par plusieurs études portant sur l'analyse de la micro-usure dentaire en 2D (Rivals & Lister, 2016 ; Rivals & Semperebon, 2011).

L'application d'analyses texturales à l'ensemble des herbivores d'un gisement permettrait d'acquérir une vision plus globale de la structure de la végétation dans l'habitat, ainsi que d'aborder des aspects



écologiques tels que le partage de niches écologiques ou la compétition pour les ressources à l'échelle de la communauté d'herbivores.

### **7.2.3- Texture de la micro-usure dentaire des cervidés : apport aux reconstructions paléoenvironnementales de gisements à Homininés**

Dmanisi (1,77 Ma), en Géorgie, est une localité du début du Villafranchien supérieur, contemporaine du gisement de Gerakarou étudié ici. Elle partage avec les gisements européens de cette période de nombreuses similitudes fauniques (Lordkipanidze et al., 2007). A Dmanisi ont été mis à jour les plus anciens restes crânio-dentaires et postcrâniens de plusieurs spécimens du genre *Homo* hors d'Afrique (Gabunia et al., 2000, 2001). Ceux-ci sont associés à de nombreux outils taillés et à une faune riche (Gabunia et al., 2000 ; Lordkipanidze et al., 2007 ; Rightmire & Lordkipanidze, 2010 ; Vekua et al., 2002). La reconstitution du contexte paléoclimatique et paléoenvironnemental du site de Dmanisi a déjà fait l'objet de plusieurs études (Blain, Agustí, Lordkipanidze, Rook, & Delfino, 2014 ; Furió, Agustí, Mouskhelishvili, Sanisidro, & Santos-Cubedo, 2010 ; Gabunia et al., 2000 ; Lordkipanidze et al., 2007 ; Messenger, Lordkipanidze, Delhon, & Ferring, 2010 ; Messenger, Lordkipanidze, Kvavadze, Ferring, & Voinchet, 2010). Celles-ci concluent en un paléoclimat méditerranéen chaud et sec dans un environnement mosaïque similaire aux savanes africaines modernes. Un tel contexte paléoenvironnemental est en accord avec l'hypothèse classique selon laquelle les premiers représentants du genre *Homo* fréquentaient des habitats proches de ceux occupés en Afrique (mais voir Belmaker & O'Brien, 2017 ; Finlayson et al., 2011 ; Koufos & Kostopoulos, 2016 ; Leroy et al., 2011). Cependant, un certain nombre des interprétations paléoenvironnementales sont basées sur l'étude des assemblages fauniques. L'analyse des textures de la micro-usure dentaire pour l'étude de la communauté d'herbivores permettrait la caractérisation de l'écologie alimentaire à l'échelle de la guildes des herbivores, ainsi que d'aborder les interactions écologiques au sein de cette guildes (i. e. partage des niches, compétition). Il s'agirait également d'une opportunité de nuancer les interprétations paléoenvironnementales basées sur la seule occurrence des espèces et ainsi d'accéder à une meilleure connaissance du paléoenvironnement de ce gisement d'exception.

Une telle étude permettrait finalement de préciser un modèle de niche pour la présence du genre *Homo* hors des habitats africains durant cette période de dispersion. La comparaison des résultats obtenus à Dmanisi avec ceux d'autres sites contemporains, notamment les sites de la vallée de l'Omo (assemblage fossile Plio-Pléistocène riche et continu entre ca. 3,6 et 1,05 Ma ; Boisserie et al., 2008), mais également les sites européens au sein desquels la présence du genre *Homo* est avérée (Orce en Espagne : Barranco

León et Fuente Nueva 3 : 1,77 – 0,78 ; Arribas & Palmqvist, 1998 ; Pirro Nord en Italie : ~ 1 Ma ; Arzarello et al., 2007 ; Atapuerca en Espagne : Sima del Elefante : 1,5-0,8 Ma ; Gran Dolina : 0,99-0,78 Ma ; Carbonell et al., 2008 ; notamment Kozarnika en Bulgarie, 1,6-1,0 Ma ; Guadelli et al., 2005 ; mais voir pour les commentaires sur l'âge du gisement : Ivanova, 2016 ; Mosquera et al., 2013 ; Muttoni et al., 2010 ; Palmqvist et al., 2003) ; permettrait d'aboutir à une vision globale des préférences écologiques du genre *Homo* en termes d'habitats à l'échelle locale, ainsi que de l'évolution de ces préférences écologiques au cours de sa dispersion. Ce travail conduirait à une meilleure compréhension du contexte de la dispersion des représentants du genre *Homo* en Europe au Pléistocène ancien.

Par ailleurs, l'analyse de la texture de la micro-usure dentaire des cervidés peut également être appliquée à des faunes plus récentes. La période du Paléolithique moyen recouvrant les stades isotopiques marins 5 à 3 (Lisiecki & Raymo, 2005 ; MIS ; environ 125 - 27 ka ; Wolff, Chappellaz, Blunier, Rasmussen, & Svensson, 2010) est caractérisée par une tendance au refroidissement et par d'importantes fluctuations climatiques. Elle précède le remplacement en Europe des néandertaliens par les hommes anatomiquement modernes (Higham et al., 2014). Durant cette période on assiste en France à des modifications des pratiques de production lithique (Discamps, 2012). L'analyse texturale des cervidés de cette période permettrait de mieux caractériser le lien existant entre ces changements de pratiques de production et les modifications du contexte paléoenvironnemental local ayant cours durant cette période climatique instable. D'autre part, en fonction des localités considérées dans cet intervalle, le régime alimentaire carné des groupes humains est dominé par la consommation d'ongulés différents (Discamps, 2012 ; proportions variables d'équidés, de bovidés, de cervidés). L'analyse texturale des restes dentaires de ces proies permettrait de confirmer ou d'infirmer l'hypothèse selon laquelle le choix des proies est influencé par les conditions environnementales et climatiques locales (Bignon-Lau, 2014).



## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES



- Abbazzi, L. (2004). Remarks on the validity of the generic name *Praemegaceros* Portis 1920, and an overview on *Praemegaceros* species in Italy. *Rendiconti Lincei*, 15(2), 115–132.
- Abbazzi, L., Croitor, R., & David, A. (1999). *Megacerooides obscurus* (Azzaroli, 1953) (Mammalia, Cervidae) from early Pleistocene sites of Eastern Moldova. *Acta zoologica cracoviensia*, 42(3), 377–392.
- Ablin, D. (1991). Analyse pollinique des dépôts lacustres de Ceysnac, Plio-Pléistocène du Velay (Massif central, France). *Cahiers de micropaléontologie*, 6(1), 21–38.
- Agusti, J., & Antón, M. (2002). *Mammoths, sabertooths and hominids*. Columbia University Press, New York.
- Aitken, R. J. (1974). Delayed implantation in roe deer (*Capreolus capreolus*). *Journal of Reproduction and Fertility*, 39(1), 225–233.
- Albon, S. D., & Langvatn, R. (1992). Plant phenology and the benefits of migration in a temperate ungulate. *Oikos*, 65(3), 502–513.
- Alcalde, G. M., & Hoek Ostende, L. W. (2015). Above the hoof: functional morphology of the fossil deer from Tegelen, the Netherlands. *Geological Journal*, 50(3), 271–289.
- Allain, R., Commeau, A., & Picard, J. F. (1978). Etude des relations Forêt-Cervidés en forêt domaniale d’Arc-en-Barrois (Haute-Marne). *Revue Forestière Française*, 30(5), 333–352.
- Allombert, S., Gaston, A. J., & Martin, J.-L. (2005). A natural experiment on the impact of overabundant deer on songbird populations. *Biological Conservation*, 126(1), 1–13.
- Altendorf, K. B., Landré, J. W., López González, C. A., & Brown, J. S. (2001). Assessing effects of predation risk on foraging behavior of mule deer. *Journal of Mammalogy*, 82(2), 430–439.
- Andersen, R. (1991). Habitat deterioration and the migratory behaviour of moose (*Alces alces* L.) in Norway. *Journal of Applied Ecology*, 28(1), 102–108.
- Andersen, R., & Saether, B.-E. (1992). Functional response during winter of a herbivore, the moose, in relation to age and size. *Ecology*, 73(2), 542–550.

- Apollonio, M., Andersen, R., & Putman, R. (2010). *European ungulates and their management in the 21st century*. Cambridge University Press.
- Argant, J. (2004). Le gisement pliocène final de Saint-Vallier (Drôme, France): palynologie. *Geobios*, 37, 581–590.
- Argant, J., & Bonifay, M.-F. (2011). Les coprolithes de hyène (*Pachycrocuta brevirostris*) de la couche 2 du site villafranchien de Ceysse (Lavoûte-sur-Loire, Haute-Loire, France): analyse pollinique et indications paléoenvironnementales. *Quaternaire. Revue de l'Association française pour l'étude du Quaternaire*, 22(1), 3–11.
- Argant, J., & Philippe, M. (2011). L'analyse pollinique des coprolithes : un outil pour la reconstitution du paléoenvironnement. *Quaternaire, Hors-série*, 4, 307-318.
- Arman, S. D., Ungar, P. S., Brown, C. A., DeSantis, L. R., Schmidt, C., & Prideaux, G. J. (2016). Minimizing inter-microscope variability in dental microwear texture analysis. *Surface Topography: Metrology and Properties*, 4(2), 024007.
- Arribas, A., & Palmqvist, P. (1998). Taphonomy and palaeoecology of an assemblage of large mammals: hyaenid activity in the lower Pleistocene site at Venta Micena (Orce, Guadix-Baza Basin, Granada, Spain). *Geobios*, 31, 3–47.
- Arzarello, M., Marcolini, F., 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(2), 107–112.
- Asher, G. W., Day, A. M., & Barrell, G. K. (1987). Annual cycle of liveweight and reproductive changes of farmed male fallow deer (*Dama dama*) and the effect of daily oral administration of melatonin in summer on the attainment of seasonal fertility. *Journal of reproduction and fertility*, 79(2), 353–362.

- Athanassiou, A. (2002). *Euthyceros thessalicus*, a new bovid from the Late Pliocene of Sesklo (Thessaly, Greece). *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie-Monatshefte*, 2, 113–128.
- Athanassiou, A. (2017). Presence of a large-sized hipparion in the villafranchian locality of Sésklo (Thessaly, Greece). Présenté à 15th RCMNS: « Exploring a “physical laboratory”: the Mediterranean Basin », Athens, Greece.
- Auffray, J.-C., Cassaing, J., & Legendre, S. (1991). Anthropisation et biosphère : impact de l’homme sur la guildes des souris et les communautés de mammifères en Europe au Pléistocène et Holocène. *Bulletin de la Société préhistorique française*, 8(4), 122–128.
- Aune, E. I. (1973). *Forest vegetation in Hemne, Sør-Trøndelag, Western Central Norway* (Vol. 12). NTNU Vitenskapsmuseet.
- Aussenac, G., & Ducrey, M. (1977). Etude bioclimatique d’une futaie feuillue (*Fagus silvatica* L. et *Quercus sessiliflora* Salisb.) de l’est de la France. I-Analyse des profils microclimatiques et des caractéristiques anatomiques et morphologiques de l’appareil foliaire. *Annales des Sciences forestières*, 34(4), 265–284.
- Aymard, A. (1846). Communication sur le gisement de Sainzelles. *Annales de la Société d’Agriculture, Sciences et Arts du Puy*, 13, 153–155.
- Aytek, A. İ., & Harvati, K. (2016). The human fossil record from Turkey. In *Paleoanthropology of the Balkans and Anatolia* (p. 79–91). Springer.
- Azanza, B., Rössner, G. E., & Ortiz-Jaureguizar, E. (2013). The early Turolian (late Miocene) Cervidae (Artiodactyla, Mammalia) from the fossil site of Dorn-Dürkheim 1 (Germany) and implications on the origin of crown cervids. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 93(2), 217–258.
- Azorit, C., Analla, M., Carrasco, R., Calvo, J. A., & Muñoz-Cobo, J. (2002). Teeth eruption pattern in red deer (*Cervus elaphus hispanicus*) in southern Spain. In *Anales de Biología* (Vol. 24, p. 107–114).



- Azorit, C., Tellado Ruiz, M. S., Oya, A., & Moro, J. (2012). Seasonal and specific diet variations in sympatric red and fallow deer of southern Spain: a preliminary approach to feeding behaviour. *Animal production science*, 52(8), 720–727.
- Azzaroli, A. (1952). *L'alce di Sénèze*. Tip. Moderna.
- Azzaroli, A. (1983). Quaternary mammals and the “end-Villafranchian” dispersal event—a turning point in the history of Eurasia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 44(1-2), 117–139.
- Azzaroli, A. (1992). The cervid genus *Pseudodama* ng in the Villafranchian of Tuscany. *Palaeontographia Italica*, 79, 1–41.
- Azzaroli, A., De Giuli, C., Ficarelli, G., & Torre, D. (1988). Late Pliocene to early mid-Pleistocene mammals in Eurasia: faunal succession and dispersal events. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 66(1-2), 77–100.
- Azzaroli, A., & Mazza, P. (1992). The cervid genus *Eucladoceros* in the early Pleistocene of Tuscany. *Palaeontographia Italica*, 79(4), 43-100.
- Azzaroli, A., & Mazza, P. (1993). Large early Pleistocene deer from Pietrafitta lignite mine, Central Italy. *Palaeontographia Italica*, 80, 1–24.
- Ball, J. P., & Dahlgren, J. (2002). Browsing damage on pine (*Pinus sylvestris* and *P. contorta*) by a migrating moose (*Alces alces*) population in winter: Relation to habitat composition and road barriers. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 17(5), 427–435.
- Bartoli, G., Sarnthein, M., Weinelt, M., Erlenkeuser, H., Garbe-Schönberg, D., & Lea, D. W. (2005). Final closure of Panama and the onset of northern hemisphere glaciation. *Earth and Planetary Science Letters*, 237(1), 33–44.
- Bellucci, L., Sardella, R., & Rook, L. (2015). Large mammal biochronology framework in Europe at Jaramillo: the Epivillafranchian as a formal biochron. *Quaternary International*, 389, 84–89.

- Belmaker, M. (2017). Insights from carnivore community composition on the paleoecology of early Pleistocene Eurasian sites: implications for the dispersal of hominins out of Africa. *Quaternary International, sous presse*, 1-15.
- Belmaker, M., & O'Brien, H. D. (2017). Mesowear study of ungulates from the early Pleistocene site of 'Ubeidiya (Israel) and the implications for early *Homo* dispersal from Africa. *Quaternary International, sous presse*, 1-12.
- Belmaker, M., Tchernov, E., Condemi, S., & Bar-Yosef, O. (2002). New evidence for hominid presence in the Lower Pleistocene of the Southern Levant. *Journal of Human Evolution*, 43(1), 43–56.
- Benac, Č., & Durn, G. (1997). Terra rossa in the Kvarner area—geomorphological condition of formation. *Acta Geographica Croatica*, 32(1.), 7–17.
- Berlioz, E., Azorit, C., Blondel, C., Tellado Ruiz, M. S., & Merceron, G. (2017). Deer in an arid habitat: dental microwear textures track feeding adaptability. *Hystrix, sous presse*.
- Berlioz, E., Kostopoulos, D. S., Blondel, C., & Merceron, G. (2017). Feeding ecology of *Eucladoceros ctenoides* as a proxy to track regional climatic oscillations in Europe during the Early Pleistocene. *Comptes Rendus Palevol, sous presse*.
- Bernard, A., Daux, V., Lécuyer, C., Brugal, J.-P., Genty, D., Wainer, K., Gardien, K., Fourel, F., Jaubert, J. (2009). Pleistocene seasonal temperature variations recorded in the  $\delta^{18}\text{O}$  of *Bison priscus* teeth. *Earth and Planetary Science Letters*, 283(1), 133–143.
- Bertolino, S., Di Montezemolo, N. C., & Bassano, B. (2009). Food–niche relationships within a guild of alpine ungulates including an introduced species. *Journal of Zoology*, 277(1), 63–69.
- Bignon-Lau, O. (2014). Hunting practices targeting large mammal communities in the Paris Basin in the Upper Palaeolithic. *Quaternary International*, 337, 114–128.

- Bignon-Lau, O., Catz, N., Berlioz, E., Veiberg, V., Strand, O., & Merceron, G. (2017). Dental microwear textural analyses to track feeding ecology of reindeer: a comparison of two contrasting populations in Norway. *Mammal Research*, *62*(1), 111–120.
- Bjerketvedt, D. K., Reimers, E., Parker, H., & Borgstrøm, R. (2014). The Hardangervidda wild reindeer herd: a problematic management history. *Rangifer*, *34*(1), 57–72.
- Bjørkvoll, E., Pedersen, B. ard, Hytteborn, H. akan, Jónsdóttir, I. S., & Langvatn, R. (2009). Seasonal and interannual dietary variation during winter in female Svalbard reindeer (*Rangifer tarandus platyrhynchus*). *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, *41*(1), 88–96.
- Blain, H.-A., Agusti, J., Lordkipanidze, D., Rook, L., & Delfino, M. (2014). Paleoclimatic and paleoenvironmental context of the Early Pleistocene hominins from Dmanisi (Georgia, Lesser Caucasus) inferred from the herpetofaunal assemblage. *Quaternary Science Reviews*, *105*, 136–150.
- Bobek, B., Merta, D., Sulkowski, P., Siuta, A., & Siuta A. (2005). Moose recovery plan in Poland: main objectives and tasks. *Alces*, *41*, 129–138.
- Bobiec, A. (2002). Białowieża Primeval Forest. *International Journal of Wilderness*, *8*(3), 33.
- Bocherens, H., Hofman-Kamińska, E., Drucker, D. G., Schmölcke, U., & Kowalczyk, R. (2015). European bison as a refugee species? Evidence from isotopic data on Early Holocene bison and other large herbivores in northern Europe. *PLoS One*, *10*(2), e0115090.
- Boeuf, O., Geraads, D., & Guth, C. (1992). Cervidés villafranchiens de Blassac-la-Girondie (Haute-Loire, France). *Annales de paléontologie*, *78*(3), 159-182.
- Boeuf, O., & Gilbert, D. (1997). Présence de thécamoebiens du genre *Trinema*, au Pliocène supérieur, découverte à Chilhac (Haute-Loire, France). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences-Series IIA-Earth and Planetary Science*, *325*(8), 623–627.

- Boeuf, O., & Mourer-Chauviré, C. (1992). Les oiseaux des gisements d'âge pliocène supérieur de Chilhac, Haute-Loire, France. *Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série 2, Mécanique, Physique, Chimie, Sciences de l'univers, Sciences de la Terre*, 314(10), 1091–1096.
- Boev, Z. (2016). Paleobiodiversity of the Vrachanska Planina Mountains in the Villafranchian: a case study of the Varshets (Dolno Ozirovo) Early Pleistocene locality of fossil fauna and flora. In D. Bechev & D. Georgiev (Éd.), *Faunistic diversity of Vrachanski Balkan Nature Park* (Plovdiv University Press, p. 299-323). Plovdiv.
- Boisserie, J.-R., Guy, F., Delagnes, A., Hlukso, L. J., Bibi, F., Beyene, Y., & Guillemot, C. (2008). New palaeoanthropological research in the Plio-Pleistocene Omo Group, Lower Omo Valley, SNNPR (Southern Nations, Nationalities and People Regions), Ethiopia. *Comptes Rendus Palevol*, 7(7), 429–439.
- Boivin, P., Barbet, P., Boeuf, O., Devouard, B., Besson, J.-C., Hénot, J.-M., Devidal, J.-L., Constantin, C., Charles, L. (2010). Geological setting of the lower Pleistocene fossil deposits of Chilhac (Haute-Loire, France). *Quaternary International*, 223, 107–115.
- Bongi, P. (2009). *Environmental and human factors affecting spatial behaviour and detectability of roe deer (Capreolus capreolus): influence on population estimate*. University of Sassari, Italy.
- Bonifay, E., Consigny, A., & Liabeuf, R. (1989). Contribution du Massif Central français à la connaissance des premiers peuplements préhistoriques de l'Europe. *Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série 2, Mécanique, Physique, Chimie, Sciences de l'univers, Sciences de la Terre*, 308(16), 1491–1496.
- Bonifay, M.-F. (1986). Intérêt des études taphonomiques au Pléistocène ancien : Soleilhac et Ceyssaguet (Blanzac, Haute-Loire). *Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle. Section C, Sciences de la terre, paléontologie, géologie, minéralogie*, 8(2), 269–281.

- 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(1), 19–29.
- Bonnot, N., Morellet, N., Verheyden, H., Cargnelutti, B., Lourtet, B., Klein, F., & Hewison, A. M. (2013). Habitat use under predation risk: hunting, roads and human dwellings influence the spatial behaviour of roe deer. *European journal of wildlife research*, 59(2), 185–193.
- Borowik, T., Cornulier, T., & Jędrzejewska, B. (2013). Environmental factors shaping ungulate abundances in Poland. *Acta theriologica*, 58(4), 403–413.
- Borowik, T., Wawrzyniak, P., & Jędrzejewska, B. (2016). Red deer (*Cervus elaphus*) fertility and survival of young in a low-density population subject to predation and hunting. *Journal of Mammalogy*, 97(6), 1671–1681.
- Bouchez, R., Carranza, E. L., Ma, J. L., Amossé, J., Piboule, M., & Cornu, A. (1984). Datation par résonance paramagnétique électronique d'émail dentaire fossile provenant des sites d'Ayusbamba, Pérou, de Saint-Vallier et de la Caune de l'Arago (France) (Vol. 8, p. 70–79). Présenté à 1er Symposium international d'Archéologie africaine et Sciences de la Nature appliquées à l'Archéologie, Bordeaux : Revue d'Archéométrie.
- Bouchud, J. (1966). Les Cervidés. In R. Lavocat (Éd.), *Faunes et Flores Préhistoriques* (N. Boudée et Cie ed., p. 244–277). Paris.
- Boule, M. (1889). *Les prédécesseurs de nos Canidés* (Comptes Rendus de l'Académie des Sciences). Paris : Gauthier-Villars.
- Boule, M. (1892a). Découverte d'un squelette d'*Elephas meridionalis* dans les cendres basaltiques du volcan de Senèze (Haute-Loire). *CR Acad. Sci. Paris*, 115, 624–626.
- Boule, M. (1892b). *Description géologique du Velay*. Librairie Polytechnique Baudry et Editeurs.

- Breda, M. (2001). The holotype of the *Cervalces gallicus* (Azzaroli, 1952) from Senèze (Haute Loire, France) with nomenclatural implications and taxonomical phylogenetic problems. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia (Research In Paleontology and Stratigraphy)*, 107(3), 439-449.
- Breda, M. (2008). Palaeoecology and palaeoethology of the Plio-Pleistocene genus *Cervalces* (Cervidae, Mammalia) in Eurasia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28(3), 886–899.
- Breda, M., & Marchetti, M. (2005). Systematical and biochronological review of Plio-Pleistocene Alceini (Cervidae; Mammalia) from Eurasia. *Quaternary Science Reviews*, 24(5), 775–805.
- Breda, M., Pini, R., & Ravazzi, C. (2005). The palaeoenvironment of *Cervalces latifrons* (Johnson, 1874) from Fornaci di Ranica (late Early Pleistocene, Northern Italy). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 216(1), 99–118.
- Brooke, V. (1878). On the Classification of the Cervidae, with a Synopsis of the existing Species. *Journal of Zoology*, 46(1), 883–928.
- Brugal, J.-P., & Croitor, R. (2007). Evolution, ecology and biochronology of herbivore associations in Europe during the last 3 million years. *Quaternaire. Revue de l'Association française pour l'étude du Quaternaire*, 18(2), 129–152.
- Bruno, E., & Apollonio, M. (1991). Seasonal variations in the diet of adult male fallow deer in a submediterranean coastal area. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 46, 349-362.
- Bryant, J. P., Provenza, F. D., Pastor, J., Reichardt, P. B., Clausen, T. P., & du Toit, J. T. (1991). Interactions between woody plants and browsing mammals mediated by secondary metabolites. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 22(1), 431–446.
- Bugalho, M. N., & Milne, J. A. (2003). The composition of the diet of red deer (*Cervus elaphus*) in a Mediterranean environment: a case of summer nutritional constraint? *Forest Ecology and Management*, 181(1), 23–29.

- Calandra, I. (2012). *Tribology of dental enamel facets of Ungulates and Primates (Mammalia): Tracing tooth-food interaction through 3D enamel microtexture analyses*. University of Hambourg, Germany.
- Calandra, I., & Merceron, G. (2016). Dental microwear texture analysis in mammalian ecology. *Mammal Review*, 46(3), 215-228.
- Calandra, I., Schulz, E., Pinnow, M., Krohn, S., & Kaiser, T. M. (2012). Teasing apart the contributions of hard dietary items on 3D dental microtextures in primates. *Journal of Human Evolution*, 63(1), 85-98. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2012.05.001>
- Calandra, I., Zub, K., Szafrńska, P. A., Zalewski, A., & Merceron, G. (2016). Silicon-based plant defences, tooth wear and voles. *Journal of Experimental Biology*, 219(4), 501–507.
- Carbonell, E., De Castro, J. M. B., Parés, J. M., Pérez-González, A., Cuenca-Bescós, G., Ollé, A., Mosquera M., Huguet R., van der Made J., Rosas A., Sala R., Vallverdu J., Garcia N., Granger D. E., Martinon-Torres M., Rodríguez X. P., Stock G. M., Vergès J. M., Allué E., Burjachs F., Caceres I., Canals A., Benito A., Diez C, Lozano M., Mateos A., Navazo M., Rodriguez J., Rosell J. & Arsuaga J. L. (2008). The first hominin of Europe. *Nature*, 452(7186), 465–469.
- Carbonell, E., Ramos, R. S., Rodríguez, X. P., Mosquera, M., Ollé, A., Vergès, J. M., Martínez-Navarro, B., de Castro, J. M. B. (2010). Early hominid dispersals: a technological hypothesis for “out of Africa”. *Quaternary International*, 223, 36–44.
- Cederlund, G. N., & Okarma, H. (1988). Home range and habitat use of adult female moose. *The Journal of Wildlife Management*, 52(2), 336–343.
- Cederlund, G., & Sand, H. akan. (1994). Home-range size in relation to age and sex in moose. *Journal of Mammalogy*, 75(4), 1005–1012.
- Cerling, T. E., Harris, J. M., & Passey, B. H. (2003). Diets of East African Bovidae based on stable isotope analysis. *Journal of Mammalogy*, 84(2), 456–470.

- Chapman, N. G., & Chapman, D. I. (1980). The distribution of fallow deer: a worldwide review. *Mammal review*, 10(2-3), 61–138.
- Cibien, C., Bideau, E., Boisaubert, B., & Maublanc, M. L. (1989). Influence of habitat characteristics on winter social organisation in field roe deer. *Acta Theriologica*, 34(14), 219–226.
- Clauss, M., Kaiser, T. M., & Hummel, J. (2008). The morphophysiological adaptations of browsing and grazing mammals. In I. J. Gordon & H. H. T. prins (Éd.), *The ecology of browsing and grazing* (p. 47–88). Springer.
- Couthures, J. (1989). The Séneze maar (French Massif-Central): hypothesis regarding a catastrophe occurring about 1.5 million years ago. *Journal of volcanology and geothermal research*, 39(2-3), 207–210.
- Cransac, N., Cibien, C., Angibault, J.-M., Morellet, N., Vincent, J.-P., & Hewison, A. J. M. (2001). Variations saisonnières du régime alimentaire du chevreuil (*Capreolus capreolus*) selon le sexe en milieu forestier à forte densité (forêt domaniale de Dourdan). *Mammalia*, 65(1), 1–12.
- Crigel, M.-H., Balligand, M., & Heinen, E. (2001). Les bois de cerf : revue de littérature scientifique. *Annales de médecine vétérinaire*, 145(1), 25–38.
- Croitor, R. (2001). Functional morphology of small-sized deer from the Early and Middle Pleistocene of Italy: implication for paleolandscape reconstruction. In *La Terra degli Elefanti. Proceedings of the First International Congress* (p. 97–102).
- Croitor, R. (2006a). Early Pleistocene small-sized deer of Europe. *Hellenic Journal of Geosciences*, 41(1), 89–117.
- Croitor, R. (2006b). Taxonomy and systematics of large-sized deer of the genus *Praemegaceros* Portis, 1920 (Cervidae, Mammalia). *Courier-Forschungsinstitut Senckenberg*, 256, 91.
- Croitor, R. (2009a). Phylogeny and speciation in Quaternary Cervid genera *Eucladoceros* and *Praemegaceros* (Cervidae, Mammalia). In I. I. Bucur, E. Săsăran, & D. Pop (Éd.), *Phylogeny and*



- speciation in Quaternary cervid genera Eucladoceros and Praemegaceros (Cervidae, Mammalia)* (p. 22-24). Clujeană: Presa Universitară Clujeană.
- Croitor, R. (2009b). Systematical position and evolution of the genus *Arvernoceros* (Cervidae, Mammalia) from Plio-Pleistocene of Eurasia. *Muzeul Olteniei Craiova. Oltenia. Studii si comunicari. Stiintele Naturii*, 25.
- Croitor, R. (2011). A skull of *Praemegaceros pliotarandoides* (Cervidae, Mammalia) from the Taman Peninsula (South-West Russia). *Acta Palaeontologica Romaniae*, 7, 113–121.
- Croitor, R. (2014). Deer from Late Miocene to Pleistocene of Western Palearctic: matching fossil record and molecular phylogeny data. *Zitteliana*, 32, 115–153.
- Croitor, R. (2017). Description of a new deer species (Cervidae, Mammalia) from the Early Pliocene of Eastern Europe, with a review of early dispersals and palaeobiogeography of the subfamily Cervinae. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*, 283(1), 85–108.
- Croitor, R., & Bonifay, M.-F. (2001). Étude préliminaire des cerfs du gisement Pléistocène inférieur de Ceysseguet (Haute-Loire). *PALEO. Revue d'archéologie préhistorique*, 13, 129–144.
- Croitor, R., & Brugal, J.-P. (2010). Ecological and evolutionary dynamics of the carnivore community in Europe during the last 3 million years. *Quaternary International*, 212(2), 98–108.
- Croitor, R., & Kostopoulos, D. S. (2004). On the systematic position of the large-sized deer from Apollonia, Early Pleistocene, Greece. *Paläontologische Zeitschrift*, 78(1), 137–159.
- Croitor, R., & Stefaniak, K. (2009). Early Pliocene deer of Central and Eastern European regions and inferred phylogenetic relationships. *Palaeontographica Abteilung A*, 287, 1–39.
- Curran, S. C. (2009). *Hominin paleoecology and cervid ecomorphology*. University of Minnesota.
- Curran, S. C. (2015). Exploring *Eucladoceros* ecomorphology using geometric morphometrics. *The Anatomical Record*, 298(1), 291–313.

- Dauids, C., Gwynn, J. P., & Dowdall, M. (2006). *Terrestrial monitoring in Oevre Dividalen*. Statens Straalevern.
- de Beaulieu, J.-L., & Goeury, C. (2004). Les premiers signes de l'anthropisation dans les Alpes françaises d'après l'analyse pollinique. *Néolithisation précoce. Premières traces d'anthropisation du couvert végétal à partir des données polliniques*, 777, 163–171.
- De Jong, C. B., Gill, R. M. A., Van Wieren, S. E., & Burlton, F. W. E. (1995). Diet selection by roe deer *Capreolus capreolus* in Kielder Forest in relation to plant cover. *Forest Ecology and Management*, 79(1-2), 91–97.
- de Vos, J., Mol, D., & Reumer, J. W. F. (1995). Early Pleistocene Cervidae (Mammalia, Artiodactyla) from the Oosterschelde (the Netherlands), with a revision of the cevid genus *Eucladoceros* Falconer, 1868. *Deinsea*, 2(1), 95–121.
- Deat, A., Mauget, C., Mauget, R., Maurel, D., & Sempere, A. (1980). The automatic, continuous and fixed radio tracking system of the Chize Forest: theoretical and practical analysis. In *A handbook on biotelemetry and radio tracking: proceedings of an International Conference on Telemetry and Radio Tracking in Biology and Medicine, Oxford, 20-22 March 1979* (p. 439). Pergamon.
- Debard, É. (2004). Stratigraphie et étude sédimentologique du gisement de Saint-Vallier. *Geobios*, 37, S17–S43.
- Degrez, I., & Libois, R. (1991). Variations saisonnières du régime alimentaire du chevreuil (*Capreolus capreolus*) en Haute Belgique. *Cahiers d'Ethologie*, 11(1), 17–30.
- Deinet, S., Ieronymidou, C., McRae, L., Burfield, I. J., Foppen, R. P., Collen, B., & Böhm, M. (2013). *Wildlife comeback in Europe: The recovery of selected mammal and bird species* (Final report to Rewilding Europe by ZSL, BirdLife International and the European Bird Census Council) (p. 1-312). London: Zoological Society of London.

- Delson, E., Faure, M., Guérin, C., Aprile, L., Argant, J., Blackwell, B. A., Debard, E., Harcourt-Smith, W., Martinez-Suarez, E., Monguillon, A., Parenti, F., Pastre, J.-F., Sen, S., Skinner, A. R., Swisher, C. C., Valli, A. (2006). Franco-American renewed research at the Late Villafranchian locality of Senèze (Haute-Loire, France). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 256, 275–290.
- DeMiguel, D., Azanza, B., Cegoñino, J., Ruiz, I., & Morales, J. (2016). The interplay between increased tooth crown-height and chewing efficiency, and implications for Cervidae evolution. *Lethaia*, 49(1), 117–129.
- DeMiguel, D., Azanza, B., & Morales, J. (2010). Trophic flexibility within the oldest Cervidae lineage to persist through the Miocene Climatic Optimum. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 289(1), 81–92.
- DeMiguel, D., Azanza, B., & Morales, J. (2011). Paleoenvironments and paleoclimate of the Middle Miocene of central Spain: A reconstruction from dental wear of ruminants. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 302(3), 452–463.
- DeMiguel, D., Fortelius, M., Azanza, B., & Morales, J. (2008). Ancestral feeding state of ruminants reconsidered: earliest grazing adaptation claims a mixed condition for Cervidae. *BMC Evolutionary Biology*, 8(1), 1-13.
- Dennell, R. (2003). Dispersal and colonisation, long and short chronologies: how continuous is the Early Pleistocene record for hominids outside East Africa? *Journal of Human Evolution*, 45(6), 421–440.
- DeSantis, L. R. (2016). Dental microwear textures: reconstructing diets of fossil mammals. *Surface Topography: Metrology and Properties*, 4(2), 1-12.
- DeSantis, L. R., Scott, J. R., Schubert, B. W., Donohue, S. L., McCray, B. M., Van Stolk, C. A., Winburn, A. A., Greshko, M. A., O'Hara, M. C. (2013). Direct comparisons of 2D and 3D dental microwear proxies in extant herbivorous and carnivorous mammals. *PLoS One*, 8(8), e71428.

- Di Stefano, G., & Petronio, C. (2002). Systematics and evolution of the Eurasian Plio-Pleistocene tribe Cervini (Artiodactyla, Mammalia). *Geologica Romana*, 36(311), 311-334.
- Diaz, M., Campos, P., & Pulido, F. J. (1997). The Spanish dehesas: a diversity in land-use and wildlife. In *Farming and birds in Europe* (Vol. 178, p. 178-209).
- Dinerstein, E. (1987). Deer, plant phenology, and succession in the lowland forests of Nepal. In *RES. SYMP. NATL. ZOOL. PARK.* (p. 272–288).
- Dinno, A. (2017). *dunn.test: Dunn's Test of Multiple Comparisons Using Rank Sums - R package version 1.3.4.*
- Discamps, E. (2012). *Hommes et hyènes face aux recompositions des communautés d'Ongulés (MIS 5-3): éléments pour un cadre paléocéologique des sociétés du Paléolithique moyen et supérieur ancien d'Europe de l'Ouest.* Université Bordeaux 1, France, Bordeaux.
- Drucker, D. G., Bridault, A., Hobson, K. A., Szuma, E., & Bocherens, H. (2008). Can carbon-13 in large herbivores reflect the canopy effect in temperate and boreal ecosystems? Evidence from modern and ancient ungulates. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 266(1), 69–82.
- Duarte, A., McCullough, D. R., & Weckerly, F. W. (2011). Does rumen–reticulum capacity correlate with body size or age in black-tailed deer? *European journal of wildlife research*, 57(6), 1131–1136.
- Duncan, A. J., & Poppi, D. P. (2008). Nutritional ecology of grazing and browsing ruminants. *The ecology of browsing and grazing*, 89–116.
- Duncan, P., Tixier, H., Hofmann, R. R., & Lechner-Doll, M. (1998). Feeding strategies and the physiology of digestion in roe deer. *The European roe deer: the biology of success. Scandinavian University Press, Oslo*, 91–116.

- Dupont, L. M., & Leroy, S. A. (1995). Steps toward drier climatic conditions in northwestern Africa during the Upper Pliocene. *Paleoclimate and evolution with emphasis on human origins*. Yale University Press, New Haven, 289–298.
- Echassoux, A. (2001). *Etude paléoécologique, taphonomique et archéozoologique des faunes de grands mammifères des la grotte du vallonet, Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes*. Institut de Paléontologie Humaine, France.
- Ehrlich, A. (1968). Les diatomées fossiles des sédiments villafranchiens de Senèze (Haute-Loire, Massif Central français). *Bulletin de l'Association Française pour l'Étude du Quaternaire*, 5(4), 267–280.
- Elhaï, H. (1969). *La flore sporo-pollinique du gisement Villafranchien de Senèze (Massif-Central-France)*.
- Estebarez, F., Galbany, J., Martínez, L. M., & Pérez-Pérez, A. (2007). 3-D interferometric microscopy applied to the study of buccal enamel microwear. *Dental perspectives on human evolution: state of the art research in dental paleoanthropology*, 391–403.
- Falldorf, T. (2013). *Habitat use of wild Reindeer (Rangifer t. tarandus) in Hardangervidda, Norway* (NINA (Norwegian Institute for Nature Research)) (p. 1-258). Norsk institutt for naturforskning.
- Famoso, N. A., Feranec, R. S., & Davis, E. B. (2013). Occlusal enamel complexity and its implications for lophodonty, hypsodonty, body mass, and diet in extinct and extant ungulates. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 387, 211–216.
- Faure, M. (1983). *Les Hippopotamidae (Mammalia, Artiodactyla) d'Europe occidentale*. Université Claude Bernard-Lyon I, France, Lyon.
- Faure, M., & Guérin, C. (2004). Présentation du site et historique des recherches. *Geobios*, 37, S1–S16.
- Feldharner, G. A., Farris-Renner, K. C., Barker, C. M., & Deer, F. (1988). *Dama dama*. *Mammalian Species*, 317, 1-8.

- Feranec, R. S., & MacFadden, B. J. (2006). Isotopic discrimination of resource partitioning among ungulates in C3-dominated communities from the Miocene of Florida and California. *Paleobiology*, 32(2), 191–205.
- Finlayson, C., Carrión, J., Brown, K., Finlayson, G., Sánchez-Marco, A., Fa, D., Rodríguez-Vidal J., Fernández S., Fierro E., Bernal-Gómez M., Giles-Pacheco F. (2011). The *Homo* habitat niche: using the avian fossil record to depict ecological characteristics of Palaeolithic Eurasian hominins. *Quaternary Science Reviews*, 30(11), 1525–1532.
- Forsyth, D. M., Allen, R. B., Marburg, A. E., MacKenzie, D. I., & Douglas, M. J. (2010). Population dynamics and resource use of red deer after release from harvesting in New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology*, 34(3), 277–287.
- Fortelius, M., & Solounias, N. (2000). Functional characterization of ungulate molars using the abrasion-attrition wear gradient: a new method for reconstructing paleodiets. *American Museum Novitates*, 3301, 1–36.
- Francisco, A., Blondel, C., Brunetière, N., Ramdarshan, A., & Merceron, G. (2017). Enamel surface topography analysis for diet discrimination. A methodology to enhance and select discriminative parameters. *Surface Topography: Metrology and Properties*, in prep., 1-28.
- Francisco, A., Brunetière, N., Berlioz, E., Ramdarshan, A., & Merceron, G. (2016). TRIDENT – Surface sampling as diet discrimination enhancement. Présenté à 5th International Conference on Surface Metrology (ICSM), Poznan, Poland.
- Franzmann, A. W. (1981). *Alces alces*. *Mammalian Species*, 154, 1–7.
- Fraser, D., & Theodor, J. M. (2011). Comparing ungulate dietary proxies using discriminant function analysis. *Journal of morphology*, 272(12), 1513–1526.
- Frid, A., & Dill, L. (2002). Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conservation Ecology*, 6(1), 1-16.

- Fritz, H., & Loison, A. (2006). Large Herbivores across Biomes. In *Large Herbivore Ecology Ecosystem Dynamics and Conservation* (p. 19–49).
- Furió, M., Agustí, J., Mouskhelishvili, A., Sanisidro, Ó., & Santos-Cubedo, A. (2010). The paleobiology of the extinct venomous shrew *Beremendia* (Soricidae, Insectivora, Mammalia) in relation to the geology and paleoenvironment of Dmanisi (Early Pleistocene, Georgia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, *30*(3), 928–942.
- Gaare, E., & Skogland, T. (1975). Wild reindeer food habits and range use at Hardangervidda. In *Fennoscandian tundra ecosystems* (p. 195–205). Springer.
- Gaare, E., Sørensen, A., & White, R. G. (1977). Are rumen samples representative of the diet? *Oikos*, 390–395.
- Gaare, E., Thomson, B. R., & Kjos-Hanssen, O. (1975). Reindeer activity on Hardangervidda. In *Fennoscandian Tundra Ecosystems* (p. 206–215). Springer.
- Gabunia, L., Antón, S. C., Lordkipanidze, D., Vekua, A., Justus, A., & Swisher, C. C. (2001). Dmanisi and dispersal. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, *10*(5), 158–170.
- Gabunia, L., Vekua, A., Lordkipanidze, D., Swisher, C. C., Ferring, R., Justus, A., Nioradze, M., Tvalchrelidze, M., Anton, S. C., Bosinski, G., Olaf, J., de Lumley, M.-A., Majsuradze, G., Mouskhelishvili, A. (2000). Earliest Pleistocene hominid cranial remains from Dmanisi, Republic of Georgia: taxonomy, geological setting, and age. *Science*, *288*(5468), 1019–1025.
- Gagnon, M., & Chew, A. E. (2000). Dietary preferences in extant African Bovidae. *Journal of Mammalogy*, *81*(2), 490–511.
- Garcia-Gonzalez, R., & Cuartas, P. (1992). Food habits of *Capra pyrenaica*, *Cervus elaphus* and *Dama dama* in the Cazorla Sierra (Spain). *Mammalia*, *56*(2), 195–202.
- Garel, M. (2005). *Conséquences de la chasse et des contraintes environnementales sur la démographie des populations d'ongulés. L'exemple du mouflon méditerranéen (Ovis gmelini musimon × Ovis*

- sp.) en France et de l'élan (Alces alces) en Norvège. Université Claude Bernard-Lyon I, Lyon, France.*
- Garel, M., Gaillard, J.-M., Chevrier, T., Michallet, J., Delorme, D., & Van Laere, G. (2010). Testing reliability of body size measurements using hind foot length in roe deer. *Journal of Wildlife Management*, 74(6), 1382–1386.
- Garrido, G. (2008a). Generalidades sobre los artiodáctilos del villafranchiense superior en relación con el registro fósil de fonelas p-1 Reflections on the artiodactyls of the upper villafranchian represented in the fossil record of the fonelas p-1 site. In A. Arribas (Éd.), *Vertebrados del Plioceno superior terminal en el suroeste de Europa: Fonelas P-1 y el Proyecto Fonelas. Cuadernos del Museo Geominero* (p. 279-335).
- Garrido, G. (2008b). La asociación de los géneros *Croizetoceros*, *Metacervoceros* y *Eucladoceros* (Cervidae, Artiodactyla, Mammalia) en el yacimiento de Fonelas P-1 (Cuenca de Guadix, Granada). In A. Arribas (Éd.), *Vertebrados del Plioceno superior terminal en el suroeste de Europa: Fonelas P-1 y el Proyecto Fonelas. Cuadernos del Museo Geominero* (p. 365–396).
- Gaudant, J. (1975). Présence du genre *Tinca* cuv.(poisson téléostéen, cypriniforme) dans le villafranchien de senèze (haute-loire). *Géobis*, 8(5), 353-354.
- Gaudry, W., Saïd, S., Gaillard, J.-M., Chevrier, T., Loison, A., Maillard, D., & Bonenfant, C. (2015). Partial migration or just habitat selection? Seasonal movements of roe deer in an Alpine population. *Journal of Mammalogy*, 96(3), 502–510.
- Gębczyńska, Z. (1980). Food of the roe deer and red deer in the Białowieża Primeval Forest. *Acta Theriologica*, 25(40), 487–500.
- Gębczyńska, Z., & Raczyński, J. (1989). Distribution, population structure, and social organization of moose in the Biebrza Valley, Poland. *Acta Theriologica*, 34(13), 195–217.



- Gebert, C., & Verheyden-Tixier, H. (2001). Variations of diet composition of red deer (*Cervus elaphus* L.) in Europe. *Mammal Review*, 31(3-4), 189–201.
- Geist, V. (1998). *Deer of the world: their evolution, behaviour, and ecology*. Stackpole books.
- Geist, V., & Bayer, M. (1988). Sexual dimorphism in the Cervidae and its relation to habitat. *Journal of Zoology*, 214(1), 45–53.
- Genet-Varcin, E. (1984). Boeuf Odile : Le Site villafranchien de Chilhac (Haute-Loire), France. *Bulletins et Mémoires de la Société d'anthropologie de Paris*, 1(2), 153-154.
- Georgii, B. (1980). Home range patterns of female red deer (*Cervus elaphus* L.) in the Alps. *Oecologia*, 47(2), 278–285.
- Georgii, B., & Schröder, W. (1983). Home range and activity patterns of male red deer (*Cervus elaphus* L.) in the Alps. *Oecologia*, 58(2), 238–248.
- Geraads, D. (1990). Contribution des cervidés à la chronologie des débuts de l'occupation humaine en Europe occidentale. *Quaternaire*, 1(3), 167–174.
- Gibbard, P., & Cohen, K. M. (2008). Global chronostratigraphical correlation table for the last 2.7 million years. *Episodes*, 31(2), 243–247.
- Gibbard, P. L., & Head, M. J. (2009). IUGS ratification of the Quaternary System/Period and the Pleistocene Series/Epoch with a base at 2.58 Ma. *Quaternaire. Revue de l'Association française pour l'étude du Quaternaire*, 20(4), 411–412.
- Gilbert, C., Ropiquet, A., & Hassanin, A. (2006). Mitochondrial and nuclear phylogenies of Cervidae (Mammalia, Ruminantia): systematics, morphology, and biogeography. *Molecular phylogenetics and evolution*, 40(1), 101–117.
- Giovanini, J., & Roman-Amat, B. (1986). *Le Pin contorta en France (Pinus conforta Dougl.)*. *Premiers résultats obtenus en plantations comparatives* (p. 1-9).

- Giuli, D., & Heintz, E. (1974). *Croizetoceros ramosus* (Cervidae, Artiodactyla, Mammalia) de Montopoli, nouvel élément de la faune villafranchienne d'Italie. *Atti della Societa Toscana di Scienze Naturali residente in Pisa*, 81, 241–252.
- Goffin, R. A., & De Crombrughe, S. A. (1976). Régime alimentaire du Cerf (*Cervus elaphus* L.) et du Chevreuil (*Capreolus capreolus* L.) et critères de capacité stationnelle de leurs habitats. *Mammalia*, 40(3), 355–376.
- Gordon, I. J., & Prins, H. H. (2008). *The ecology of browsing and grazing*. Springer.
- Goss, R. J. (1983). *Deer antlers, regeneration, evolution and function* (Academic press). New York.
- Gough, L., Shrestha, K., Johnson, D. R., & Moon, B. (2008). Long-term mammalian herbivory and nutrient addition alter lichen community structure in Alaskan dry heath tundra. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 40(1), 65–73.
- Grine, F. E. (1986). Dental evidence for dietary differences in *Australopithecus* and *Paranthropus*: a quantitative analysis of permanent molar microwear. *Journal of Human Evolution*, 15(8), 783–822.
- Groot Bruinderink, G., & Hazebroek, E. (1995). Ingestion and diet composition of red deer (*Cervus elaphus* L.) in the Netherlands from 1954 till 1992. *Mammalia*, 59(2), 187–196.
- Guadelli, J.-L., Sirakov, N., Ivanova, S., Sirakova, S., Anastassova, E., Courtaud, P., Dimitrova, I., Djabarska, N., Fernandez, P., Ferrier C., Fontugne, M., Gambier, D., Guadelli, A., Iordanova, D., Iordanova, N., Kovatcheva, M., Krumov, I., Leblanc, J.-C., Mallye, J.-B., Marinska, M., Miteva, V., Popov, V., Spassov, R., Taneva, S., Tisterat-Laborde, N., Tsanova, T. (2005). Une séquence du Paléolithique inférieur au Paléolithique récent dans les Balkans : la grotte Kozarnika à Orechets (nord-ouest de la Bulgarie). *Les Premiers Peuplements en Europe. British Archaeological Reports, International Series*, 1364, 87e103.

- Guérin, C. (1982). Première biozonation du Pléistocène Européen, principal résultat biostratigraphique de l'étude des Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur d'Europe Occidentale. *Geobios*, 15(4), 593–598.
- Guérin, C. (1990). Biozones or mammal units? Methods and limits in biochronology. In E. H. Lindsay, V. Fahlbusch, & P. Mein (Éd.), *European Neogene mammal chronology* (p. 119–130). Springer US.
- Guérin, C. (1998). Mammifères, datations et paléoenvironnements en préhistoire [Wild mammals and prehistory]. *Quaternaire*, 9(4), 249–260.
- Guérin, C., & Delpech, F. (1996). *Les grands mammifères plio-pléistocènes d'Europe*. (C. Guérin & M. Patou-Mathis, Éd.). Masson Paris.
- Guérin, C., Dewolf, Y., & Lautridou, J.-P. (2003). Révision d'un site paléontologique célèbre: Saint-Prest (Chartres, France). *Geobios*, 36(1), 55–82.
- Guérin, C., Faure, M., Argant, A., Argant, J., Crégut-Bonnoure, É., Debard, É., Delson, E., Eisenmann, V., Hugueney, M., Limondin-Lozouet N., Martin-Sufirez, 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 paléoécologique. *Geobios*, 37 (Supp. 1), 349–360.
- Gunn, A. (2016). *Rangifer tarandus*.
- Guth, C. (1974). Villafranchian deposit of Chilhac (Haute-Loire, France) known since of pebble-culture, proof of being in Europe of an hominid, from early beginning of quaternary era. *Comptes Rendus Hebdomadaires Des Seances de l'Academie des Sciences - Serie D*, 279(13), 1071.
- Guth, C., & Chavaillon, J. (1985). Découverte, en 1984, de nouveaux outils paléolithiques à Chilhac III (Haute-Loire). *Bulletin de la Société préhistorique française*, 88(2), 56–64.
- Hajji, G. M., Zachos, F. E., Charfi-Cheikrouha, F., & Hartl, G. B. (2007). Conservation genetics of the imperilled Barbary red deer in Tunisia. *Animal Conservation*, 10(2), 229–235.

- Harvati, K. (2016). Paleoanthropology in Greece: Recent findings and interpretations. In *Paleoanthropology of the Balkans and Anatolia* (p. 3–14). Springer.
- Haug, G. H., Ganopolski, A., Sigman, D. M., Rosell-Mele, A., Swann, G. E. A., Tiedemann, R., Jaccard, S. L., Bollmann, J., Maslin, M. A., Leng, M. J., Eglinton, G. (2005). North Pacific seasonality and the glaciation of North America 2.7 million years ago. *Nature*, 433(7028), 821.
- Heintz, E. (1970). *Les Cervidés villafranchiens de France et d'Espagne*. Memoires du Museum National D'Histoire Naturelle Nouvelle Série, Série C, Sciences de la Terre, France.
- Heintz, E. (1974). Les populations de *Croizetoceros ramosus* (Cervidae, Mammalia) dans le temps et dans l'espace. *Bulletin de la Société géologique de France*, 7(4), 411–417.
- Heintz, E., Guérin, C., Martin, R., & Prat, F. (1974). Principaux gisements villafranchiens de France : listes fauniques et biostratigraphie. *Mémoires du Bureau de Recherches géologiques et minières*, 78(1), 169–182.
- Heintz, E., & Poplin, F. (1981). *Alces carnutorum* (Laugel, 1862) du Pleistocene de Saint-Prest (France) - Systematique et evolution des Alcines (Cervidae, Mammalia). *Quartarpalaontologie*, 4, 105–122.
- Henttonen, H., Stubbe, M., Maran, T., & Tikhonov, A. (2011). *Alces alces*.
- Hervé, M. (2011). *Aide-mémoire de statistique appliquée à la biologie – Construire son étude et analyser les résultats à l'aide du logiciel R, 2ème version* (p. 1-203).
- Hervé, M. (2017). *RVAideMemoire: Diverse Basic Statistical and Graphical Functions. R package version 0.9-66*.
- Hewison, A. J., Vincent, J. P., Joachim, J., Angibault, J. M., Cargnelutti, B., & Cibien, C. (2001). The effects of woodland fragmentation and human activity on roe deer distribution in agricultural landscapes. *Canadian journal of zoology*, 79(4), 679–689.
- Heywood, J. J. (2010). Explaining patterns in modern ruminant diversity: contingency or constraint? *Biological Journal of the Linnean Society*, 99(4), 657–672.

- Higham, T., Douka, K., Wood, R., Ramsey, C. B., Brock, F., Basell, L., Camps M., Arrizabalaga A., Baena J., Barroso-Ruiz C., Bergman C., Boitard C., Boscato P., Caparros M., Conard N. J., Draily C., Froment A., Galvan B., Gambassini P., Garcia-Moreno A., Grimaldi S., Haesaerts P., Holt B., Iriarte-Chiapusso, M.-J., Jelinek A., Jorda Pardo J. F., Maillo-Fernandez J.-M., Marom A., Maroto J., Menendez M., Metz L., Morin E., Moroni A., Negrino F., Panagopoulou E., Peresani M., Pirson S., de la Rasilla M., Riel-Salvatore J., Ronchitelli A., Santamaria D., Semal P., Slimak L., Soler J., Soler N., Villaluenga A., Pinhasi R. & Jacobi R. (2014). The timing and spatiotemporal patterning of Neanderthal disappearance. *Nature*, 512(7514), 306–309.
- Hillson, S. (2005). *Teeth*. Cambridge university press.
- Hoffman, J. M., Fraser, D., & Clementz, M. T. (2015). Controlled feeding trials with ungulates: a new application of in vivo dental molding to assess the abrasive factors of microwear. *Journal of Experimental Biology*, 218(10), 1538–1547.
- Hofmann, R. R. (1989). Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia*, 78(4), 443–457.
- Hoppe, K. A. (2006). Correlation between the oxygen isotope ratio of North American bison teeth and local waters: implication for paleoclimatic reconstructions. *Earth and Planetary Science Letters*, 244(1), 408–417.
- Hoppe, K. A., & Koch, P. L. (2007). Reconstructing the migration patterns of late Pleistocene mammals from northern Florida, USA. *Quaternary Research*, 68(3), 347–352.
- Hugenholtz, C. H., & Wolfe, S. A. (2010). Rates and environmental controls of aeolian dust accumulation, Athabasca River Valley, Canadian Rocky Mountains. *Geomorphology*, 121(3), 274–282.
- Illius, A. W., & Gordon, I. J. (1987). The allometry of food intake in grazing ruminants. *The Journal of Animal Ecology*, 56, 989–999.

- Illius, A. W., & Gordon, I. J. (1992). Modelling the nutritional ecology of ungulate herbivores: evolution of body size and competitive interactions. *Oecologia*, *89*(3), 428–434.
- Ivanova, S. (2016). A route through the Balkans and implications for the earliest settlement of Europe. In *Paleoanthropology of the Balkans and Anatolia* (p. 187–211). Springer.
- Jackson, J. (1977). The annual diet of the fallow deer (*Dama dama*) in the New Forest, Hampshire, as determined by rumen content analysis. *Journal of Zoology*, *181*(4), 465–473.
- Jackson, J. (1980). The annual diet of the roe deer (*Capreolus capreolus*) in the New Forest, Hampshire, as determined by rumen content analysis. *Journal of Zoology*, *192*(1), 71–83.
- Janis, C. M. (1988). An estimation of tooth volume and hypsodonty indices in ungulate mammals, and the correlation of these factors with dietary preferences. In *Teeth revisited: Proceedings of the VII international symposium on dental morphology. –Mém. Mus. Nat. Hist. Nat* (Vol. 53, p. 367–387). Paris.
- Janis, C. M. (2008). An evolutionary history of browsing and grazing ungulates. In I. J. Gordon & H. H. T. prins (Éd.), *The ecology of browsing and grazing* (p. 21–45). Springer.
- Janis, C. M., & Fortelius, M. (1988). On the means whereby mammals achieve increased functional durability of their dentitions, with special reference to limiting factors. *Biological Reviews*, *63*(2), 197–230.
- Jędrzejewska, B., & Jędrzejewski, W. (1998). Abundance of Prey. In *Predation in Vertebrate Communities* (p. 28–96). Springer.
- Jędrzejewski, W., Schmidt, K., Theuerkauf, J., Jędrzejewska, B., Selva, N., Zub, K., & Szymura, L. (2002). Kill rates and predation by wolves on ungulate populations in Białowieża Primeval Forest (Poland). *Ecology*, *83*(5), 1341–1356.
- Jerbi, H., & Pérez, W. (2013). Gross Anatomy of the Stomach of the *Cervus elaphus barbarus*. *Int. j. morphol*, *31*(2), 388–391.

- Joannin, S., Cornée, J.-J., Moissette, P., Suc, J.-P., Koskeridou, E., Lécuyer, C., Buisine, C., Kouli, K., Ferry, S. (2007). Changes in vegetation and marine environments in the eastern Mediterranean (Rhodes, Greece) during the Early and Middle Pleistocene. *Journal of the Geological Society*, 164(6), 1119–1131.
- Joffre, R., Vacher, J., de los Llanos, C., & Long, G. (1988). The dehesa: an agrosilvopastoral system of the Mediterranean region with special reference to the Sierra Morena area of Spain. *Agroforestry Systems*, 6(1-3), 71–96.
- Jopson, N. B., Thompson, J. M., & Fennessy, P. F. (1997). Tissue mobilization rates in male fallow deer (*Dama dama*) as determined by computed tomography: the effects of natural and enforced food restriction. *Animal science*, 65(2), 311–320.
- Kahlke, R.-D. (1998). The Early Pleistocene (Epivillafranchian) Faunal Site of Untermassfeld (Thuringia, Central Germany). Synthesis of New Results. In *Early Humans at the Gates of Europe. Proceedings of the First International Symposium. Dmanisi, Tbilisi (Georgia)* (p. 123–138).
- Kahlke, R.-D. (2009). Les communautés de grands mammifères de la partie supérieure du Pléistocène inférieur et la biochrone de l'Épivillafranchien. *Quaternaire. Revue de l'Association française pour l'étude du Quaternaire*, 20(4), 415–427.
- Kahlke, R.-D., García, N., Kostopoulos, D. S., Lacombe, F., Lister, A. M., Mazza, P. P., Spassov, N., Titov, V. V. (2011). Western Palaeartic 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(11), 1368–1395.
- Kaiser, T. M., & Croitor, R. (2004). Ecological interpretations of early Pleistocene deer (Mammalia, Cervidae) from Ceysaguet (Haute-Loire, France). *Geodiversitas*, 26(4), 661–674.

- Kamocki, A. K., Kołos, A., & Banaszuk, P. (2017). Can we effectively stop the expansion of trees on wetlands? Results of a birch removal experiment. *Wetlands Ecology and Management*, *25*, 359-367.
- Keigwin, L. (1982). Isotopic paleoceanography of the Caribbean and East Pacific: role of Panama uplift in late Neogene time. *Science*, *217*(4557), 350–353.
- Kerley, G. I. H., Kowalczyk, R., & Cromsigt, J. (2012). Conservation implications of the refugee species concept and the European bison: king of the forest or refugee in a marginal habitat? *Ecography*, *35*(6), 519–529.
- Kie, J. G., & Bowyer, R. T. (1999). Sexual segregation in white-tailed deer: density-dependent changes in use of space, habitat selection, and dietary niche. *Journal of Mammalogy*, *80*(3), 1004-1020.
- Kie, J. G., Drawe, D. L., & Scott, G. (1980). Changes in diet and nutrition with increased herd size in Texas white-tailed deer. *Journal of Range Management*, *33*(1), 28–34.
- Kilgo, J. C., Labisky, R. F., & Fritzen, D. E. (1998). Influences of Hunting on the Behavior of White-Tailed Deer: Implications for Conservation of the Florida Panther. *Conservation Biology*, *12*(6), 1359–1364.
- Kjellander, P., Hewison, A. J. M., Liberg, O., Angibault, J.-M., Bideau, E., & Cargnelutti, B. (2004). Experimental evidence for density-dependence of home-range size in roe deer (*Capreolus capreolus* L.): a comparison of two long-term studies. *Oecologia*, *139*(3), 478–485.
- Klein, D. R. (1968). The introduction, increase, and crash of reindeer on St. Matthew Island. *The Journal of Wildlife Management*, *32*(2), 350–367.
- Klotz, S., Fauquette, S., Combourieu-Nebout, N., Uhl, D., Suc, J.-P., & Mosbrugger, V. (2006). Seasonality intensification and long-term winter cooling as a part of the Late Pliocene climate development. *Earth and Planetary Science Letters*, *241*(1), 174–187.



- Kołos, A., Wołkowycki, D., Banaszuk, P., & Kamocki, A. (2015). Protection of relic plant species at the limit of their geographical range: response of *Salix lapponum* to competitor removal. In *Annales Botanici Fennici* (Vol. 52, p. 303–314). BioOne.
- Konidaris, G. E., Tourloukis, V., Kostopoulos, D. S., Thompson, N., Giusti, D., Michailidis, D., Koufos, G., Harvati, K. (2015). Two new vertebrate localities from the Early Pleistocene of Mygdonia Basin (Macedonia, Greece): Preliminary results. *Comptes Rendus Palevol*, 14(5), 353–362.
- Kostopoulos, D. S. (1996). *The Plio-Pleistocene artiodactyls of Macedonia (Greece) ; systematics, palaeoecology, biochronology, biostratigraphy*. University of Salónica, Greece.
- Kostopoulos, D. S. (1997a). The Plio-Pleistocene Artiodactyls from Macedonia, Greece: 2. The Fossiliferous Locality of Volakas, VOL (Volakas Basin, Drama, NE Greece). *Paleontologia i evolucion*, 30-31, 83–92.
- Kostopoulos, D. S. (1997b). The Plio-Pleistocene artiodactyls (Vertebrata, Mammalia) of Macedonia 1. The fossiliferous site “Apollonia-1”, Mygdonia basin of Greece. *Geodiversitas*, 19(4), 845–875.
- Kostopoulos, D. S., & Athanassiou, A. (2005). In the shadow of bovids: suids, cervids and giraffids from the Plio-Pleistocene of Greece. *Quaternaire, hors-série*, 2, 179–190.
- Kostopoulos, D. S., & Koufos, G. D. (1994). The Plio-Pleistocene artiodactyls of Macedonia (Northern Greece) and their biostratigraphic significance; preliminary report. *Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série 2. Sciences de la terre et des planètes*, 318(9), 1267–1272.
- Kostopoulos, D. S., & Koufos, G. D. (1998). Palaeoecological remarks from the Villafranchian mammalian faunas of Macedonia, Greece. *Romanian Journal of Stratigraphy*, 78, 83–90.
- Kostopoulos, D. S., & Koufos, G. D. (2000). Palaeoecological remarks on Plio-Pleistocene mammalian faunas. Comparative analysis of several Greek and European assemblages. In *Proceedings of the International Colloquium RCMNS, Mediterranean Neogene Cyclostratigraphy in marine-*

- continental palaeoenvironments, Patras, Greece. Geological Society of Greece, Special Publications* (Vol. 9, p. 139-150). Patras.
- Koufos, G. D. (1993). Late Pliocene carnivores from western Macedonia (Greece). *Paläontologische Zeitschrift*, 67(3), 357–376.
- Koufos, G. D. (2001). The Villafranchian mammalian faunas and biochronology of Greece. *Bollettino-Societa Paleontologica Italiana*, 40(2), 217–224.
- Koufos, G. D. (2016). Neogene and quaternary continental biostatigraphy of the Greece based on mammals. *Bulletin of the Geological Society of Greece*, 50, 1-10.
- Koufos, G. D., & Kostopoulos, D. S. (1997). Biochronology and succession of the Plio-Pleistocene macromammalian localities of Greece. *Mémoires et travaux de l'Institut de Montpellier*, 21, 619–634.
- Koufos, G. D., & Kostopoulos, D. S. (2016). The Plio-Pleistocene large mammal record of Greece: Implications for early human dispersals into Europe. In *Paleoanthropology of the Balkans and Anatolia* (p. 269–280). Springer.
- Koufos, G. D., Kostopoulos, D. S., & Koliadimou, K. K. (1991). Un nouveau gisement de mammifères dans le Villafranchien de Macédoine occidentale (Grèce). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, 313, 831–836.
- Koufos, G. D., & Melentis, J. (1983). New data from the Villafranchian mammal locality of Gerakarou (Macedonia, Greece). *Proceedings of the Academy of Athens*, 58, 181–185.
- Koufos, G. D., Syrides, G. E., Kostopoulos, D. S., & Koliadimou, K. K. (1992). Apollonia, a new Vertebrate site in the Pleistocene of the Mygdonia basin (Macedonia, Greece); the first fossil fresh-water mollusks in the area. *Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série 2, Mécanique, Physique, Chimie, Sciences de l'univers, Sciences de la Terre*, 315(8), 1041–1046.

- Koufos, G. D., Syrides, G. E., Kostopoulos, D. S., & Koliadimou, K. K. (1995). Preliminary results about the stratigraphy and the palaeoenvironment of Mygdonia Basin, Macedonia, Greece. *Geobios*, *28*, 243–249.
- Kovarovic, K., & Andrews, P. (2007). Bovid postcranial ecomorphological survey of the Laetoli paleoenvironment. *Journal of Human Evolution*, *52*(6), 663–680.
- Koy, K., McShea, W. J., Leimgruber, P., Haack, B. N., & Aung, M. (2005). Percentage canopy cover—using Landsat imagery to delineate habitat for Myanmar’s endangered Eld’s deer (*Cervus eldi*). In *Animal Conservation forum* (Vol. 8, p. 289–296). Cambridge University Press.
- Kuijper, D. P. J., Devriendt, K., Bormans, M., & Van Diggelen, R. (2016). Do moose redistribute nutrients in low-productive fen systems? *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *234*, 40–47.
- Kurtén, B. (1968). *Pleistocene mammals of Europe* (Weidenfeld and Nicolson). London.
- Lacombat, F. (2005). *Les grands mammifères fossiles du Velay : les collections paléontologiques du Plio-Pléistocène du musée Crozatier, Le Puy-en-Velay*. Musée Crozatier.
- Lacombat, F., Abbazzi, L., Ferretti, M. P., Martínez-Navarro, B., Moullé, P.-E., Palombo, M.-R., Rook, L., Turner, A., Valli, A. (2008). New data on the Early Villafranchian fauna from Vialette (Haute-Loire, France) based on the collection of the Crozatier Museum (Le Puy-en-Velay, Haute-Loire, France). *Quaternary International*, *179*(1), 64–71.
- Lacombat, F., & Moullé, P.-E. (2004). 1904-2004 ; un siècle de préhistoire et de protohistoire dans le Massif Central : bilans et perspectives. In J.-P. Raynal (Éd.). Présenté à CDDP de Haute-Loire et Musée Crozatier, 22-24 octobre 2004.
- Lambert, R. S. (2007). *Soils: Genesis and Geomorphology*. Assoc Eng Geologists.
- Latham, J. (1999). Interspecific interactions of ungulates in European forests: an overview. *Forest ecology and management*, *120*(1), 13–21.

- Laugel, A. (1862). La faune de Saint-Prest, près Chartres (Eure-et-Loire). *Bulletin de la Société Géologique de France (ser. 2)*, 19, 709–718.
- Leblond, M., Frair, J., Fortin, D., Dussault, C., Ouellet, J.-P., & Courtois, R. (2011). Assessing the influence of resource covariates at multiple spatial scales: an application to forest-dwelling caribou faced with intensive human activity. *Landscape Ecology*, 26(10), 1433–1446.
- Lee-Thorp, J., & Sponheimer, M. (2015). Contribution of stable light isotopes to paleoenvironmental reconstruction. In *Handbook of paleoanthropology* (p. 441–464). Springer.
- Leroy, S. A. G., Arpe, K., & Mikolajewicz, U. (2011). Vegetation context and climatic limits of the Early Pleistocene hominin dispersal in Europe. *Quaternary Science Reviews*, 30(11), 1448–1463.
- Lincoln, G. A. (1971). The seasonal reproductive changes in the red deer stag (*Cervus elaphus*). *Journal of Zoology*, 163(1), 105–123.
- Lindsay, E. H., Fahlbusch, V., & Mein, P. (2013). *European Neogene mammal chronology* (Vol. 180). Springer Science & Business Media.
- Lisiecki, L. E., & Raymo, M. E. (2005). A Pliocene-Pleistocene stack of 57 globally distributed benthic  $\delta^{18}\text{O}$  records. *Paleoceanography*, 20(1), 1-17.
- Lister, A. M. (1987). Diversity and evolution of antler form in Quaternary deer. In *Biology and Management of the Cervidae* (p. 81–98).
- Lister, A. M. (1993). The stratigraphical significance of deer species in the Cromer Forest-bed Formation. *Journal of Quaternary Science*, 8(2), 95-108.
- Lister, A. M. (1996). The morphological distinction between bones and teeth of fallow deer (*Dama dama*) and red deer (*Cervus elaphus*). *International Journal of Osteoarchaeology*, 6(2), 119–143.
- Loffredo, L. F., & DeSantis, L. R. (2014). Cautionary lessons from assessing dental mesowear observer variability and integrating paleoecological proxies of an extreme generalist *Cormohipparion emsliei*. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 395, 42–52.

- Lordkipanidze, D., Jashashvili, T., Vekua, A., de León, M. S. P., Zollikofer, C. P., Rightmire, G. P., Pontzer H., Ferring R., Oms O., Tappen M., Bukhsianidze M., Agusti J., Kahlke R., Kiladze G., Martinez-Navarro B., Mouskhelishvili A., Nioradze M. & Rook L. (2007). Postcranial evidence from early *Homo* from Dmanisi, Georgia. *Nature*, 449(7160), 305–310.
- Lorenzini, R., & Garofalo, L. (2015). Insights into the evolutionary history of *Cervus* (Cervidae, tribe Cervini) based on Bayesian analysis of mitochondrial marker sequences, with first indications for a new species. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 53(4), 340-349.
- Louys, J., Ditchfield, P., Meloro, C., Elton, S., & Bishop, L. C. (2012). Stable isotopes provide independent support for the use of mesowear variables for inferring diets in African antelopes. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 279(1746), 4441–4446.
- Lovari, S., Ferretti, F., Corazza, M., Minder, I., Troiani, N., Ferrari, C., & Saggi, A. (2014). Unexpected consequences of reintroductions: competition between reintroduced red deer and Apennine chamois. *Animal conservation*, 17(4), 359–370.
- Lovari, S., Herrero, J., Conroy, J., Maran, T., Giannatos, G., Stübbe, M. (2008). *Capreolus capreolus*.
- Lovari, S., Lorenzini, R., Masseti, M., Pereladova, O., Carden, R. F., & Brook, S. M. (2015). *Cervus elaphus*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2016*.
- Lowe, V. P. W. (1967). Teeth as indicators of age with special reference to red deer (*Cervus elaphus*) of known age from Rhum. *Journal of Zoology*, 152(2), 137–153.
- Lucas, P. W. (2004). *Dental functional morphology: how teeth work*. Cambridge University Press.
- Lucas, P. W., & Omar, R. (2012). New perspectives on tooth wear. *International journal of dentistry*, 2012.
- Lucas, P. W., Omar, R., Al-Fadhlah, K., Almusallam, A. S., Henry, A. G., Michael, S., Arockia Thai, L., Watzke, J., Strait, D. S., Atkins, A. G. (2013). Mechanisms and causes of wear in tooth enamel: implications for hominin diets. *Journal of the Royal Society Interface*, 10(80), 1-9.

- Lucas, P. W., Turner, I. M., Dominy, N. J., & Yamashita, N. (2000). Mechanical defences to herbivory. *Annals of Botany*, 86(5), 913–920.
- Lumley, H. de, Kahlke, H.-D., Moigne, A.-M., & Moulle, P.-E. (1988). Les faunes de grands mammifères de la grotte du Vallonnet, Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes. *L'Anthropologie*, 92(2), 465–495.
- Mahoney, P., Schmidt, C. W., Deter, C., Remy, A., Slavin, P., Johns, S. E., Miskiewicz, J. J., Nystrom, P. (2016). Deciduous enamel 3D microwear texture analysis as an indicator of childhood diet in medieval Canterbury, England. *Journal of Archaeological Science*, 66, 128–136.
- Maizeret, C., Bidet, F., Boutin, J.-M., & Carlino, J.-P. (1991). Influence de la composition chimique des végétaux sur les choix alimentaires des chevreuils. *Rev. Eco. (Terre Vie)*, 86, 39-52.
- Maizeret, C., Boutin, J.-M., Cibien, C., & Carlino, J.-P. (1989). Effects of population density on the diet of roe deer and the availability of their food in Chizé Forest. *Acta theriologica*, 34(16), 235–246.
- Marañón, T. (1991). Diversidad en comunidades de pasto mediterraneo: modelos y mecanismos de coexistencia. *Ecologia*, 5, 149-157.
- Martínez-Jauregui, M., San Miguel-Ayanz, A., Mysterud, A., Rodríguez-Vigal, C., Clutton-Brock, T. H., Langvatn, R., & Coulson, T. I. M. (2009). Are local weather, NDVI and NAO consistent determinants of red deer weight across three contrasting European countries? *Global Change Biology*, 15(7), 1727–1738.
- Mascarelli, A. L. (2009). Quaternary geologists win timescale vote: redefinition rescues once-threatened terminology from extinction. *Nature*, 459(7247), 624–625.
- Masseti, M., & Mertzaniidou, D. (2011). *Dama dama*.
- Maublanc, M. L., Cibien, C., Gaillard, J. M., Maizeret, C., Bideau, E., & Vincent, J. P. (1991). Le chevreuil. In R. Campan, R. Bon, & V. Barre (Éd.), *Les Ongulés sauvages de France. Bilan des recherches récentes*.

- Mawdsley, J. R., O'malley, R., & Ojima, D. S. (2009). A review of climate-change adaptation strategies for wildlife management and biodiversity conservation. *Conservation Biology*, 23(5), 1080–1089.
- Mazière, G. (1986). Auvergne. *Gallia préhistoire*, 29(2), 259–291.
- Mazza, P., & Bertini, A. (2013). Were Pleistocene hippopotamuses exposed to climate-driven body size changes? *Boreas*, 42(1), 194–209.
- McInnes, P. F., Naiman, R. J., Pastor, J., & Cohen, Y. (1992). Effects of moose browsing on vegetation and litter of the boreal forest, Isle Royale, Michigan, USA. *Ecology*, 73(6), 2059–2075.
- Mein, P. (1975). Résultats du groupe de travail des vertébrés : biozonation du Néogène méditerranéen à partir des mammifères, p. 78–81. *Report on activity of the RCMNS Working Group (1971–1975)*. Bratislava.
- Melis, C., Jędrzejewska, B., Apollonio, M., Bartoń, K. A., Jędrzejewski, W., Linnell, J. D., Kojola, I., Kusak, J., Adamic, M., Ciuti, S., Delehan, I., Dykyy, I., Krapinec, K., Mattioli, L., Sagaydak, A., Samchuk, N., Schmidt, K., Shkvyrya, M., Sidorovich, V. E., Zawadzka, B. & Zhyla, S. (2009). Predation has a greater impact in less productive environments: variation in roe deer, *Capreolus capreolus*, population density across Europe. *Global ecology and biogeography*, 18(6), 724–734.
- Merceron, G., Costeur, L., Maridet, O., Ramdarshan, A., & Göhlich, U. B. (2012). Multi-proxy approach detects heterogeneous habitats for primates during the Miocene climatic optimum in Central Europe. *Journal of Human Evolution*, 63(1), 150–161.
- Merceron, G., Escarguel, G., Angibault, J.-M., & Verheyden-Tixier, H. (2010). Can dental microwear textures record inter-individual dietary variations? *PLoS One*, 5(3), 1-9.
- Merceron, G., Hofman-Kamińska, E., & Kowalczyk, R. (2014). 3D dental microwear texture analysis of feeding habits of sympatric ruminants in the Białowieża Primeval Forest, Poland. *Forest Ecology and Management*, 328, 262–269.

- Merceron, G., Novello, A., & Scott, R. S. (2016). Paleoenvironments inferred from phytoliths and dental microwear texture analyses of meso-herbivores. *Geobios*, 49(1), 135–146.
- Merceron, G., Ramdarshan, A., Blondel, C., Boisserie, J.-R., Brunetiere, N., Francisco, A., Gautier, D., Milhet, X., Novello, A., Pret, D. (2016). Untangling the environmental from the dietary: dust does not matter. *Proc. R. Soc. B*, 283, 1-8.
- Merceron, G., Schulz, E., Kordos, L., & Kaiser, T. M. (2007). Paleoenvironment of *Dryopithecus brancoi* at Rudabánya, Hungary: evidence from dental meso-and micro-wear analyses of large vegetarian mammals. *Journal of Human Evolution*, 53(4), 331–349.
- Merceron, G., & Ungar, P. (2005). Dental microwear and palaeoecology of bovids from the Early Pliocene of Langebaanweg, Western Cape province, South Africa. *South African Journal of Science*, 101(7-8), 365–370.
- Merceron, G., Viriot, L., & Blondel, C. (2004). Tooth microwear pattern in roe deer (*Capreolus capreolus* L.) from Chizé (Western France) and relation to food composition. *Small Ruminant Research*, 53(1), 125–132.
- Messenger, E., Lordkipanidze, D., Delhon, C., & Ferring, C. R. (2010). Palaeoecological implications of the Lower Pleistocene phytolith record from the Dmanisi Site (Georgia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 288(1), 1–13.
- Messenger, E., Lordkipanidze, D., Kvavadze, E., Ferring, C. R., & Voinchet, P. (2010). Palaeoenvironmental reconstruction of Dmanisi site (Georgia) based on palaeobotanical data. *Quaternary International*, 223, 20–27.
- Mihlbachler, M. C., Beatty, B. L., Caldera-Siu, A., Chan, D., & Lee, R. (2012). Error rates and observer bias in dental microwear analysis using light microscopy. *Palaeontologia Electronica*, 15(1), 1–22.
- Mitchell, B., McCowan, D., & Nicholson, I. A. (1976). Annual cycles of body weight and condition in Scottish red deer, *Cervus elaphus*. *Journal of Zoology*, 180(1), 107–127.



- Mitchell, B., Staines, B. W., & Welch, D. (1977). *Ecology of red deer: a research review relevant to their management in Scotland*. Institute of Terrestrial Ecology.
- Moen, J., Andersen, R., & Illius, A. W. (2006). Living in a seasonal environment. In K. Danell, P. Duncan, R. Bergstrom, & J. Pastor (Éd.), *Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation* (Cambridge University Press, p. 50-70). Cambridge.
- Montuire, S., & Girard, C. (1998). Adaptation to environmental changes: communities need more time than species. *Paläontologische Zeitschrift*, *72*(1), 241–248.
- Morow, K. (1976). Food habits of moose from Augustów Forest. *Acta Theriologica*, *21*(5), 101–116.
- Mosquera, M., Ollé, A., & Rodríguez, X. P. (2013). From Atapuerca to Europe: tracing the earliest peopling of Europe. *Quaternary International*, *295*, 130–137.
- Moullé, P.-E. (1990). Les cervidés de la grotte du Vallonet (Roquebrune-Cap-Martin Alpes-Maritimes). *Quaternaire*, *1*(3), 193–196.
- Moullé, P.-E., Lacombat, F., & Echassoux, A. (2006). Apport des grands mammifères de la grotte du Vallonet (Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes, France) à la connaissance du cadre biochronologique de la seconde moitié du Pléistocène inférieur d'Europe. *L'anthropologie*, *110*(5), 837–849.
- Müller, D. W., Codron, D., Meloro, C., Munn, A., Schwarm, A., Hummel, J., & Clauss, M. (2013). Assessing the Jarman–Bell principle: scaling of intake, digestibility, retention time and gut fill with body mass in mammalian herbivores. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, *164*(1), 129–140.
- Musset, R. (1937). La végétation de la Brenne. *Annales de Géographie*, *46*(264), 648–649.
- Muttoni, G., Scardia, G., & Kent, D. V. (2010). Human migration into Europe during the late Early Pleistocene climate transition. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *296*(1), 79–93.

- Mysterud, A., Bjørnson, B. H., & Østbye, E. (1997). Effects of snow depth on food and habitat selection by roe deer *Capreolus capreolus* along an altitudinal gradient in south-central. *Wildlife Biology*, 3(1), 27-33.
- Mysterud, A., Langvatn, R., Yoccoz, N. G., & Stenseth, N. C. (2002). Large-scale habitat variability, delayed density effects and red deer populations in Norway. *Journal of Animal Ecology*, 71(4), 569–580.
- Mysterud, A., Solberg, E. J., & Yoccoz, N. G. (2005). Ageing and reproductive effort in male moose under variable levels of intrasexual competition. *Journal of Animal Ecology*, 74(4), 742–754.
- Mysterud, A., Yoccoz, N. G., Langvatn, R., Pettorelli, N., & Stenseth, N. C. (2008). Hierarchical path analysis of deer responses to direct and indirect effects of climate in northern forest. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 363(1501), 2357–2366.
- Nieminen, M., & Heiskari, U. (1989). Diets of freely grazing and captive reindeer during summer and winter. *Rangifer*, 9(1), 17–34.
- Nilsen, E. B., Gaillard, J.-M., Andersen, R., Odden, J., Delorme, D., Van Laere, G., & Linnell, J. D. (2009). A slow life in hell or a fast life in heaven: demographic analyses of contrasting roe deer populations. *Journal of Animal Ecology*, 78(3), 585–594.
- Nomade, S., Pastre, J. F., Guillou, H., Faure, M., Guérin, C., Delson, E., Debard, E., Voinchet, P., Messenger, E. (2014). 40 Ar/39 Ar constraints on some French landmark Late Pliocene to Early Pleistocene large mammalian paleofaunas: Paleoenvironmental and paleoecological implications. *Quaternary Geochronology*, 21, 2–15.
- Nugent, G. (1990). Forage availability and the diet of fallow deer (*Dama dama*) in the Blue Mountains, Otago. *New Zealand journal of ecology*, 13, 83–95.

- Obidziński, A., Kiełtyk, P., Borkowski, J., Bolibok, L., & Remuszko, K. (2013). Autumn-winter diet overlap of fallow, red, and roe deer in forest ecosystems, Southern Poland. *Open Life Sciences*, 8(1), 8–17.
- Oksanen, J., Blanchet, G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O’Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Wagner, H. (2013). *vegan: Community Ecology Package. R package version 2.0-9*.
- Olea, L., & San Miguel-Ayanz, A. (2006). The Spanish dehesa. A traditional Mediterranean silvopastoral system linking production and nature conservation. *Grassland Science in Europe*, 11, 3–13.
- Ozenda, P., & Borel, J.-L. (2000). An ecological map of Europe: why and how? *Comptes Rendus de l’Académie des Sciences-Series III-Sciences de la Vie*, 323(11), 983–994.
- Padmalal, U., & Takatsuki, S. (1994). Age-sex differences in the diets of Sika deer on Kinkazan Island, northern Japan. *Ecological Research*, 9(3), 251–256.
- Palmqvist, P., Gröcke, D. R., Arribas, A., & Fariña, R. A. (2003). Paleoecological reconstruction of a lower Pleistocene large mammal community using biogeochemical ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ ,  $\delta^{18}\text{O}$ , Sr: Zn) and ecomorphological approaches. *Paleobiology*, 29(2), 205–229.
- Palombo, M. R. (2013). What about causal mechanisms promoting early hominin dispersal in Eurasia? A research agenda for answering a hotly debated question. *Quaternary International*, 295, 13–27.
- Palombo, M. R. (2016). Large mammals faunal dynamics in southwestern Europe during the late Early Pleistocene: implications for the biochronological assessment and correlation of mammalian faunas. *Alpine and Mediterranean Quaternary*, 29, 143–168.
- Palombo, M. R., & Valli, A. (2003). Remarks on the biochronology of mammalian faunal complexes from the Pliocene to the Middle Pleistocene in France. *Geologica Romana*, 37(2003-2004), 145–163.
- Paradis, E., Claude, J., & Strimmer, K. (2004). *APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language*.

- Pareto, L. de. (1865). Note sur les subdivisions que l'on pourrait établir dans les terrains tertiaires de l'Apennin septentrional. *Bulletin de la Société géologique de France*, 22, 210–277.
- Pastre, J.-F. (2004). Le cryptotéphra de Saint-Vallier : comparaison avec d'autres retombées pyroclastiques du Mont-Dore issues de gisements mammaliens plio-pléistocènes du Massif Central. Implications chronostratigraphiques. *Geobios*, 37, S44–S57.
- Pastre, J.-F., Debard, É., Nomade, S., Guillou, H., Faure, M., Guérin, C., & Delson, E. (2015). Nouvelles données géologiques et téphrochronologiques sur le gisement paléontologique du maar de Senèze (Pléistocène inférieur, massif central, France). *Quaternaire. Revue de l'Association française pour l'étude du Quaternaire*, 26(3), 225–244.
- Peel, M. C., Finlayson, B. L., & McMahon, T. A. (2007). Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and earth system sciences discussions*, 4(2), 439–473.
- Petronio, C., & Pandolfi, L. (2011). First occurrence of the genus *Arvenoceros* Heintz, 1970 from the late early Pleistocene of Italy. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia (Research In Paleontology and Stratigraphy)*, 117(3), 501-508.
- Pettorelli, N., Gaillard, J.-M., Van Laere, G., Duncan, P., Kjellander, P., Liberg, O., Delorme, D., Maillard, D. (2002). Variations in adult body mass in roe deer: the effects of population density at birth and of habitat quality. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 269(1492), 747–753.
- Pfaff, E., Klein, F., Saint-Andrieux, C., & Guibert, B. (2005). La situation du cerf élaphe en France : Résultats de l'inventaire 2005. *faune sauvage*, 280, 40–50.
- Popescu, S.-M., Biltekin, D., Winter, H., Suc, J.-P., Melinte-Dobrinescu, M. C., Klotz, S., Rabineau, M., Combourieu-Nebout, N., Clauzon, G., Deaconu, F. (2010). Pliocene and Lower Pleistocene vegetation and climate changes at the European scale: Long pollen records and climatostratigraphy. *Quaternary International*, 219(1), 152–167.

- Post, E., Stenseth, N. C., Langvatn, R., & Fromentin, J.-M. (1997). Global climate change and phenotypic variation among red deer cohorts. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 264(1386), 1317–1324.
- Prat, S. (2016). First hominin settlements out of Africa. Tempo and dispersal mode: review and perspectives. *Comptes Rendus Palevol, sous presse*, 1-11.
- Price, G. J., Ferguson, K. J., Webb, G. E., Feng, Y., Higgins, P., Nguyen, A. D., Zhao, J.-X., Joannes-Boyau, R., Louys, J. (2017). Seasonal migration of marsupial megafauna in Pleistocene Sahul (Australia–New Guinea). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 284, 1-6.
- Proffitt, K. M., Grigg, J. L., Hamlin, K. L., & Garrott, R. A. (2009). Contrasting effects of wolves and human hunters on elk behavioral responses to predation risk. *Journal of Wildlife Management*, 73(3), 345–356.
- Prunier, J. G., Colyn, M., Legendre, X., & Flamand, M.-C. (2017). Regression commonality analyses on hierarchical genetic distances. *Ecography, accepted*.
- Purnell, M., Seehausen, O., & Galis, F. (2012). Quantitative three-dimensional microtextural analyses of tooth wear as a tool for dietary discrimination in fishes. *Journal of the Royal Society Interface*, 9(74), 2225–2233.
- Putman, R. J. (2012). *Grazing in temperate ecosystems: large herbivores and the ecology of the New Forest*. Springer Science & Business Media.
- Putman, R. J. (1984). Facts from faeces. *Mammal review*, 14(2), 79–97.
- Radeloff, V. C., Pidgeon, A. M., & Hostert, P. (1999). Habitat and population modelling of roe deer using an interactive geographic information system. *Ecological Modelling*, 114(2), 287–304.
- Ramdarshan, A., Blondel, C., Brunetière, N., Francisco, A., Gautier, D., Surault, J., & Merceron, G. (2016). Seeds, browse, and tooth wear: a sheep perspective. *Ecology and Evolution*, 6(16), 5559–5569.

- Ramdarshan, A., Blondel, C., Gautier, D., Surault, J., & Merceron, G. (2017). Overcoming sampling issues in dental tribology: insights from an experimentation on sheep. *Palaeontographia Electronica*, *sous presse*.
- Raynal, J.-P. (1987). Evolution comparée de lacs de maars en Auvergne et Velay (France). Datation et contribution à la connaissance des climats pléistocènes. In *Travaux français en Paléolimnologie* (p. 65–96). Le Puy-en-Velay.
- Raynal, J.-P., Magoga, L., & Bindon, P. (1995). Tephrofacts and the first human occupation of the French Massif Central. In W. Roebroeks & Kolfschoten (Éd.), *The Earliest Occupation of Europe. Proceedings of the European Science Foundation, Workshop at Tautavel, France, 1993*, (p. 129–146). University of Leiden.
- Raynal, J.-P., Magoga, L., Bulle, T., Guadelli, J.-L., & Maigne, S. (1996). Quelle préhistoire ancienne en Basse Auvergne et Velay ? In A. Tuffreau (Éd.), *L'Acheuléen dans l'Ouest de l'Europe. Actes du colloque de saint-Riquier (6-10 juin 1989)* (p. 115–127). Centre d'Etudes et de recherches Préhistoriques, Université des Sciences et technologies de Lille.
- Redjadj, C., Darmon, G., Maillard, D., Chevrier, T., Bastianelli, D., Verheyden, H., Loison, A., Saïd, S. (2014). Intra-and interspecific differences in diet quality and composition in a large herbivore community. *PloS one*, *9*(2), e84756.
- Reimers, E. (1993). Antlerless females among reindeer and caribou. *Canadian Journal of Zoology*, *71*(7), 1319–1325.
- René, C. (1960). Wolkowisch (Maurice), Forêt de Châteauroux et forêt de La Leuf. Essai de Biogéographie, 1958. *L'information géographique*, *24*(3), 132–132.
- Rightmire, G. P., & Lordkipanidze, D. (2010). Fossil skulls from Dmanisi: a paleodeme representing earliest *Homo* in Eurasia. In *Out of Africa I* (p. 225–243). Springer.

- Ripple, W. J., & Beschta, R. L. (2004). Wolves and the ecology of fear: can predation risk structure ecosystems? *BioScience*, *54*(8), 755–766.
- Ripple, W. J., & Beschta, R. L. (2006). Linking a cougar decline, trophic cascade, and catastrophic regime shift in Zion National Park. *Biological Conservation*, *133*(4), 397–408.
- Rivals, F. (2012). Ungulate feeding ecology and middle Pleistocene paleoenvironments at Hundsheim and Deutsch-Altenburg 1 (eastern Austria). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *317*, 27–31.
- Rivals, F., & Athanassiou, A. (2008). Dietary adaptations in an ungulate community from the late Pliocene of Greece. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *265*(1), 134–139.
- Rivals, F., & Lister, A. M. (2016). Dietary flexibility and niche partitioning of large herbivores through the Pleistocene of Britain. *Quaternary Science Reviews*, *146*, 116–133.
- Rivals, F., & Semprebon, G. M. (2011). Dietary plasticity in ungulates: insight from tooth microwear analysis. *Quaternary International*, *245*(2), 279–284.
- Rivals, F., & Semprebon, G. M. (2017). Latitude matters: an examination of behavioural plasticity in dietary traits amongst extant and Pleistocene *Rangifer tarandus*. *Boreas*, *46*(2), 254–263.
- Rivals, F., & Solounias, N. (2007). Differences in tooth microwear of populations of caribou (*Rangifer tarandus*, Ruminantia, Mammalia) and implications to ecology, migration, glaciations and dental evolution. *Journal of Mammalian Evolution*, *14*(3), 182.
- Rivals, F., Takatsuki, S., Albert, R. M., & Macià, L. (2014). Bamboo feeding and tooth wear of three sika deer (*Cervus nippon*) populations from northern Japan. *Journal of Mammalogy*, *95*(5), 1043–1053.
- Rodière, E., Bocherens, H., Angibault, J.-M., & Mariotti, A. (1996). Particularités isotopiques de l'azote chez le chevreuil (*Capreolus capreolus* L.): implications pour les reconstitutions

- paléoenvironnementales. *Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série 2. Sciences de la terre et des planètes*, 323(2), 179–185.
- Roger, S., Coulon, C., Thouveny, N., Féraud, G., Van Velzen, A., Fauquette, S., Cochemé, J. J., Prévot, M., Verosub, K. L. (2000). 40 Ar/39 Ar dating of a tephra layer in the Pliocene Senèze maar lacustrine sequence (French Massif Central): constraint on the age of the Réunion–Matuyama transition and implications on paleoenvironmental archives. *Earth and Planetary Science Letters*, 183(3), 431–440.
- Rook, L., & Martínez-Navarro, B. (2010). Villafranchian: the long story of a Plio-Pleistocene European large mammal biochronologic unit. *Quaternary International*, 219(1), 134–144.
- Sabalinkiene, G., Simkevicius, K., Petelis, K., Stankeviciute, J., & Talijunas, D. (2016). High densities of cervidae effect to forest regeneration in mixed broadleaf forest in south part of lithuania. *AGROFOR*, 1(2), 95-102.
- Sæther, B.-E., & Andersen, R. (1990). Resource limitation in a generalist herbivore, the moose *Alces alces*: ecological constraints on behavioural decisions. *Canadian Journal of Zoology*, 68(5), 993–999.
- Sahnouni, M., Van der Made, J., & Everett, M. (2011). Ecological background to Plio-Pleistocene hominin occupation in North Africa: the vertebrate faunas from Ain Boucherit, Ain Hanech and El-Kherba, and paleosol stable-carbon-isotope studies from El-Kherba, Algeria. *Quaternary Science Reviews*, 30(11), 1303–1317.
- Saïd, S., Gaillard, J.-M., Duncan, P., Guillon, N., Guillon, N., Servanty, S., Pellerin, M., Lefevre, K., Van Laere, G. (2005). Ecological correlates of home-range size in spring–summer for female roe deer (*Capreolus capreolus*) in a deciduous woodland. *Journal of Zoology*, 267(3), 301–308.
- Saïd, S., & Servanty, S. (2005). The influence of landscape structure on female roe deer home-range size. *Landscape ecology*, 20(8), 1003–1012.



- Sanson, G. D., Kerr, S. A., & Gross, K. A. (2007). Do silica phytoliths really wear mammalian teeth? *Journal of Archaeological Science*, *34*(4), 526–531.
- Sardella, R., & Palombo, M. R. (2007). The Pliocene-Pleistocene boundary: Which significance for the so called “wolf event”? Evidences from western Europe. *Quaternaire. Revue de l'Association française pour l'étude du Quaternaire*, *18*(1), 65–71.
- Scarascia-Mugnozza, G., Oswald, H., Piuksi, P., & Radoglou, K. (2000). Forests of the Mediterranean region: gaps in knowledge and research needs. *Forest Ecology and Management*, *132*(1), 97–109.
- Schaal, A., Teillaud, P., Campan, R., & Bon, R. (1991). Le daim. In R. Campan, R. Bon, & V. Barre (Éd.), *Les Ongulés sauvages de France. Bilan des recherches récentes* (p. 219-232).
- Schaller, G. B. (1967). *The Deer and the Tiger. A Study of Wildlife in India*. University of Chicago Press.
- Schubert, B. W., Ungar, P. S., Sponheimer, M., & Reed, K. E. (2006). Microwear evidence for Plio-Pleistocene bovid diets from Makapansgat Limeworks Cave, South Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *241*(2), 301–319.
- Schulz, E., Calandra, I., & Kaiser, T. M. (2010). Applying tribology to teeth of hoofed mammals. *Scanning*, *32*(4), 162–182.
- Schulz, E., Piotrowski, V., Clauss, M., Mau, M., Merceron, G., & Kaiser, T. M. (2013). Dietary abrasiveness is associated with variability of microwear and dental surface texture in rabbits. *PLoS One*, *8*(2), 1-7.
- Scott, J. R. (2012). Dental microwear texture analysis of extant African Bovidae. *Mammalia*, *76*(2), 157–174.
- Scott, J. R., Godfrey, L. R., Jungers, W. L., Scott, R. S., Simons, E. L., Teaford, M. F., Ungar, P. S., Walker, A. (2009). Dental microwear texture analysis of two families of subfossil lemurs from Madagascar. *Journal of Human Evolution*, *56*(4), 405–416.

- Scott, R. S., Ungar, P. S., Bergstrom, T. S., Brown, C. A., Childs, B. E., Teaford, M. F., & Walker, A. (2006). Dental microwear texture analysis: technical considerations. *Journal of Human Evolution*, *51*(4), 339–349.
- Scott, R. S., Ungar, P. S., Bergstrom, T. S., Brown, C. A., Grine, F. E., Teaford, M. F., & Walker, A. (2005). Dental microwear texture analysis shows within-species diet variability in fossil hominins. *Nature*, *436*(7051), 693–695. <https://doi.org/10.1038/nature03822>
- Seilacher, A. (1991). Self-organizing mechanisms in morphogenesis and evolution. In *Constructional morphology and evolution* (p. 251–271). Springer.
- Sempéré, A. J., Sokolov, V. E., & Danilkin, A. A. (1996). *Capreolus capreolus*. *Mammalian species*, *538*, 1–9.
- Semprebon, G., Janis, C. M., & Solounias, N. (2004). The diets of the *Dromomerycidae* (Mammalia: Artiodactyla) and their response to Miocene vegetational change. *Journal of Vertebrate Paleontology*, *24*(2), 427–444.
- Shipley, L. A., Blomquist, S., & Danell, K. (1998). Diet choices made by free-ranging moose in northern Sweden in relation to plant distribution, chemistry, and morphology. *Canadian Journal of Zoology*, *76*(9), 1722–1733.
- Skogland, T. (1984). The effects of food and maternal conditions in fetal growth and size in wild reindeer. *Rangifer*, *4*(2), 39–46.
- Skogland, T. (1989). Natural selection of wild reindeer life history traits by food limitation and predation. *Oikos*, *55*(1), 101–110.
- Smith, J. G., & Julander, O. (1953). Deer and sheep competition in Utah. *The Journal of Wildlife Management*, *17*(2), 101–112.
- Solounias, N., & Moelleken, S. M. (1994). Differences in diet between two archaic ruminant species from Sansan, France. *Historical Biology*, *7*(3), 203–220.

- Solounias, N., & Semperebon, G. (2002). Advances in the reconstruction of ungulate ecomorphology with application to early fossil equids. *American Museum Novitates*, 3366, 1–49.
- Spaan, A. (1992). A revision of the deer from Tegelen (province of Limburg, The Netherlands). *Scripta Geologica*, 98(1), 1-85.
- Spassov, N. (1997). The Villafranchian Mammalian fauna and its investigation in Europe, on the Balkans and in Bulgaria. *Geologica Balcanica*, 27, 83–94.
- Spassov, N. (1998). A new Late Villafranchian locality of vertebrate fauna–Slivnitsa (Bulgaria) and the carnivore dispersal events in Europe on the Pliocene/Pleistocene boundary. *Historia naturalis bulgarica*, 9(10), 101-113.
- Spassov, N. (2002). The Late Villafranchian and biochronology of South-East Europe: faunal migrations, environmental changes and possible first appearance of the genus *Homo* on the continent. In *Proceedings of the International Workshop, On Late Plio/Pleistocene extinctions and evolution in the Palearctic. The Vatera site, Vatera-Lesvos*. (Vol. 39). Annales Géologiques des Pays Helleniques.
- Spassov, N. (2003). The Plio-Pleistocene vertebrate fauna in South-Eastern Europe and the megafaunal migratory waves from the east to Europe. *Revue de Paléobiologie*, 22(1), 197–229.
- Spassov, N. (2005). Brief review of the Pliocene ungulate fauna of Bulgaria. *Quaternaire*, 2, 201–212.
- Spassov, N. (2016). Southeastern Europe as a Route for the Earliest Dispersal of *Homo* Toward Europe: Ecological Conditions and the Timing of the First Human Occupation of Europe. In *Paleoanthropology of the Balkans and Anatolia* (p. 281–290). Springer.
- Spassov, N., & Crégut-Bonnoure, E. (1999). Premières données sur les Bovidae villafranchiens de Bulgarie. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences-Series IIA-Earth and Planetary Science*, 328(7), 493–498.

- Spencer, L. M. (1995). Morphological correlates of dietary resource partitioning in the African Bovidae. *Journal of Mammalogy*, 76(2), 448–471.
- Staines, B. W., Crisp, J. M., & Parish, T. (1982). Differences in the quality of food eaten by red deer (*Cervus elaphus*) stags and hinds in winter. *Journal of Applied Ecology*, 19(1), 65–77.
- Stefaniak, K. (2007). Early and Middle Pleistocene elk (*Alcinae* Jerdon, 1874, Cervidae, Mammalia) from Poland. *Acta Zoologica Cracoviensia-Series A: Vertebrata*, 50(1-1), 73–92.
- Strani, F., DeMiguel, D., Sardella, R., & Bellucci, L. (2015). Paleoenvironments and climatic changes in the Italian Peninsula during the Early Pleistocene: evidence from dental wear patterns of the ungulate community of Coste San Giacomo. *Quaternary Science Reviews*, 121, 28–35.
- Strani, F., DeMiguel, D., Sardella, R., & Bellucci, L. (2017). Resource and niche differentiation mechanisms by sympatric Early Pleistocene ungulates: the case study of Coste San Giacomo. *Quaternary International*, sous presse, 1-7.
- Suc, J.-P. (1984). Origin and evolution of the Mediterranean vegetation and climate in Europe. *Nature*, 307, 429-432.
- Suc, J.-P., & Popescu, S.-M. (2005). Pollen records and climatic cycles in the North Mediterranean region since 2.7 Ma. *Geological Society, London, Special Publications*, 247(1), 147–158.
- Symeonidis, N., & Tataris, A. A. (1982). Les premiers résultats de l'étude géologique et paléontologique du Bassin Sesklo et de son environnement (Thessalie, Grèce). *Annales géologiques des pays helléniques*, 31, 146-190.
- Teaford, M. F. (1988). A review of dental microwear and diet in modern mammals. *Scanning Microscopy*, 2(2), 1149–1166.
- Teaford, M. F., & Oyen, O. J. (1989). In vivo and in vitro turnover in dental microwear. *American Journal of Physical Anthropology*, 80(4), 447–460.

- Theuerkauf, J., & Rouys, S. (2008). Habitat selection by ungulates in relation to predation risk by wolves and humans in the Białowieża Forest, Poland. *Forest Ecology and Management*, 256(6), 1325–1332.
- Thimonier, J., & Sempere, A. (1989). La reproduction chez les cervidés. *INRA Productions animales*, 2(1), 5–21.
- Thompson, J. D. (2005). *Plant evolution in the Mediterranean*. Oxford University Press on Demand.
- Thouveny, N., & Bonifay, E. (1984). New chronological data on European Plio-Pleistocene faunas and hominid occupation sites. *Nature*, 308(5957), 355–358.
- Tixier, H., & Duncan, P. (1996). Are European roe deer browsers? A review of variations in the composition of their diets. *Rev. Eco! (Terre Vie)*, 51, 1-15.
- Tixier, H., Duncan, P., Scehovic, J., Yant, A., Gleizes, M., & Lila, M. (1997). Food selection by European roe deer (*Capreolus capreolus*): effects of plant chemistry, and consequences for the nutritional value of their diets. *Journal of Zoology*, 242(2), 229–245.
- Toïgo, C., Gaillard, J.-M., Van Laere, G., Hewison, M., & Morellet, N. (2006). How does environmental variation influence body mass, body size, and body condition? Roe deer as a case study. *Ecography*, 29(3), 301–308.
- Tütken, T., Furrer, H., & Vennemann, T. W. (2007). Stable isotope compositions of mammoth teeth from Niederweningen, Switzerland: implications for the Late Pleistocene climate, environment, and diet. *Quaternary International*, 164, 139–150.
- Tütken, T., Vennemann, T. W., Janz, H., & Heizmann, E. P. J. (2006). Palaeoenvironment and palaeoclimate of the Middle Miocene lake in the Steinheim basin, SW Germany: a reconstruction from C, O, and Sr isotopes of fossil remains. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 241(3), 457–491.
- Ungar, P. S. (2010). *Mammal teeth: origin, evolution, and diversity*. JHU Press.

- Ungar, P. S. (2015). Mammalian dental function and wear: A review. *Biosurface and Biotribology*, 1(1), 25–41.
- Ungar, P. S., Brown, C. A., Bergstrom, T. S., & Walker, A. (2003). Quantification of Dental Microwear by Tandem Scanning Confocal Microscopy and Scale-Sensitive Fractal Analyses. *Scanning*, 25(4), 185–193.
- Ungar, P. S., Merceron, G., & Scott, R. S. (2007). Dental microwear texture analysis of Varswater bovids and early Pliocene paleoenvironments of Langebaanweg, Western Cape Province, South Africa. *Journal of Mammalian Evolution*, 14(3), 163–181.
- Ungar, P. S., Teaford, M. F., Glander, K. E., & Pastor, R. F. (1995). Dust accumulation in the canopy: a potential cause of dental microwear in primates. *American Journal of Physical Anthropology*, 97(2), 93–99.
- Valentini, A., Miquel, C., Nawaz, M. A., Bellemain, E. V. A., Coissac, E., Pompanon, F., Gielly, L., Cruaud, C., Nascetti, G., Wincker, P., Swenson J. E. & Taberlet P. (2009). New perspectives in diet analysis based on DNA barcoding and parallel pyrosequencing: the trnL approach. *Molecular Ecology Resources*, 9(1), 51–60.
- Valentini, A., Pompanon, F., & Taberlet, P. (2009). DNA barcoding for ecologists. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(2), 110–117.
- Valli, A. (2004a). Étude taphonomique et genèse du gisement Pliocène supérieur (Villafranchien moyen) de Saint-Vallier (Drome, France). *Géobios*, 37, 323–348.
- Valli, A. (2004b). Les Cervidae du gisement Pliocène supérieur (Villafranchien moyen) de Saint-Vallier (Drôme, France). *Geobios*, 37(Mémoire spéciale 26), 191–232.
- Valli, A., & Palombo, M. R. (2005). Le régime alimentaire du Cervidae (Mammalia) *Eucladoceros ctenoides* (Nesti 1841) reconstitué par la morphologie du crâne et par l'usure dentaire. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 98(1), 133–143.

- Valli, A., & Palombo, M. R. (2008). Feeding behaviour of middle-size deer from the Upper Pliocene site of Saint-Vallier (France) inferred by morphological and micro/mesowear analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 257(1), 106–122.
- Van Der Made, J. (1999). Ungulates from Atapuerca TD6. *Journal of Human Evolution*, 37(3), 389–413.
- Van Der Made, J. (2009). Faunal exchange through the Levantine Corridor and human dispersal: the paradox of the late dispersal of the Acheulean industry. In *Travaux du Centre National de Recherches Préhistoriques, Anthropologiques et Historiques* (Vol. 18, p. 255-296). Sétif.
- van der Made, J., & Dimitrijević, V. (2015). *Eucladoceros montenegrensis* n. sp. and other Cervidae from the Lower Pleistocene of Trlica (Montenegro). *Quaternary International*, 389, 90–118.
- Veiberg, V., Mysterud, A., Bjørkvoll, E., Langvatn, R., Loe, L. E., Irvine, R. J., Bonenfant, C., Couweleers, F., Stenseth, N. C. (2007). Evidence for a trade-off between early growth and tooth wear in Svalbard reindeer. *Journal of Animal Ecology*, 76(6), 1139–1148.
- Veiberg, V., Mysterud, A., Irvine, R. J., Sørmo, W., & Langvatn, R. (2009). Increased mass of reticulo-rumen tissue and contents with advancing age in Svalbard reindeer. *Journal of Zoology*, 278(1), 15–23.
- Vekua, A., Lordkipanidze, D., Rightmire, G. P., Agusti, J., Ferring, R., Maisuradze, G., Mouskhelishvili, A., Nioradze, M., Ponce de Leon, M., Tappen, M., Tvalchrelidze, M., Zollikofer C. (2002). A new skull of early *Homo* from Dmanisi, Georgia. *science*, 297(5578), 85–89.
- Venkataraman, V. V., Glowacka, H., Fritz, J., Clauss, M., Seyoum, C., Nguyen, N., & Fashing, P. J. (2014). Effects of dietary fracture toughness and dental wear on chewing efficiency in geladas (*Theropithecus gelada*). *American journal of physical anthropology*, 155(1), 17–32.
- Vincent, J. P., Bideau, E., Hewison, A. J. M., & Angibault, J. M. (1995). The influence of increasing density on body weight, kid production, home range and winter grouping in roe deer (*Capreolus capreolus*). *Journal of Zoology*, 236(3), 371–382.

- Viret, J. (1948). Une contribution à l'histoire des glaciations alpines: la faune du loess durci de Saint-Vallier (Drôme). *Les Études rhodaniennes*, 23(4), 227–232.
- Vivås, H. J., Sæther, B.-E., & Andersen, R. (1991). Optimal twig-size selection of a generalist herbivore, the moose *Alces alces*: implications for plant-herbivore interactions. *The Journal of Animal Ecology*, 56(2), 395–408.
- Walker, A., Hoeck, H. N., & Perez, L. (1978). Microwear of mammalian teeth as an indicator of diet. *Science*, 201(4359), 908–910.
- Wassen, M. J., Okruszko, T., Kardel, I., Chormanski, J., Swiatek, D., Mioduszewski, W., Bleuten, W., Querner, E. P., El Kahloun, M., Batelaan, O. & Meire P. (2006). Eco-hydrological functioning of the Biebrza wetlands: lessons for the conservation and restoration of deteriorated wetlands. In *Wetlands: Functioning, Biodiversity Conservation, and Restoration* (p. 285–310). Springer.
- Weber, M. L., & Thompson, J. M. (1998). Seasonal patterns in food intake, live mass, and body composition of mature female fallow deer (*Dama dama*). *Canadian journal of zoology*, 76(6), 1141–1152.
- Weckerly, F. W., & Nelson Jr, J. P. (1990). Age and sex differences of white-tailed deer diet composition, quality, and calcium. *The Journal of wildlife management*, 54(4), 532–538.
- Wilson, D. E., & Reeder, D. M. (2005). *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. JHU Press.
- 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(21), 2828–2838.
- Zawadzki, J., & Zawadzka, D. (2012). Population decline of capercaillies *Tetrao urogallus* in the Augustów Forest (NE Poland). *Acta ornithologica*, 47(2), 199–204.



- Zazzo, A., Balasse, M., Passey, B. H., Moloney, A. P., Monahan, F. J., & Schmidt, O. (2010). The isotope record of short-and long-term dietary changes in sheep tooth enamel: implications for quantitative reconstruction of paleodiets. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 74(12), 3571–3586.
- Zubakov, V. A., & Borzenkova, I. I. (1990). *Global palaeoclimate of the late Cenozoic, Developments in Palaeontology and Stratigraphy* (Vol. 12). Elsevier.

# ANNEXES



**Annexe 1 : Liste faunique des vertébrés présents dans les quinze localités du Pléistocène inférieur d'Europe étudiées** (page a-1 à a-3). Ces informations sont tirées de la littérature (Chilhac : Boivin et al., 2010 ; Ceyssaguet : Croitor & Bonifay, 2001 ; Senèze : Delson et al., 2006 ; Gaudant, 1975 ; Saint-Vallier : Guérin et al., 2004 ; Tsiotra Vryssi : Konidaris et al., 2015 ; Dafnero, Volakas, Sesklo, Gerakarou, Krimni, Libakos, Apollonia : Koufos, 2001 ; Koufos & Kostopoulos, 1997 ; Sainzelles : Lacomat, 2005 ; Pastre et al., 2015 ; Spassov, 1998, Varshets et Slivnitsa : 2003). Les problèmes liés aux situations de synonymie ont été résolus à l'aide de la NOW database (<http://www.helsinki.fi/science/now/database.html>). N'ayant pas l'expertise taxinomique nécessaire pour l'ensemble des familles de vertébrés dont il est question ici, je n'ai effectué aucune autre intervention sur les listes fauniques.

**Annexe 2 : Différence anatomique entre les cervidés plésiométacarpaliens et télémétacarpaliens** (page a-4) (modifié d'après Heintz, 1970). Les membres antérieurs d'un chevreuil (*Capreolus capreolus*) et d'un cerf élaphe (*Cervus elaphus*) sont représentés en vue médiale. Les télémétacarpaliens et plésiométacarpaliens diffèrent par la morphologie de leurs métacarpes II et V, situés de part et d'autre de l'os canon constitué par la fusion des métapodes III et IV. Ainsi, les métacarpes latéraux II et V des télémétacarpaliens (*Capreolus capreolus*) sont régressés dans leur partie proximale. Chez les plésiométacarpaliens (*Cervus elaphus*), la partie distale des métacarpes latéraux II et V est régressée (Brooke, 1878).

**Annexe 3 : Représentation des éléments dentaires des taxa étudiés** (pages a-5 à a-13). Tous les spécimens figurés ont été mis à la même échelle (échelle = 1 cm). Les spécimens fossiles sont identifiés par leur numéro d'inventaire. Pour les besoins de la comparaison, certains spécimens ont en outre subi un effet miroir. Cela est indiqué le cas échéant sur la figure. Pour les cervidés actuels (pages a-5 à a-7), les héli-mandibules gauches sont représentées en vue labiale (a-5, a-6). Les rangées dentaires inférieures gauches sont représentées en vue occlusale (a-7). Pour les cervidés fossiles (pages a-8 à a-13), les héli-mandibules gauches sont représentées en vue labiale (a-8, a-9). Les rangées dentaires inférieures gauches des spécimens sont représentées en vue occlusale (a-10, a-11). Les rangées dentaires supérieures gauches des cervidés fossiles sont également représentées en vue labiale (a-12) et en vue occlusale (a-13). Pour une description plus détaillée des caractères dentaires, se référer à l'annexe 6.

**Annexe 4 : Matériel dentaire étudié** (pages a-14 à a-42). Pour chaque spécimen sont indiqués son pays d'origine, sa population (pour les cervidés actuels) ou sa localité (pour les cervidés fossiles) d'appartenance, la collection au sein de laquelle il est conservé, son espèce et la dent étudiée. Le premier tableau présente l'intégralité des spécimens actuels inclus dans les analyses (pages a-14 à a-31), tandis que le second représente l'ensemble des spécimens fossiles (pages a-32 à a-42). **DBAVE-UJ** : Département de Biologie Animale et Végétale et d'Ecologie de la Faculté des Sciences expérimentales de l'Université de Jaén en Espagne ; **IRM-APSB** : Institut de Recherche en Mammalogie de l'Académie Polonaise des Sciences de Białowieża en Pologne ; **INRA-CEF** : Laboratoire de recherche INRA "Comportement et Ecologie de la Faune", Castanet-Tolosan ; **ONCSF-Chizé** : Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage de Chizé ; **ArScaAn** : laboratoire d'Archéologies et Sciences de l'Antiquité ; **iPHEP** : institut de Paléoprimatologie, Paléontologie humaine ; Evolution et Paléoenvironnements. **MCL** : Musée des Confluences de Lyon ; **LGL-UCBL1** : Collections Géologiques, UMR CNRS 5276 Laboratoire de Géologie de Lyon - CERES, Université Lyon 1 ; **MPC** : Musée de Paléontologie de Chilhac ; **MCPV** : Musée Crozatier du Puy en Velay ; **MNPET** : Musée National de Préhistoire des Eyzies-de-Tayac ; **MNHNS** : Museum National d'Histoire Naturelle de Sofia ; **LGPU** : Collections du Museum de Géologie-Paléontologie de l'Ecole de Géologie de l'Université Aristote, Thessalonique.

**Annexe 5 : Nomenclature des bois de cervidés** (page a-43). Bois droit de *Croizetoceros ramosus* en vue médiale (modifié d'après Heintz, 1970).

**Annexe 6 : Caractères dentaires des cervidés du Pléistocène inférieur d'Europe (d'après Heintz, 1970)** (page a-44). Illustrés à partir des spécimens étudiés dans le cadre de ce travail. L'*Eucladoceros ctenoides* Cey-2-7217 est pris pour modèle afin d'illustrer les principaux caractères dentaires utilisés pour l'attribution taxinomique. a : vue occlusale de la denture supérieure. b : vue occlusale de la denture inférieure.

**Annexe 7 : Distribution (Asfc et ePLsar ( $10^{-3}$ )) de l'ensemble des spécimens étudiés** (pages a-45 à a-59). (7-a : pages a-45 à a-52) : Distribution de l'ensemble des spécimens actuels pour chacune des vingt-deux populations de cervidés étudiés dans le cadre de la constitution de la base de données texturales de référence. (7-b : pages a-53 à a-57) : Distribution de l'ensemble des

spécimens inclus dans les populations de cervidés sympatriques au sein de chacune des quinze localités européennes étudiées. (7-c : page a-58) : Détail de la distribution des cervidés de Chilhac en fonction du site (Chilhac I, II ou III) et de l'espèce d'appartenance. (7-d : page a-59) : Détail de la distribution des cervidés de Dafnero en fonction du site (Dafnero-1, 2, 3) et de l'espèce d'appartenance. Il n'existe pas de différences significatives de valeurs des paramètres texturaux entre les sites de ces deux gisements.

**Annexe 8 : Description et détermination taxinomique des cervidés de grande et très grande taille de Libakos à partir du matériel dentaire** (pages a-60 à a-61). Ce travail a été effectué dans le cadre d'une mission de 4 mois à Thessalonique. Les principaux caractères dentaires utilisés sont présentés dans l'annexe 6. Le matériel est conservé dans les collections du Museum de Géologie-Paléontologie de l'Ecole de Géologie de l'Université Aristote, Thessalonique (LGPUT).

**Annexe 9 : “Dental microwear textural analyses to track feeding ecology of reindeer: a comparison of two contrasting populations in Norway”**, Olivier Bignon-Lau, Natacha Catz, Emilie Berlioz, Vebjørn Veiberg, Olav Strand et Gildas Merceron, 2016 (pages a-62 à a-71).

**Annexe 10 : Effectifs de cervidés actuels dans chacune des six périodes considérées** (pages a-72 à a-73). jf : janvier-février, ma : mars-avril, mj : mai-juin, ja : juillet-aout, so : septembre-octobre, nd : novembre-décembre. La catégorie « tous » inclus à la fois les mâles et les femelles. La date de mort et/ou le sexe n'étant pas renseignés pour la totalité des spécimens, les sommes des mâles et femelles ne sont pas nécessairement égales au nombre d'individus tous genres confondus.

**Annexe 11 : Interventions dans le cadre de congrès internationaux** (pages a-74 à a-86). Résumés et posters de l'ensemble de mes participations à des congrès scientifiques.

**Annexe 12 : Formations suivies dans le cadre de ma formation doctorale** (page a-87) (Ecole doctorale Gay Lussac, Centre de Préparation au Métier d'Enseignant-Chercheur et Université Poitiers)

**Annexe 13 : Mail d'acceptation de l'article “Deer on the fringe of their ecological optimum : Dental microwear textures track feeding adaptability”** (chapitre 4) (page a-88)

**Annexe 14 : Mail d'acceptation article "Feeding ecology of *Eucladoceros teneoides* as a proxy to track regional environmental variations in Europe during the Early Pleistocene" (chapitre 5)  
(pages a-89 à a-91)**



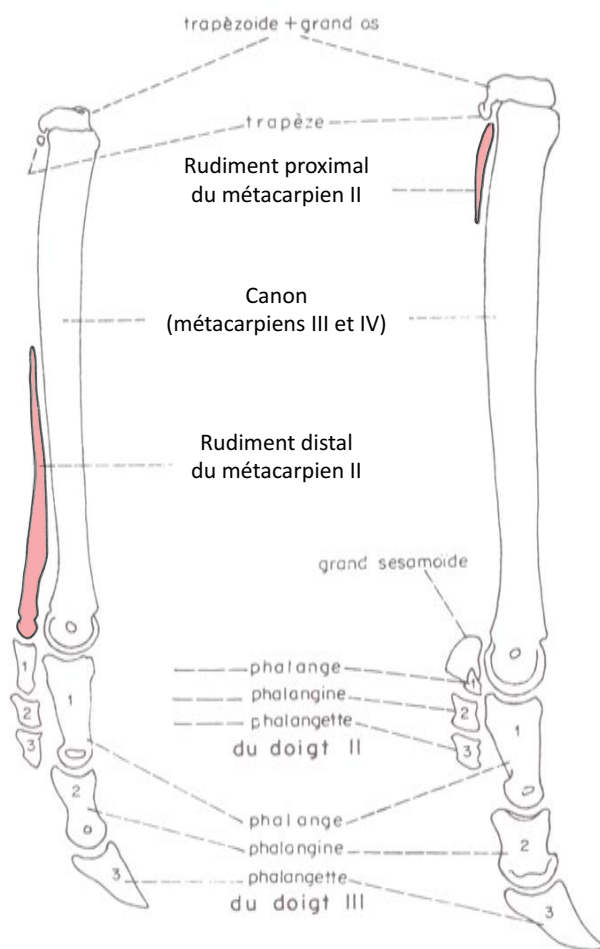




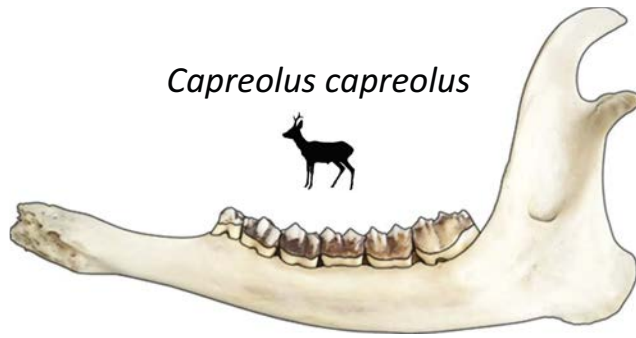


**Télmétacarpalien**  
(*Capreolus capreolus*)

**Plésiométacarpalien**  
(*Cervus elaphus*)



*Capreolus capreolus*



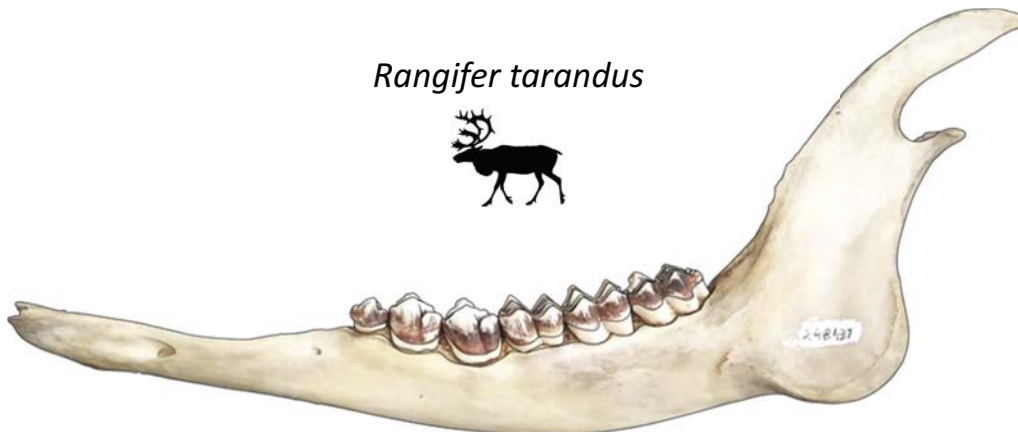
1 cm



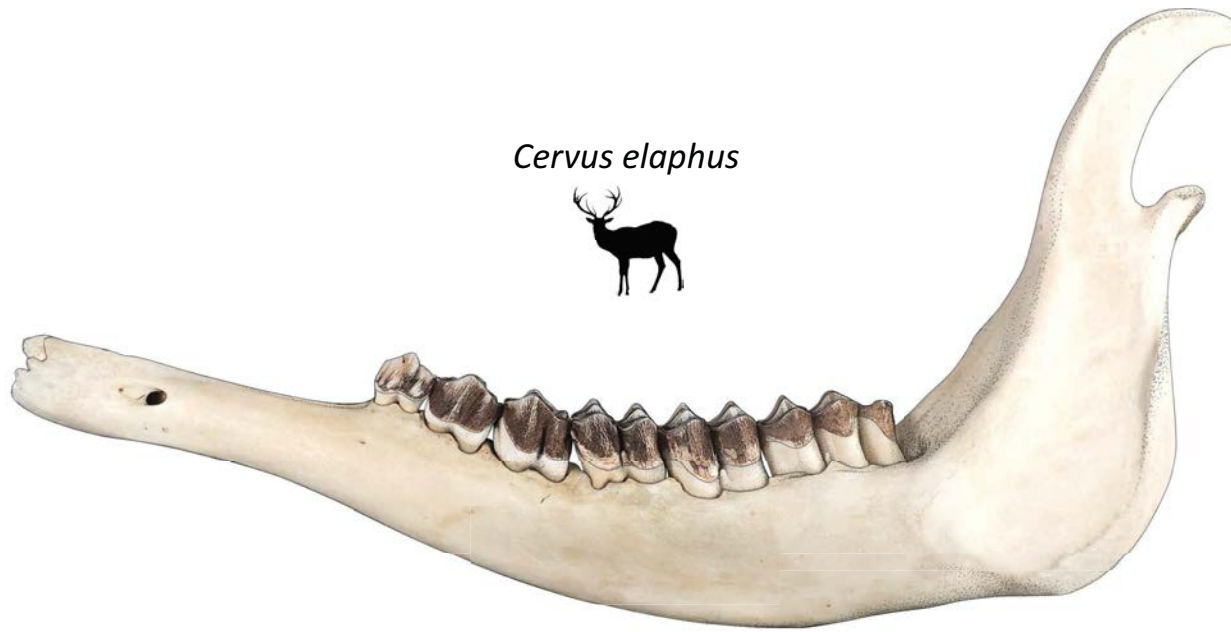
*Dama dama*



*Rangifer tarandus*



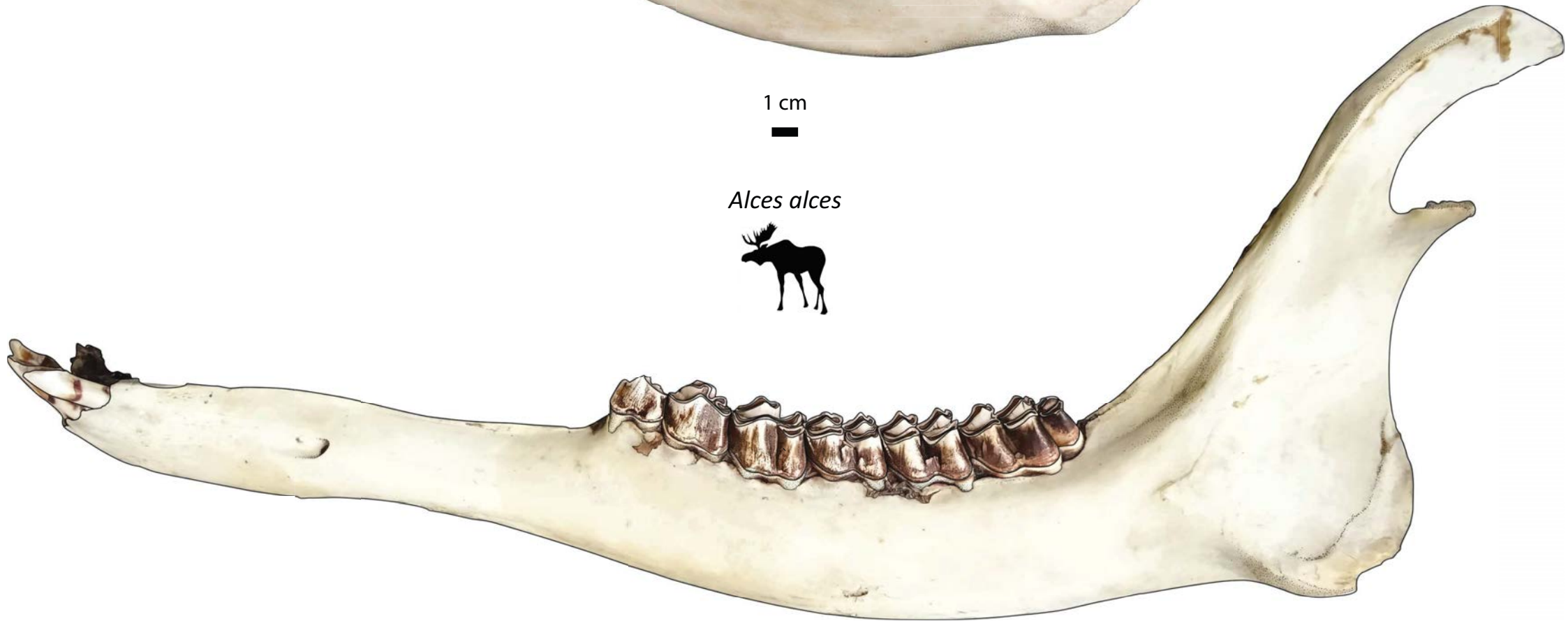
*Cervus elaphus*



1 cm



*Alces alces*



*Capreolus capreolus*



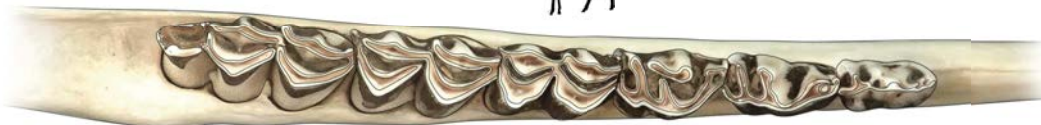
*Dama dama*



*Rangifer tarandus*



*Cervus elaphus*



*Alces alces*

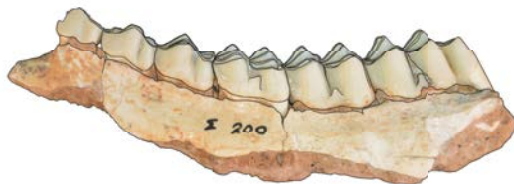


—  
1 cm





*C. ramosus*



SES-200



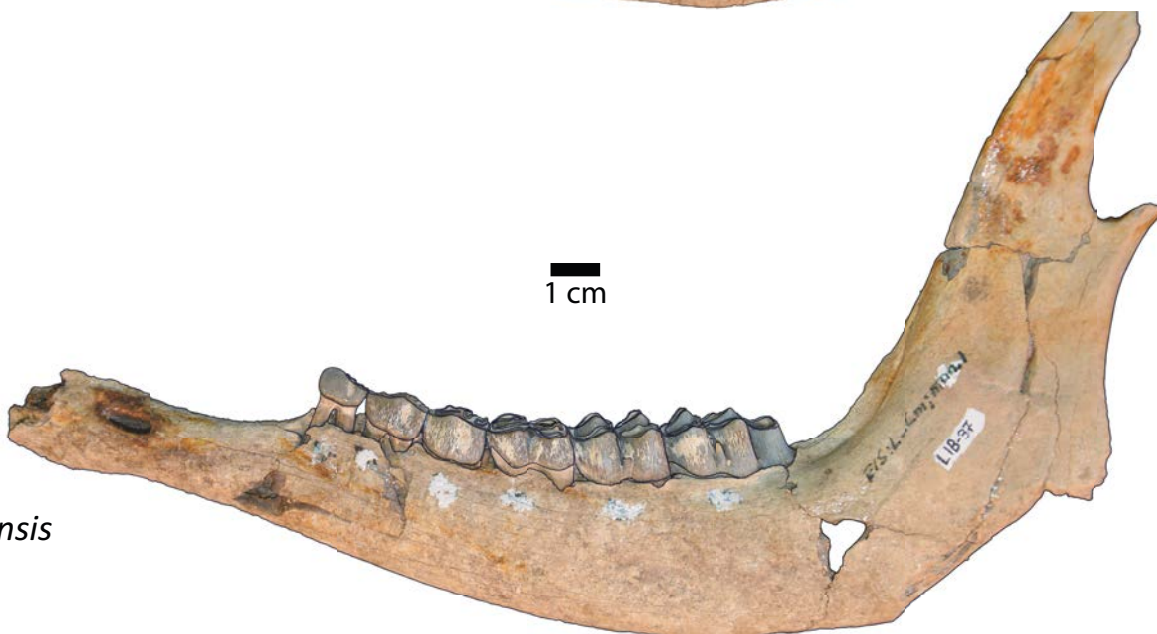
*M. rhenanus*



DFN-159  
(effet miroir)



*D. vallonetensis*



LIB-37



*E. ctenoides*



CEY-2-4028



CEY-2-10003



APL-491



1 cm



APL-384





*C. ramosus*



SES-200



*M. rhenanus*



DFN-159  
(effet miroir)

1 cm



*D. vallonetensis*



LIB-37



*E. ctenoides*



CEY-2-4028



CEY-2-10003



APL-491

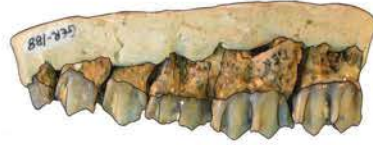
1 cm



APL-384



*C. ramosus*



GER-188  
(effet miroir)



*M. rhenanus*



CEY-2-2318



*D. vallonnetensis*



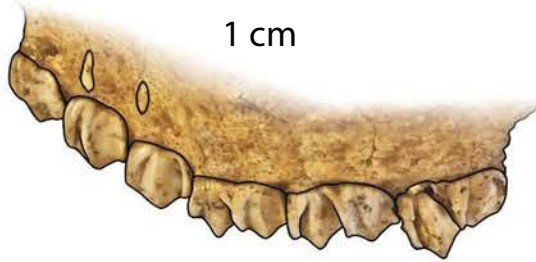
LIB-49  
(effet miroir)



1 cm



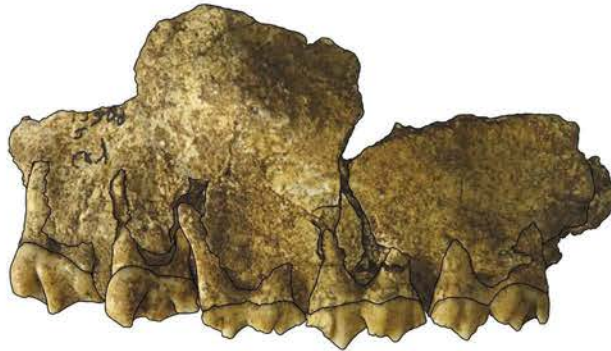
*E. ctenoides*



CEY-2-7217



*P. obscurus*



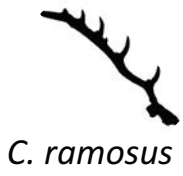
CEY-2-17709  
(effet miroir)



*A. cf. verestchagini*



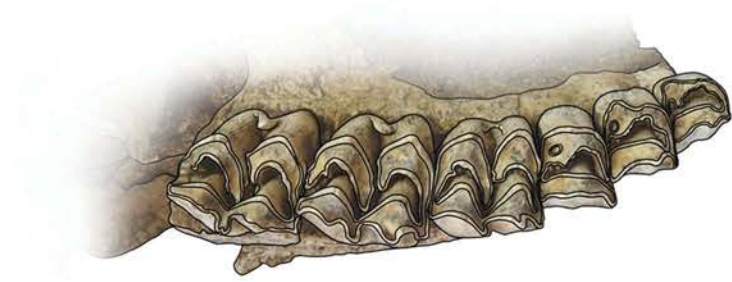
APL-243



GER-188  
(effet miroir)



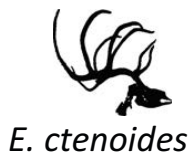
CEY-2-2318



LIB-49  
(effet miroir)



1 cm



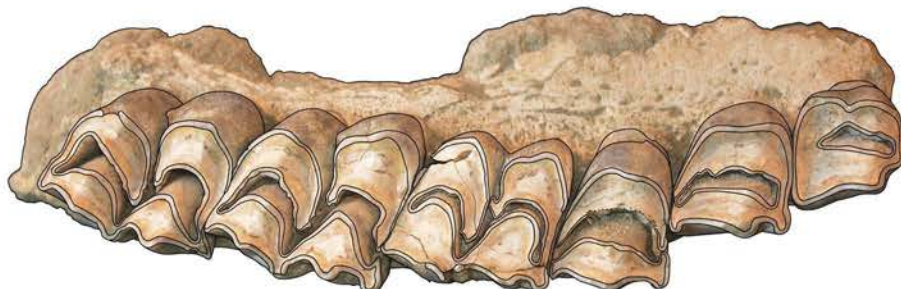
CEY-2-7217



CEY-2-17709  
(effet miroir)



APL-243





référence	Pays	population	Collections	Genre	espèce	dent étudiée
E_01				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
E_02				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
E_03				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
E_04				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
E_05				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
E_06				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
E_07				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
E_08				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
E_09				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
E_10				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
E_11				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
E_12				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
E_13				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
E_14				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
E_15				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
E_16				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
E_17				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
E_18	Ecosse	Gaick	iPHEP	<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
E_19				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
E_20				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
E_21				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
E_22				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
E_23				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
E_24				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
E_25				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
E_26				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
E_27				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
E_28				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
E_29				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
E_30				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
E_31				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
E_32				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
E_33				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
E_34				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
E_35				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-LN32				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm1
CE-Jaen-LN382				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-LN403				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-LN452				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm1
CE-Jaen-LN453biS				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-LN459				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-LN460				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm1
CE-Jaen-LN461				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm1
CE-Jaen-LN465				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm1
CE-Jaen-LN466	Espagne	Lugar-Nuevo	DBAVE-UJ	<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm1
CE-Jaen-LN515				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-LN526				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm1
CE-Jaen-LN527				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm1
CE-Jaen-LN618				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm1
CE-Jaen-LN626				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-LN628				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-LN636				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-LN637				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2

référence	Pays	population	Collections	Genre	espèce	dent étudiée
CE-Jaen-LN1106				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm1
CE-Jaen-LN1146				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-LN1147				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-LN1149				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm1
CE-Jaen-LN1154				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-LN1158				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-LN1241				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-LN1270				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-LN1279				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm1
CE-Jaen-LN1283				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm1
CE-Jaen-LN1287				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm1
CE-Jaen-LN1334				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-LN1335				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-LN1336				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-LN1337				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm1
CE-Jaen-LN1339				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm1
CE-Jaen-LN1349				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-LN1543				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC89				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm
CE-Jaen-SC875				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC896				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC899				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC905				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC906				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC907				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC908				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC914	Espagne	Lugar-Nuevo	DBAVE-UJ	<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC922				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC923				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	dp4
CE-Jaen-SC924				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm1
CE-Jaen-SC926				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC927				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC928				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC929				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC931				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC932				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC936				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC938				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC942				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm1
CE-Jaen-SC946				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC951				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC953				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm1
CE-Jaen-SC954				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC968				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC973				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm1
CE-Jaen-SC974				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC976				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC977				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC981				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC983				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC998				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC1000				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC1002				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2

référence	Pays	population	Collections	Genre	espèce	dent étudiée
CE-Jaen-SC1003				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm1
CE-Jaen-SC1004				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC1005				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC1007				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC1010				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC1019				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm1
CE-Jaen-SC1020				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC1021				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC1022				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC1023				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC1024				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC1025				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC1028				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC1035				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm1
CE-Jaen-SC1037				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC1046				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm1
CE-Jaen-SC1047				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC1049				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC1050				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC1052				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC1053				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC1054				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm1
CE-Jaen-SC1058	Espagne	Lugar-Nuevo	DBAVE-UJ	<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC1059				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm1
CE-Jaen-SC1061				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC1063				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm1
CE-Jaen-SC1080				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC1082				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC1083				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC1084				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC1085				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC1090				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC1091				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC1092				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC1093				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm1
CE-Jaen-SC1287				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm1
CE-Jaen-SC1514				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm1
CE-Jaen-SC1516				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC1521				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC1522				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC1533				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC1534				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC1543				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC1547				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-Jaen-SC1561				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
LN28V				<i>Dama</i>	<i>dama</i>	lm2
LN327				<i>Dama</i>	<i>dama</i>	lm1
LN376				<i>Dama</i>	<i>dama</i>	lm1
LN402				<i>Dama</i>	<i>dama</i>	lm1
LN427	Espagne	Lugar-Nuevo	DBAVE-UJ	<i>Dama</i>	<i>dama</i>	lm1
LN428				<i>Dama</i>	<i>dama</i>	lm2
LN442				<i>Dama</i>	<i>dama</i>	lm1
LN454				<i>Dama</i>	<i>dama</i>	lm1

référence	Pays	population	Collections	Genre	espèce	dent étudiée
LN489				<i>Dama</i>	<i>dama</i>	lm2
LN513				<i>Dama</i>	<i>dama</i>	lm1
LN518				<i>Dama</i>	<i>dama</i>	lm1
LN523				<i>Dama</i>	<i>dama</i>	lm2
LN524				<i>Dama</i>	<i>dama</i>	lm1
LN532				<i>Dama</i>	<i>dama</i>	lm1
LN620				<i>Dama</i>	<i>dama</i>	lm2
LN633				<i>Dama</i>	<i>dama</i>	lm2
LN640				<i>Dama</i>	<i>dama</i>	lm2
LN650				<i>Dama</i>	<i>dama</i>	lm2
LN1102				<i>Dama</i>	<i>dama</i>	lm1
LN1139				<i>Dama</i>	<i>dama</i>	lm1
LN1140				<i>Dama</i>	<i>dama</i>	lm1
LN1273				<i>Dama</i>	<i>dama</i>	lm1
LN1342				<i>Dama</i>	<i>dama</i>	lm1
LN1344				<i>Dama</i>	<i>dama</i>	lm1
SC884				<i>Dama</i>	<i>dama</i>	lm1
SC903				<i>Dama</i>	<i>dama</i>	lm1
SC904				<i>Dama</i>	<i>dama</i>	lm1
SC915				<i>Dama</i>	<i>dama</i>	lm1
SC918	Espagne	Lugar-Nuevo	DBAVE-UJ	<i>Dama</i>	<i>dama</i>	lm2
SC940				<i>Dama</i>	<i>dama</i>	lm1
SC969				<i>Dama</i>	<i>dama</i>	lm2
SC1008				<i>Dama</i>	<i>dama</i>	lm2
SC1009				<i>Dama</i>	<i>dama</i>	lm1
SC1012				<i>Dama</i>	<i>dama</i>	lm1
SC1013				<i>Dama</i>	<i>dama</i>	lm1
SC1016				<i>Dama</i>	<i>dama</i>	lm1
SC1018				<i>Dama</i>	<i>dama</i>	lm1
SC1031				<i>Dama</i>	<i>dama</i>	lm2
SC1033				<i>Dama</i>	<i>dama</i>	lm1
SC1041				<i>Dama</i>	<i>dama</i>	lm2
SC1055				<i>Dama</i>	<i>dama</i>	lm1
SC1060				<i>Dama</i>	<i>dama</i>	lm1
SC1064				<i>Dama</i>	<i>dama</i>	lm1
SC1066				<i>Dama</i>	<i>dama</i>	lm1
SC1087				<i>Dama</i>	<i>dama</i>	lm1
SC1346				<i>Dama</i>	<i>dama</i>	lm1
SC1525				<i>Dama</i>	<i>dama</i>	lm2
SC1550				<i>Dama</i>	<i>dama</i>	lm1
INRA-634				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
INRA-730				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
PetitePierre 633				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
PetitePierre 707				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-inra-AeB-298				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-inra-AeB-312				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-inra-AeB-596	France	Arc-en-Barrois	iPHEP	<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-inra-AeB-614				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-inra-AeB-627				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-inra-AeB-662				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-inra-AeB-688				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-inra-AeB-691				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
9_1023	France	Châteauroux	iPHEP	<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2



référence	Pays	population	Collections	Genre	espèce	dent étudiée
9_1024				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
9_1025				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
9_1035				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
9_1037				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
9_1038				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
9_1039				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
9_2054				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
9_2057				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
9_3105				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
9_3132				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
9_3133				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
9_4152				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
9_4157				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
9_4159	France	Châteauroux	iPHEP	<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
9_4161				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
9_4167				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
9_4168				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
9_4180				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
9_4189				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
9_4190				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
9_4264				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
9_4271				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
9_4278				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
9_4295				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
9_4302				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
9_4319				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
9_4339				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
9_4354				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CHIZE-6				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	UM2
CHIZE-11				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
CHIZE-53				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
CHIZE-57				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
CHIZE-85-86-N2				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
CHIZE-90				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	UM2
CHIZE-92				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm1
CHIZE-101				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
CHIZE-102r				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2r
CHIZE-105				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	UM2
CHIZE-106				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
CHIZE-108				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
CHIZE-110	France	Chizé	ONCSF-Chizé	<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
CHIZE-124				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
CHIZE-9183				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
CHIZE-86384				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
CHIZE-86386				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
CHIZE-86390				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
CHIZE-AB				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
CHIZE-B8				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
CHIZE-COL17				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	UM2
CHIZE-COL60				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
CHIZE-M4				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
CHIZE-M17				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm1
CHIZE-nn4				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm1

référence	Pays	population	Collections	Genre	espèce	dent étudiée
CHIZE-nn6	France	Chizé	ONCSF-Chizé	<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-051				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-002000				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-003090				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-004108				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-006089				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-007109				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-008076				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-009085				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-012000				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-013019				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-014000				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-017010				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-018121				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-019000				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-020064				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-023000				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-024000				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-025125				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-026000				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-027000				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-028149				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-029000				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-031000				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-034000				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-036000				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-038000				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-039000	France	Dourdan	INRA-CEF	<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-040000				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-041110				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-043000				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-044151				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-045000				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-046031				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-047150				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-048000				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-052056				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-055138				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-057135				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-059142				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-061148				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-062147				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-063080				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-064072				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-066000				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-068129				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-069000				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-070000				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-071000				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-073000				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-074083				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-075000				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-076145				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2

référence	Pays	population	Collections	Genre	espèce	dent étudiée
Cc-INRA-077127				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-078000				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-079077				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-080139				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-081000				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-082000				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-084055				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-085067				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-086000				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-090000				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-092000				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-093000				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-094000				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-095124				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-096000				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-099000	France	Dourdan	INRA-CEF	<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-100000				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-101000				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-103000				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-104000				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-105000				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-106000				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-108000				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-109000				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-112000				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-113000				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-114000				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-115000				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-116000				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-117153				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-119000				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-INRA-120000				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
11_3171				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
11_3227				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
11_3257				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
11_3332				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
11_3536				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
11_4551				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
11_4689				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
11_3158				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
11_3161				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
11_3171				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
11_3173	France	Lancosme	iPHEP	<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
11_3199				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
11_3209				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
11_3227				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
11_3257				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
11_3300				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
11_3312				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
11_3332				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
11_3336				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
11_3536				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
11_3568				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2

référence	Pays	population	Collections	Genre	espèce	dent étudiée
11_3572				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
11_4382				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
11_4468				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
11_4513				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
11_4545				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
11_4551	France	Lancosme	iPHEP	<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
11_4582				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
11_4586				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
11_4624				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
11_4625				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
11_4689				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
Ce-15CE7104				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
Ce-0104				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
Ce-0106				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
Ce-0141				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
Ce-2616				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
Ce-2620				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
Ce-2655				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
Ce-3732				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
Ce-4525				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
Ce-4526				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
Ce-4687	France	Les Bauges	iPHEP	<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
Ce-4691				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
Ce-4820				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
Ce-4821				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
Ce-4825				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
Ce-4951				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
Ce-5002				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
Ce-5038bis				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
Ce-5616				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
Ce-CEF4819				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
Ce-CEF4929				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
Ce-CEI5837				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
Cc-8640-lm2s-ptcd-db				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-8624-lm2s-ptcd-db				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-7124-lm2s-ptcd-db				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-7122-lm2d-ptcd-db				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-2637-lm2s-ptcd-db				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-2613-lm2s-ptcd-db				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-2611-lm2s-ptcd-db				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-2538-lm2s-ptcd-db				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-2184-lm2s-ptcd-db	France	Les Bauges	iPHEP	<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-2183-lm2d-ptcd-db				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-0742-lm2s-ptcd-db				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-0741-lm2s-ptcd-db				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-0642-lm2s-ptcd-db				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-0262-lm2d-ptcd-db				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-0259-lm2s-ptcd-db				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-0258-lm2d-ptcd-db				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-0017-lm2s-ptcd-db				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
Cc-0001-lm2s-ptcd-db				<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	lm2
35CE002	France	Paimpont	iPHEP	<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
35CE004				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2

référence	Pays	population	Collections	Genre	espèce	dent étudiée
35CE007				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
35CE010				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
35CE012				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
35CE013				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
35CE014				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
35CE016				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
35CE017				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
35CE020				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
35CE021	France	Paimpont	iPHEP	<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
35CE022				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
35CE032				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
35CE038				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
35CE043				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
35CE050				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
35CE052				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
35CE054				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
35CE055				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
35CE063				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
aa49641				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa56851				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa56853				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa201091				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa219275				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa235258				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa237228				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa237299				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa237309				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa254284				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa263104				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa263122				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa263154				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa263155				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa263159				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa263162				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa263163				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa263172	Norvège	Gausdal	iPHEP	<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa263173				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa263177				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa263178				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa263183				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa263184				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa263186				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa263187				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa263190				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa263191				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa263197				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa263202				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa263214				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa263216				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa263218				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa263221				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa263222				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa263227				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2

référence	Pays	population	Collections	Genre	espèce	dent étudiée
aa263230				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa263232				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa263233				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa263235				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa263244				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa263248				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa263250				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa263251				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa263259				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa263266				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa263273				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa263281				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa263285				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa263286	Norvège	Gausdal	iPHEP	<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa263289				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa263290				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa263291				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa263295				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa263296				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa263299				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa263312				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa263315				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa263323				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa263336				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa263339				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa263361				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa263362				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
Rt-244242				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-245449				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-245543				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-245546				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-245548				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-245559m2				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-245585				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-245816				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-245890				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-245905m2				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-245907				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-245916				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-245932	Norvège	Hardangervidda	arScaAn	<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-245936				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-245940				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-245944				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-246611				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-246751				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-246757				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-246834				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-246888				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-247137				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-247146				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-247147				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-247152				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-247154				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2

référence	Pays	population	Collections	Genre	espèce	dent étudiée
Rt-247155				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-247157				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-247231				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-247351				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-247386				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-247408				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-247420				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-247434				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-247711				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-248862				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-248863				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-248992				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-248996				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-249111				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-249112				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-249196				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-249199				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-249290				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-249362				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-249528				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-249585				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-249605	Norvège	Hardangervidda	arScaAn	<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-249628				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-249633				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-249634				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-249649				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-249708				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-249771				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-249772				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-250221				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-250783				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-251422				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-251974				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-251980				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-252000				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-252028				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-252083				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-252119				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-252124				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-252141				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-252142				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-2495449				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-5101004				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
CE-51988				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-52111				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-52204				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-52206				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-52210	Norvège	Hemne	iPHEP	<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-52216				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-52218				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-52222				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-52227				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-52232				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2



référence	Pays	population	Collections	Genre	espèce	dent étudiée
CE-52234				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-52235				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-52238				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-52251				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-52256				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-52261				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-52273				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-52274				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-52283				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-52285				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-52289				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-200098				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-200110				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-200119				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-200126				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-200127				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-200134				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-200135				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-200136				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-200145				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-200147				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-200159				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-200161				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-200168				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-200180	Norvège	Hemne	iPHEP	<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-200181				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-200184				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-200285				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-200296				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-200312				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-200326				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-200327				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-200331				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-200333				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-200335				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-200346				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-200349				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-200356				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm1
CE-200362				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-200380				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-209132				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm1
CE-215294				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-215296				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-215832				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-215874				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-215895				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-216063				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-216070				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-1612004-14				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
Rt-244790				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-245995	Norvège	Knutshø	arScaAn	<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-246003				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-246017				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2



référence	Pays	population	Collections	Genre	espèce	dent étudiée
Rt-246021				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-246054				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-246058				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-247155				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-247573				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-247579				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-247598				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-247604				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-247616				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-247620				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-247624				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-247625				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-247630				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-247632				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-248431				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-248443				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-248455				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-248459				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-249975				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-250018				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-250021				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-250035				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-250799				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-250802	Norvège	Knutshø	arScaAn	<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-250806				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-250808				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-250822				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-250839				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-250847				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-250853				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-250856				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-250858				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-250860				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-252372				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-252377				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-252387				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-252403				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-252404				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-252413				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-252416				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-252417				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-252421				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-252422				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-252424				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-252427				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-252428				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-252429				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
Rt-252433				<i>Rangifer</i>	<i>tarandus</i>	lm2
CE-27496				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-75677				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-75964	Norvège	Kvinnherad	iPHEP	<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-202008				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-231047				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm1

référence	Pays	population	Collections	Genre	espèce	dent étudiée
CE-231880				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm1
CE-232394				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-232439				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-232557				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-232560				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-232865				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-232877				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-248126				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-248131				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-248141				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-248151				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-248158				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-248159				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-248160d				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-248161				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-248172				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-248191				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-248192				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-248196				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-248198				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-248208				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-248210				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-248219				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-248245				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-248259				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-248268				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-248271	Norvège	Kvinnherad	iPHEP	<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm1
CE-248275				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-248278				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-248327				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-248337				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-248353				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-248360				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-248364				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-248374				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-248462				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-248557				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-248560				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-248615				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-248782				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-248807				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-248997				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-249050				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-249053				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm1
CE-249275				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-249285				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-249288				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-249306				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-249344				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-249347				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-249386				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-249394				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-249462				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2

référence	Pays	population	Collections	Genre	espèce	dent étudiée
CE-249544	Norvège	Kvinnherad	iPHEP	<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
CE-249589				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	lm2
aa257373	Norvège	Målselv	iPHEP	<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa257381				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa257396				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa257398				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa257400				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa257403				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa257404				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa257405				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa257411				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa257416				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa257419				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa257420				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa257421				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa257439				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa257441				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa257444				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa257446				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa257447				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa257448				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa257449				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa257452				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa257456				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa257509				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa257519				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa257521				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa257526				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa257528				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa257534				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa257535				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa257538				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa257539				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa257544				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa257546				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa257547				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa257557				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa257597				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa257602				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa257604				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa257607				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa257610				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa257617				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa257618				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa257622				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa257624				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa257626				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa257627				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa257632				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2
aa257636	<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2			
aa257642	<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2			
aa257645	<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2			
aa257680	<i>Alces</i>	<i>alces</i>	lm2			

référence	Pays	population	Collections	Genre	espèce	dent étudiée			
aa257683				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	Im			
aa257704				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	Im2			
aa257705				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	Im2			
aa257708	Norvège	Målselv	iPHEP	<i>Alces</i>	<i>alces</i>	Im2			
aa257710				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	Im2			
aa257726				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	Im2			
aa257729				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	Im2			
aa257731				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	Im2			
CE-A32							<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im
CE-A70				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im			
CE-A73				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im			
CE-A74				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im			
CE-A75				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im			
CE-A77				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im			
CE-A78				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im			
CE-A79				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im			
CE-A86	Pologne	Augustowska	IRM-APSB	<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im			
CE-A239				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im			
CE-A12				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im			
CE-A13				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im			
CE-A19				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im			
CE-A20				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im			
CE-A36				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im			
CE-A68				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im			
CE-A71				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im			
CE-A72				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im			
CE-4							<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im
CE-46							<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im
CE-56							<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im
CE-57				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im			
CE-91				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im			
CE-92				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im			
CE-93				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im			
CE-96				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im			
CE-97				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im			
CE-98				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im			
CE-99				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im			
CE-100	Pologne	Białowieża	IRM-APSB	<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im			
CE-107				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im			
CE-207				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im			
CE-399				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im			
CE-434				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im			
CE-551				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im			
CE-1108				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im			
CE-109968				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	UM			
CE-128088				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im			
CE-141217				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im			
CE-146163				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im			
CE-163113				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	UM			
AA-A4							<i>Alces</i>	<i>alces</i>	UM2
AA-A5	Pologne	Białowieża	IRM-APSB	<i>Alces</i>	<i>alces</i>	Im2			
AA-A6				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	dP4			
AA-A7				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	Im			
				<i>Alces</i>	<i>alces</i>				

référence	Pays	population	Collections	Genre	espèce	dent étudiée			
AA-321AC				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	UM			
AA-322AC				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	UM			
AA-324AC	Pologne	Białowieża	IRM-APSB	<i>Alces</i>	<i>alces</i>	UM			
AA-326AC				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	UM			
AA-327AC				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	UM			
Zinv_85099				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	Im			
AA-nn3				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	Im2			
AA-nn4				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	Im2			
AA-nn5				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	Im1			
AA-nn6				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	Im2			
AA-nn7				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	dp4			
AA-nn8				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	Im2			
AA-nn10				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	Im2			
AA-nn13				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	Im2			
AA-nn14				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	Im2			
AA-nn16				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	Im2			
AA-w2011				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	Im			
AA-120989				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	UM2			
AA-120990				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	Im2			
AA-120991				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	UM			
AA-120992				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	Im2			
AA-120994				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	UM2			
AA-138864				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	Im2			
AA-138865				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	Im2			
AA-140164				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	Im2			
AA_w2011				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	Im			
AA-04-2010				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	Im2			
AA-08-2010				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	Im2			
AA-15-2010	Pologne	Bierbza marshes	IRM-APSB	<i>Alces</i>	<i>alces</i>	Im2			
AA-16-2010				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	UM2			
AA-17-2010				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	Im			
AA-18-2010				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	Im2			
AA-22-2010				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	Im2			
AA-24-2010				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	Im2			
AA-30-2010				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	Im2			
AA-32-2010				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	Im2			
AA-33-2010				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	UM2			
AA-36-2010				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	Im2			
AA-37-2010				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	Im2			
AA-41-2010				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	Im2			
AA-42-2010				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	Im2			
AA-43-2010				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	Im2			
AA-45-2010				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	Im			
AA-48-2010				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	Im2			
AA-3769				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	Im2			
AA-12937				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	Im			
AA-39370-699				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	UM3			
AA-39405-701				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	UM2			
AA-39432-702				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	Im2			
AA_120992				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	Im			
AA_138865				<i>Alces</i>	<i>alces</i>	Im			
CE-K23				Pologne	Knyszynska	IRM-APSB	<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im
CE-K24							<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im

référence	Pays	population	Collections	Genre	espèce	dent étudiée
CE-K43				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im
CE-K45				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im
CE-K375				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im
CE-K44				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im
CE-K55				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im
CE-K144				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im
CE-K145				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im
CE-K154				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im
CE-K169				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im
CE-K179	Pologne	Knyszyńska	IRM-APSB	<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im
CE-K214				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im
CE-K290				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im
CE-K292				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im
CE-K298				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im
CE-K304				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im
CE-K361				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im
CE-K375				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im
CE-K520				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im
CE-K530				<i>Cervus</i>	<i>elaphus</i>	Im

référence	Pays	Localité	Collections	Genre	espèce	dent étudiée
F1034	Bulgarie	Slivnitsa	MNHNS	<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	lm2
VARnn1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	lm2
VARnn10				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	lm2
VARnn11				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM2
VARnn12				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM2
VARnn13				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM3
VARnn14				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	lm3
VARnn15				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM2
VARnn16				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	lm2
VARnn17				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	lm1
VARnn18				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	lm
VARnn19	Bulgarie	Varshets	MNHNS	<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM3
VARnn2				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM2
VARnn23				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM2
VARnn24				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM
VARnn26				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	
VARnn3				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM2
VARnn4				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	dp4
VARnn5				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	
VARnn6				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM
VARnn8				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM2
VARnn9				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	lm1
VARnn21				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	UM3
VARnn22	Bulgarie	Varshets	MNHNS	<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	dp4
VARnn25				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm2
VARnn7				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	UM3
Cey2-m1-nn2-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	m1
Cey2-m2-709-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	m2
Cey2-m2-1004-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	m2
Cey2-m2-2024-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	m2
Cey2-m2-2426-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	m2
Cey2-m2-2575-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	m2
Cey2-M2-2918-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	M2
Cey2-M2-2993-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	M2
Cey2-M2-3026-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	M2
Cey2-m2-3053-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	M2
Cey2-M2-3061-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	m2
Cey2-m2-3114-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	m2
Cey2-m2-4028-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	M2
Cey2-M2-4091-1	France	Ceyssaguet	MNPET	<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	m2
Cey2-m2-4534-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	m2
Cey2-m2-4629-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	m2
Cey2-m2-5449A-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	m2
Cey2-m2-5487-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	m2
Cey2-m2-5667-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	M2
Cey2-M2-7217-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	M2
Cey2-M2-7451-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	m2
Cey2-m2-7471-2-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	M2
Cey2-M2-7481-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	m2
Cey2-m2-7547-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	M2
Cey2-M2-7684-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	M2
Cey2-M2-8194-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	m2
Cey2-m2-8426-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	m2

référence	Pays	Localité	Collections	Genre	espèce	dent étudiée
Cey2-m2-8435bis-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	m2
Cey2-m2-8817-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	M2
Cey2-M2-8874-1bof				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	M2
Cey2-M2-8994-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	m2
Cey2-m2-9557-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	m2
Cey2-m2-10520-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	m2
Cey2-M2-10590-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	M2
Cey2-M2-10647-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	M2
Cey2-m2-10799-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	m2
Cey2-M2-11437-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	M2
Cey2-M2-12072-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	M2
Cey2-M2-12106-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	M2
Cey2-m2-12118-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	m2
Cey2-M2-12319-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	M2
Cey2-m2-12353-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	m2
Cey2-M2-12448-1	France	Ceyssaguet	MNPET	<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	M2
Cey2-M2-12527-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	M2
Cey2-M2-12576-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	M2
Cey2-m2-13632-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	m2
Cey2-m2-13969-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	m2
Cey2-M2-14360-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	M2
Cey2-M2-14368-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	M2
Cey2-m2-14712-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	m2
Cey2-m2-14719-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	m2
Cey2-m2-142262-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	m2
Cey2-M2-no-ref-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	M2
Cey2-M3-2490-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	M3
Cey2-M3-6307-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	M3
Cey2-M3-15219-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	M3
Cey2-m3-rem-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	m3
Cey2-M-13607-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	M
Cey2-M1-1912				<i>Praemegaceros</i>	<i>obscurus</i>	M1
Cey2-m2-10003				<i>Praemegaceros</i>	<i>obscurus</i>	m2
Cey2-m2-10328				<i>Praemegaceros</i>	<i>obscurus</i>	m2
Cey2-m2-10597				<i>Praemegaceros</i>	<i>obscurus</i>	m2
Cey2-m2-13773				<i>Praemegaceros</i>	<i>obscurus</i>	m2
Cey2-M2-2292				<i>Praemegaceros</i>	<i>obscurus</i>	M2
Cey2-M2-2394				<i>Praemegaceros</i>	<i>obscurus</i>	M2
Cey2-m2-4622	France	Ceyssaguet	MNPET	<i>Praemegaceros</i>	<i>obscurus</i>	m2
Cey2-M2-5624				<i>Praemegaceros</i>	<i>obscurus</i>	M2
Cey2-m2-9843				<i>Praemegaceros</i>	<i>obscurus</i>	m2
Cey2-M2-NN2				<i>Praemegaceros</i>	<i>obscurus</i>	M2
Cey2-M2-NN3				<i>Praemegaceros</i>	<i>obscurus</i>	M2
Cey2-M3-10086				<i>Praemegaceros</i>	<i>obscurus</i>	M3
Cey2-M3-2047bis				<i>Praemegaceros</i>	<i>obscurus</i>	M3
Cey2-m3-NN1				<i>Praemegaceros</i>	<i>obscurus</i>	m3
Cey2-m1-11172				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	m1
Cey2-M1-14887				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	M1
Cey2-m2-10542				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	m2
Cey2-M2-12303	France	Ceyssaguet	MNPET	<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	M2
Cey2-M2-12465				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	M2
Cey2-m2-13753				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	m2
Cey2-m2-14177				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	m2



référence	Pays	Localité	Collections	Genre	espèce	dent étudiée
Cey2-m2-14231				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	m2
Cey2-m2-14349				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	m2
Cey2-M2-14392				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	M2
Cey2-m2-14832				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	m2
Cey2-m2-14917				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	m2
Cey2-m2-15042				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	m2
Cey2-m2-15065				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	m2
Cey2-m2-15075				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	m2
Cey2-m2-15076				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	m2
Cey2-m2-15118				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	m2
Cey2-m2-15151				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	m2
Cey2-m2-15154				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	m2
Cey2-m2-15194				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	m2
Cey2-M2-2176	France	Ceyssaguet	MNPET	<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	M2
Cey2-m2-2318				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	m2
Cey2-m2-2385				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	m2
Cey2-m2-2430				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	m2
Cey2-m2-25sp				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	m2
Cey2-M2-2764				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	M2
Cey2-M2-5208				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	M2
Cey2-M2-5415				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	M2
Cey2-m2-7057				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	m2
Cey2-m2-8206				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	m2
Cey2-m2-8220				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	m2
Cey2-M2-8398				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	M2
Cey2-M2-9412				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	M2
CHI2011-0-1-84				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM3
CHI2011-0-1-86-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	
CHI2011-0-1-865-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	
CHI2011-0-1-94-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	lm3
CHI2011-0-2-116-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	lm2
CHI2011-0-2-119-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	lm1
CHI2011-0-2-122-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	lm2
CHI2011-0-2-123-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	lm2
CHI2011-0-2-98-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM1
CHI2011-0-3-844-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM1
CHI2011-0-3-846-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM1
CHI2011-0-3-847-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM1
CHI2011-0-3-848-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	
CHI2011-0-3-849-1	France	Chilhac	MPC	<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM1
CHI2011-0-3-850-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM3
CHI2011-0-3-852-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM3
CHI2011-0-3-853-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM3
CHI2011-0-3-854-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM3
CHI2011-0-3-855-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM3
CHI2011-0-3-856-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM3
CHI2011-0-3-858-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM3
CHI2011-0-3-859-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM3
CHI2011-0-3-860-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	
CHI2011-0-3-861-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM3
CHI2011-0-3-863-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	
CHI2011-0-3-864-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM3
CHI2011-0-3-865-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM3

référence	Pays	Localité	Collections	Genre	espèce	dent étudiée
CHI2011-0-3-866-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM3
CHI2011-0-3-867-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	
CHI2011-0-3-868-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM3
CHI2011-0-3-869-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM3
CHI2011-0-3-8701-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM3
CHI2011-0-3-871-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM1
CHI2011-0-3-872-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM1
CHI2011-0-3-874-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM2
CHI2011-0-3-875-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM3
CHI2011-0-3-876-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	
CHI2011-0-3-877-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM1
CHI2011-0-3-878-2-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM2
CHI2011-0-3-879-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM2
CHI2011-0-3-880-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM2
CHI2011-0-3-881-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM2
CHI2011-0-3-897-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM2
CHI2011-0-3-938-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	lm1?
CHI2011-0-3-939-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	lm1
CHI2011-0-3-940-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	lm1
CHI2011-0-3-941-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	lm1
CHI2011-0-3-942-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	lm2
CHI2011-0-3-944-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	lm3
CHI2011-0-3-945-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	lm3
CHI2011-0-3-947-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	lm3
CHI2011-0-3-948-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	lm3
CHI2011-0-3-949-1	France	Chilhac	MPC	<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	
CHI2011-0-3-950-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	lm2
CHI2011-0-3-953-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	lm1
CHI2011-0-3-955-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	lm2
CHI2011-0-3-956-2-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	lm2
CHI2011-0-3-959-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	lm3
CHI2011-0-3-962-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	
CHI2011-0-3-967-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	lm2
CHI2011-0-4-24-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM1
CHI2011-0-4-32-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	lm2
CHI2011-0-4-35-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	lm2
CHI2011-0-4-51-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	lm2
CHI2012-0-2-462-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM3
CHI2012-0-4-464-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM3
CHI2012-0-4-466-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM
CHI2013-0-3-225-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM2
CHI2014-0-1-29-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	lm2
CHI2015-0-1-21-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM1
CHI2015-0-2-29-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM3
CHI2015-0-3-1-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	lm3
CHI2015-0-3-2-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	lm2
CHI2015-0-3-26-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM1
CHI2015-0-3-34-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM2
CHI2015-0-4-25-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM2
CHI2015-0-4-4-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	lm3
CHI2011-0-1-103-1				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	dp4
CHI2011-0-2-156-1	France	Chilhac	MPC	<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm3
CHI2011-0-3-1004-1				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	dp4

référence	Pays	Localité	Collections	Genre	espèce	dent étudiée
CHI2011-0-3-1006-1				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	LM1
CHI2011-0-3-1008-1				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	UM1
CHI2011-0-3-1009-1				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	UM2
CHI2011-0-3-895-1				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	UM2
CHI2011-0-3-946-1				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	Im3
CHI2012-0-3-1003-1				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	Im2?
CHI2012-0-3-707-1	France	Chilhac	MPC	<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	UM3
CHI2014-0-1-24-1				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	LM2
CHI2015-0-1-1				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	Im3
CHI2015-0-3-5-1				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	Im3
CHI2015-0-3-7-1				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	Im2
CHI2015-0-3-8-1				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	UM3
CHI2015-0-4-6-1				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	Im1
FSL211809				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	Im2
FSL211811				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	Im2
FSL495059				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	Im2
FSL495170				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	Im1
FSL495171				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	Im3
FSL495277				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	UM2
FSL495472				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	Im2
FSL495593				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	Im1
FSL495784				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	Im1
FSL495884				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	UM2
FSL495979				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	UM2
FSL496117				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	Im1
FSL496129				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	Im2
FSL496159				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	UM2
FSL496165				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	UM1
FSL496195				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	Im2
FSL496202				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	
FSL496230				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	Im2
FSL496248	France	Saint-Vallier	LGL-UCBL1	<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	UM2
FSL496253				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	Im2
FSL496597				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	UM2
FSL496724				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	UM2
FSL496775				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	Im
FSL496793				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	UM2
FSL496936				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	Im1
FSL496997				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	Im2
FSL497037				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	Im2
FSL497064				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	UM2
FSL497071				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	Im1
FSL497091				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	UM2
FSL497113				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	UM2
FSL497162				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	UM2
FSL497163				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	Im2
FSL497291				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	UM2
FSL497380				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	Im2
FSL497442				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	Im2
FSL497645				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	Im1
FSL497665				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	Im1
FSL495356	France	Saint-Vallier	LGL-UCBL1	<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	Im1
FSL495903				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	Im2

référence	Pays	Localité	Collections	Genre	espèce	dent étudiée
FSL496805	France	Saint-Vallier	LGL-UCBL1	<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	lm2
FSL211782				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm2
FSL211784				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm2
FSL211797				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm1
FSL211914				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	UM2
FSL495093				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	UM2
FSL495392				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	UM2
FSL495567				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm2
FSL495569				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm2
FSL495571				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm2
FSL495596				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm1
FSL495598				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm2
FSL495602				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm2
FSL495613				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	UM2
FSL495616				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	UM2
FSL495618				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm2
FSL495643				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	UM3
FSL495916				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	UM2
FSL495965				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm2
FSL495973				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm2
FSL496107				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	dp4
FSL496113				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm2
FSL496125	France	Saint-Vallier	LGL-UCBL1	<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm2
FSL496146				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm2
FSL496148				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	UM
FSL496153				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm2
FSL496156				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	UM2
FSL496215				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm1
FSL496271				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm2
FSL496593				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm2
FSL496601				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	UM
FSL496641				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	UM
FSL496854				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm2
FSL496856				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm2
FSL496916				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	UM2
FSL496952				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	UM
FSL496995				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm1
FSL497004				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	UM
FSL497029				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm2
FSL497085				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm2
FSL497156				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm2
FSL497379				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	UM2
FSL497386				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm2
FSL497636				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm2
FSL497647				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm2
conf20162051				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	UM2
conf20162056				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	UM2
conf20162057				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	UM2
conf20162058	France	Saint-Vallier	MCL	<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	UM2
conf20162060				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	UM2
conf20162061				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	UM2
conf20162063				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	lm2
conf20162064				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	lm2

référence	Pays	Localité	Collections	Genre	espèce	dent étudiée
conf20162065				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	lm2
conf20162066				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	lm2
conf20162067				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	UM2
conf20162069	France	Saint-Vallier	MCL	<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	UM2
conf20162070				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	UM2
conf20162071				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	UM2
conf20162072				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	UM2
conf201620084				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	
conf20162082				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM2
conf20162087				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM2
conf20162103				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM2
conf20162104				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM2
conf20162105				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM2
conf20162106				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	lm2
conf20162107				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	lm2
conf20162108				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	lm1
conf20162109	France	Saint-Vallier	MCL	<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	lm2
conf20162110				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	dp4
conf20162112				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	lm2
conf20162113				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM2
conf20162114				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	lm2
conf20162115				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	lm2
conf20162116				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	lm2
conf20162117				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM2
conf20162118				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM2
conf20162119				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM2
conf20162003				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	UM2
conf20162004				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	UM2
conf20162005				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	UM2
conf20162007				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	UM2
conf20162008				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	UM2
conf20162009				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	UM2
conf20162010				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	UM2
conf20162011				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	UM2
conf20162024				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm2
conf20162025				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm2
conf20162026				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm2
conf20162027				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm2
conf20162028				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm2
conf20162029	France	Saint-Vallier	MCL	<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm2
conf20162030				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	
conf20162032				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm2
conf20162033				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm2
conf20162034				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm2
conf20162035				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm2
conf20162036				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm2
conf20162037				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm2
conf20162038				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm2
conf20162039				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm2
conf20162040				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm2
conf20162041				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm2
conf20162042				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm2
conf20162044				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	UM2

référence	Pays	Localité	Collections	Genre	espèce	dent étudiée			
SAI2003-15-10-1				<i>Praemegaceros</i>	sp. indet.	UM1			
SAI2003-15-13-1				<i>Praemegaceros</i>	sp. indet.	Im			
SAI2003-15-16-1				<i>Praemegaceros</i>	sp. indet.	UM			
SAI2003-15-17-1				<i>Praemegaceros</i>	sp. indet.	Im2			
SAI2003-15-2-1	France	Sainzelles	MCPV	<i>Praemegaceros</i>	sp. indet.	Im3			
SAI2003-15-5-1				<i>Praemegaceros</i>	sp. indet.	Im2			
SAI2003-15-6-1				<i>Praemegaceros</i>	sp. indet.	Im2			
SAI2003-15-7-1				<i>Praemegaceros</i>	sp. indet.	Im2			
SAI2003-15-8-1				<i>Praemegaceros</i>	sp. indet.	UM2			
SAI2003-15-9-1				<i>Praemegaceros</i>	sp. indet.	UM1			
FSL210636							<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	Im2
FSL210664							<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	Im2
FSL210666							<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	Im2
FSL210669a				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM			
FSL210669b				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM			
FSL210670	France	Senèze	LGL-UCBL1	<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	Im2			
FSL210672				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	Im2			
FSL210681				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	Im2			
FSL210682				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM2			
FSL210711				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	Im2			
FSL210712				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	Im			
FSL210500							<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	Im2
FSL210501							<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	Im2
FSL210502							<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	Im2
FSL210503							<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	dp4
FSL210504				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	dp4			
FSL210505				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	Im2			
FSL210506				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	Im2			
FSL210507				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	dp4			
FSL210508				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	Im2			
FSL210510				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	UM2			
FSL210513				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	Im2			
FSL210514				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	dp4			
FSL210515				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	Im2			
FSL210550	France	Senèze	LGL-UCBL1	<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	UM2			
FSL210552				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	Im2			
FSL210553				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	dp4			
FSL210554				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	Im2			
FSL210555				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	Im2			
FSL210555bis				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	Im2			
FSL210556				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	Im2			
FSL210557				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	Im2			
FSL210558				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	Im2			
FSL210559a				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	UM2			
FSL210559b				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	UM2			
SZ10				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	UM2			
SZ6				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	Im2			
SZ7				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	Im2			
APL243-1							<i>Arvenoceros</i>	<i>verestchagini</i>	UM2
APL274-1				Grèce	Apollonia	LGPU	<i>Arvenoceros</i>	<i>verestchagini</i>	UM2
APL33-1	<i>Arvenoceros</i>	<i>verestchagini</i>	Im2						
APL384-1	<i>Arvenoceros</i>	<i>verestchagini</i>	Im2						
APL28-1	gen. Indet.	sp. indet.	Im3						

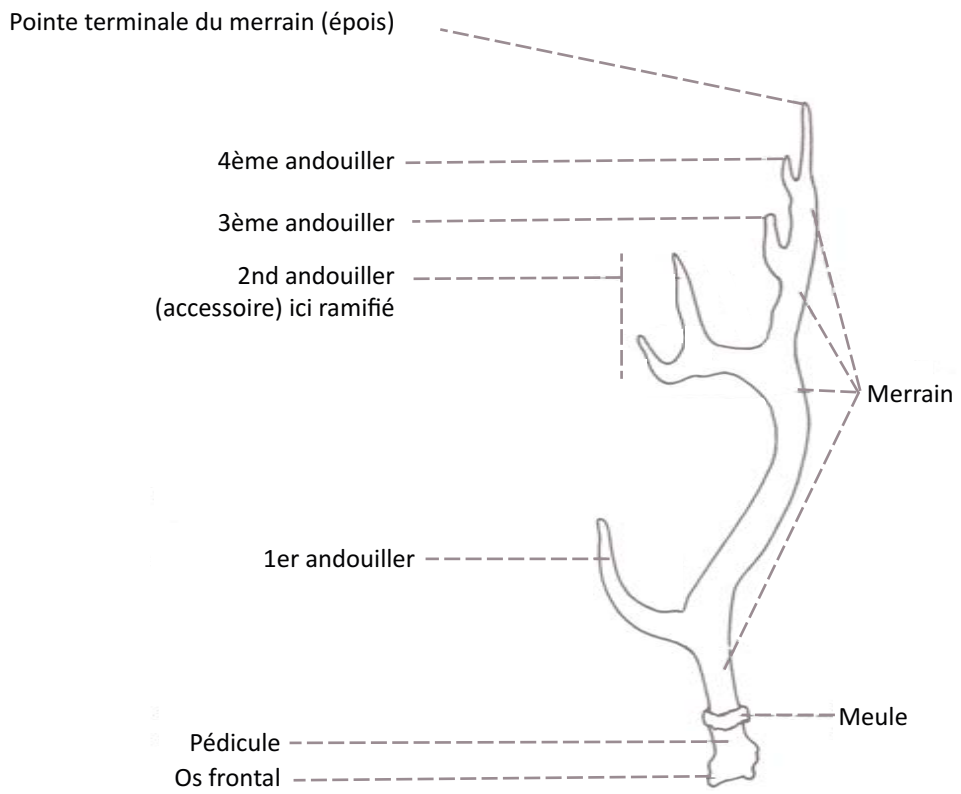


référence	Pays	Localité	Collections	Genre	espèce	dent étudiée
APL29-1				gen. Indet.	sp. indet.	UM1
APL325-1				gen. Indet.	sp. indet.	UM2
APL327-1				gen. Indet.	sp. indet.	dp4
APL36-1				gen. Indet.	sp. indet.	dp4
APL401-1				gen. Indet.	sp. indet.	UM2
APL467-1				gen. Indet.	sp. indet.	dp4
APL482-1				gen. Indet.	sp. indet.	UM2
APL483-1				gen. Indet.	sp. indet.	UM2
APL507-1				gen. Indet.	sp. indet.	dp4
APL660-1	Grèce	Apollonia	LGPU	gen. Indet.	sp. indet.	UM2
APL720-1				gen. Indet.	sp. indet.	UM2
APL724-1				gen. Indet.	sp. indet.	lm2
APL725-1				gen. Indet.	sp. indet.	lm2
APL727-1				gen. Indet.	sp. indet.	UM1
APL730-1				gen. Indet.	sp. indet.	UM2
APL732-1				gen. Indet.	sp. indet.	UM2
APL733-1				gen. Indet.	sp. indet.	UM2
APL737-1				gen. Indet.	sp. indet.	
APL402-1				<i>Praemegaceros</i>	<i>pliotarandoides</i>	
APL491-1				<i>Praemegaceros</i>	<i>pliotarandoides</i>	
DFN168-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM2
DFN24-1	Grèce	Dafnero	LGPU	<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM2
DFN76-1				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM2
DFN117-1				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	
DFN158-1	Grèce	Dafnero	LGPU	<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm2
DFN159-1				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm2
DFN185-1				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	UM2
GER1				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	lm1
GER135				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	lm2
GER135b				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	lm2
GER143				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	lm1
GER145				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	lm1
GER146				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	lm1
GER182				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	lm2
GER183				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	lm2?
GER185				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	UM2
GER188				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	UM2
GER189				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	lm1
GER192				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	UM2
GER193				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	UM2
GER194	Grèce	Gerakarou	LGPU	<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	UM2
GER2				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	lm2
GER200				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	UM2
GER202				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	UM2
GER203				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	UM2
GER205				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	UM2
GER206				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	UM2
GER212				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	UM2
GER213				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	UM2
GER215				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	lm1
GER216				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	lm1
GER217				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	UM2
GER220				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	lm2

référence	Pays	Localité	Collections	Genre	espèce	dent étudiée
GER224				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	lm2
GER230				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	lm2
GER231				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	lm2
GER232				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	lm2
GER233				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	lm2
GER234				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	lm2
GER240				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	UM2
GER246	Grèce	Gerakarou	LGPU	<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	UM2
GER248				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	UM2
GER249				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	UM2
GER249b				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	
GER252				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	UM2
GER3				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	lm2
GER4				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	UM2
GERNN				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	UM1
GER132				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM2
GER134				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM2
GER136				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	lm2
GER186				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM2
GER187	Grèce	Gerakarou	LGPU	<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM2
GER191				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM2
GER214				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM2
GER345				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	lm2
GER5alpha				<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	lm1
KRI-30-1	Grèce	Krimni	LGPU	<i>Eucladoceros</i>	<i>ctenoides</i>	UM2
LIB54-1				gen. indet.	sp. indet.	UM2
LIB35-1				gen. indet.	sp. indet.	lm2
LIB56-1				gen. indet.	sp. indet.	UM2
LIB60-1				gen. indet.	sp. indet.	
LIB63-1				gen. indet.	sp. indet.	lm3
LIB64-1				gen. indet.	sp. indet.	lm2
LIB65-1	Grèce	Libakos	LGPU	gen. indet.	sp. indet.	lm1
LIB66-1				gen. indet.	sp. indet.	lm2
LIB67-1				gen. indet.	sp. indet.	lm2
LIB68-1				gen. indet.	sp. indet.	lm2
LIB79-1				gen. indet.	sp. indet.	dp4
LIB88-1				gen. indet.	sp. indet.	lm3
LIB89-1				gen. indet.	sp. indet.	lm1
LIB33-1				cf. <i>Dama</i>	<i>vallonnetensis</i>	
LIB37-1				cf. <i>Dama</i>	<i>vallonnetensis</i>	lm2
LIB48-1				cf. <i>Dama</i>	<i>vallonnetensis</i>	UM3
LIB49-1				cf. <i>Dama</i>	<i>vallonnetensis</i>	UM3
LIB50-1	Grèce	Libakos	LGPU	cf. <i>Dama</i>	<i>vallonnetensis</i>	UM1
LIB51-1				cf. <i>Dama</i>	<i>vallonnetensis</i>	UM2
LIB85-1				cf. <i>Dama</i>	<i>vallonnetensis</i>	lm3
LIB86-1				cf. <i>Dama</i>	<i>vallonnetensis</i>	lm3
LIB87-1				cf. <i>Dama</i>	<i>vallonnetensis</i>	lm1
S200-1				cf. <i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	lm2
S465-1	Grèce	Sesklo	NKUA	cf. <i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	lm2
S490-1				cf. <i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	lm1
TSR135-14-1				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	UM2
TSR156-14-1	Grèce	Tsiotra Vrissi	LGPU	<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	UM2
TSR17-15-1				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	UM2

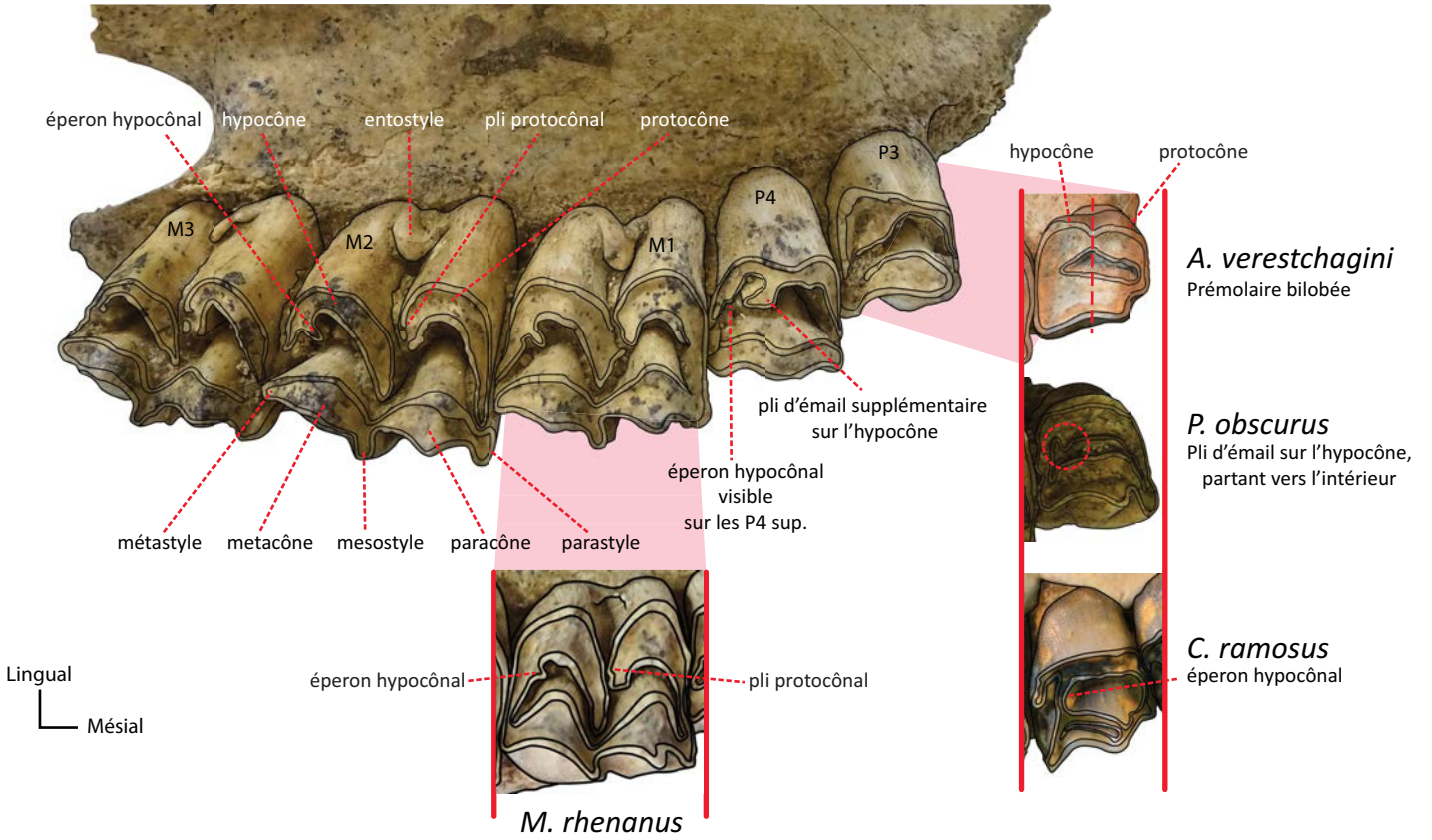


référence	Pays	Localité	Collections	Genre	espèce	dent étudiée
TSR18-15-1	Grèce	Tsiotra Vrissi	LGPU	<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm2
VOL213-1				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	lm2
VOL26-1	Grèce	Volakas	LGPU	<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	lm2
VOL51-1				<i>Croizetoceros</i>	<i>ramosus</i>	UM2
VOL11-1				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm1
VOL13-1				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm2
VOL16-1				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm2
VOL17-1				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm2
VOL210-1	Grèce	Volakas	LGPU	<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	lm2
VOL32-1				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	UM2
VOL34-1				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	UM2
VOL37-1				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	UM2
VOL46-1				<i>Metacervoceros</i>	<i>rhenanus</i>	UM2

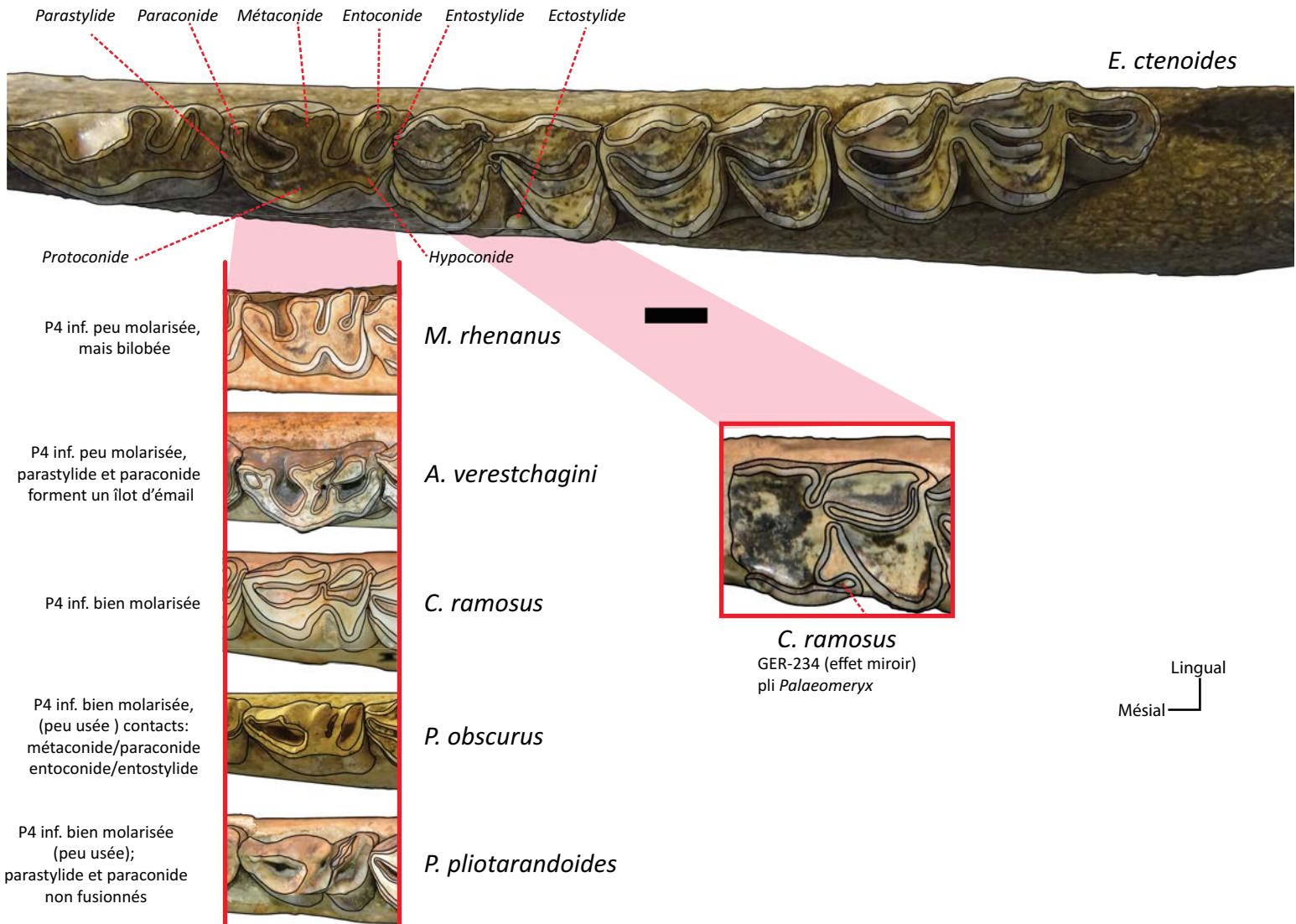


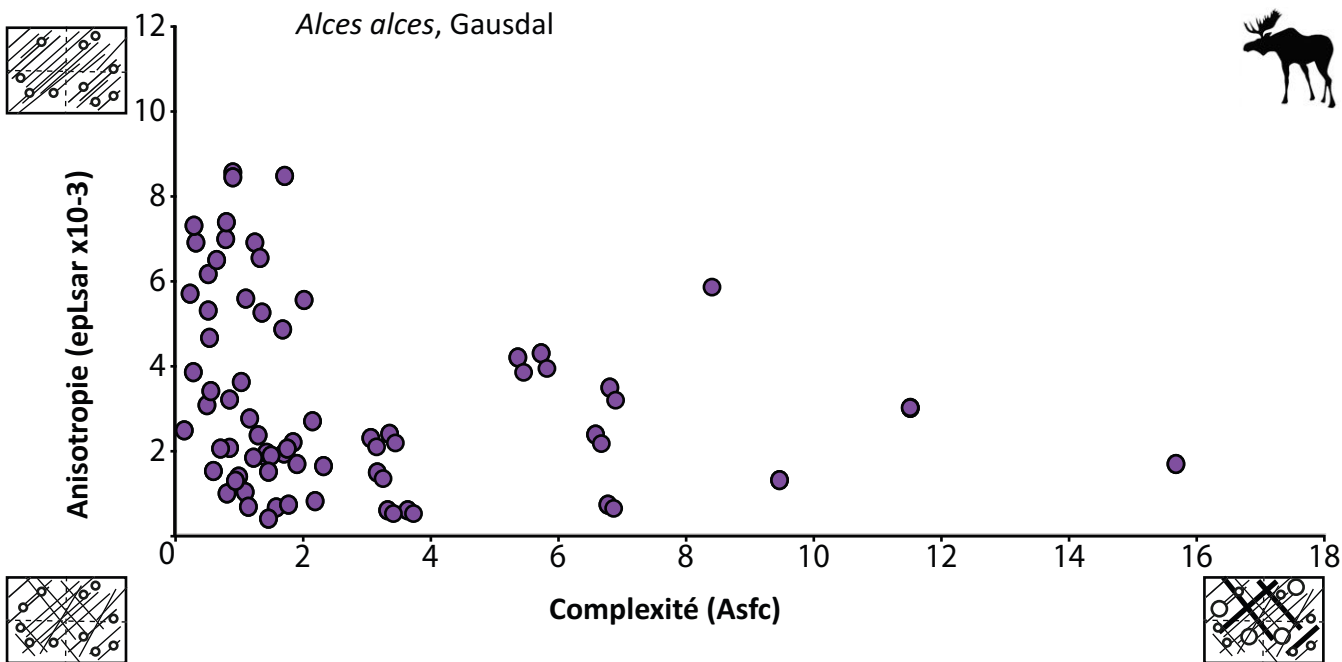
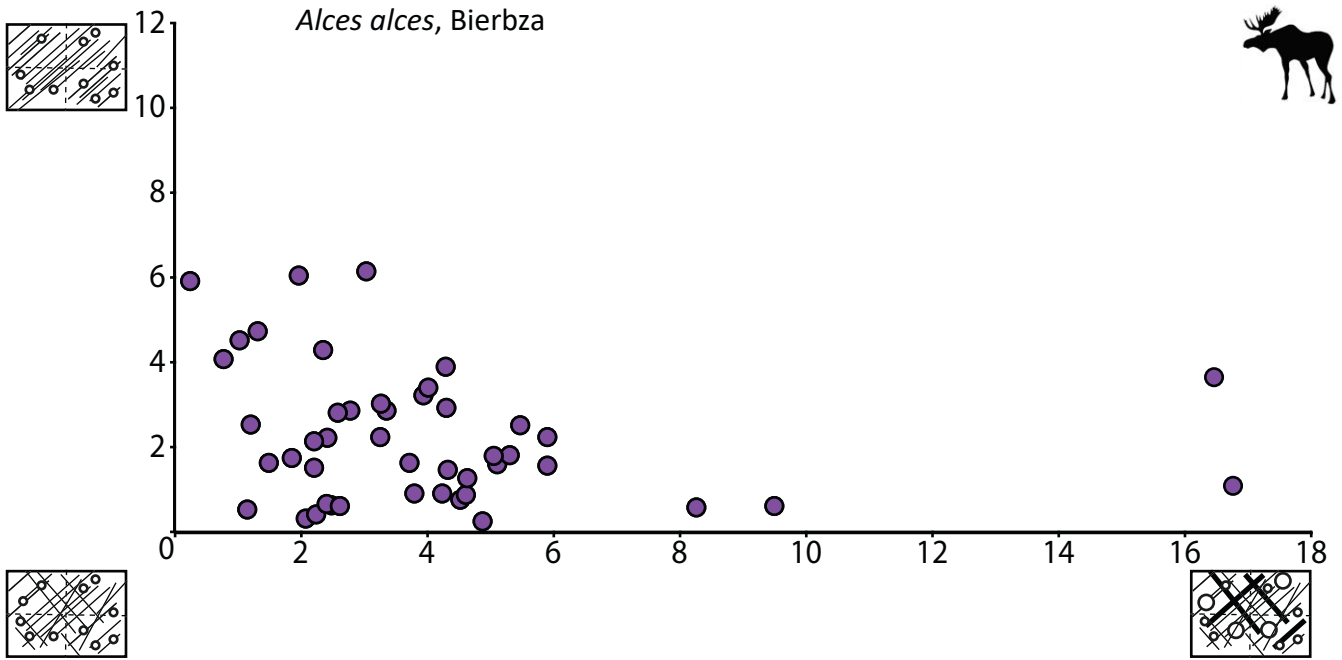
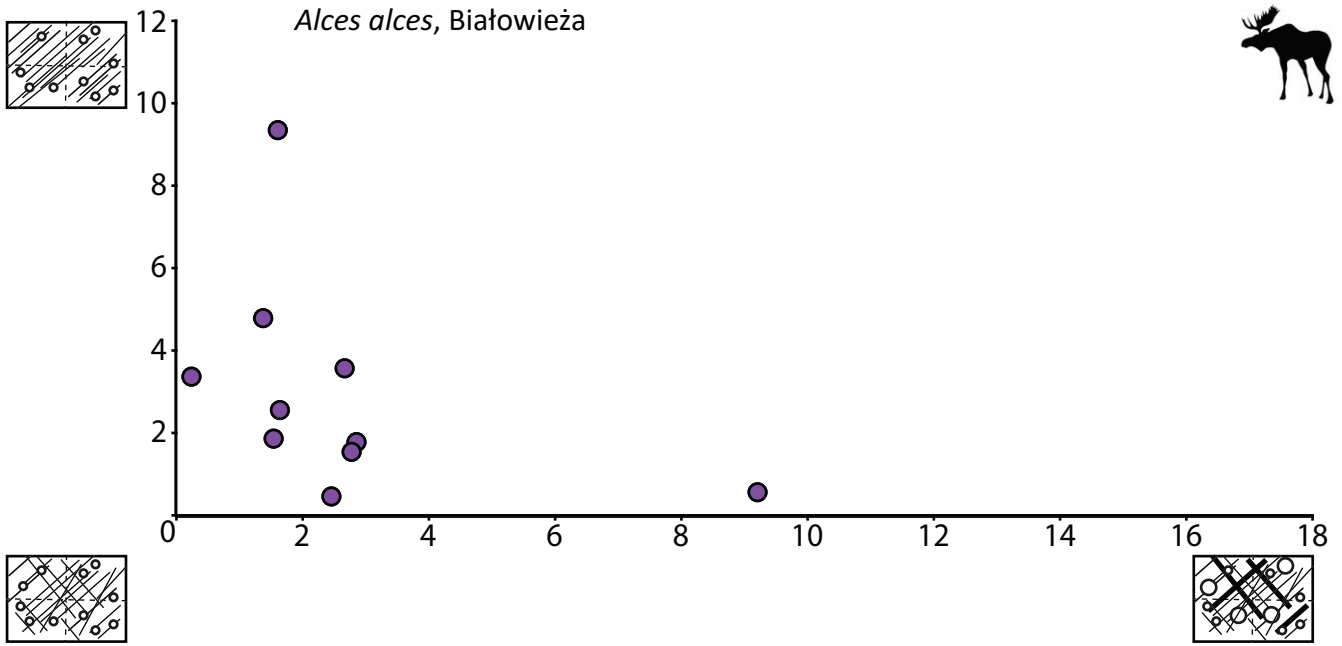
a/

*E. ctenoides*

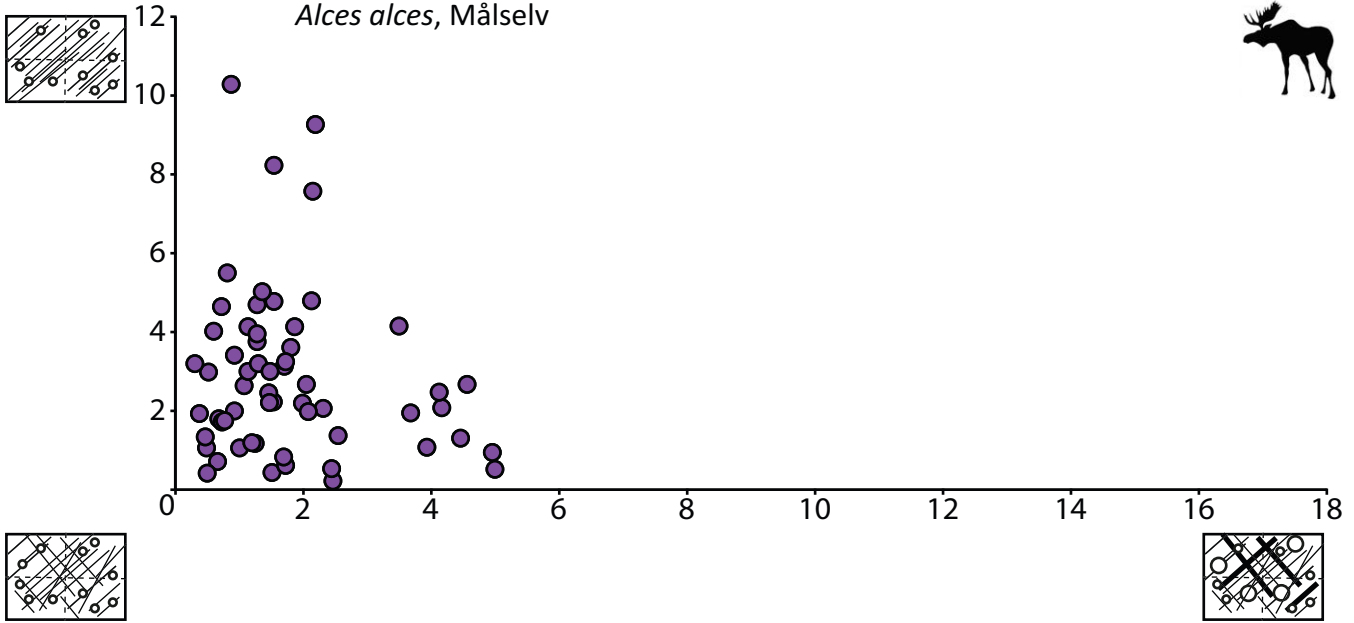


b/

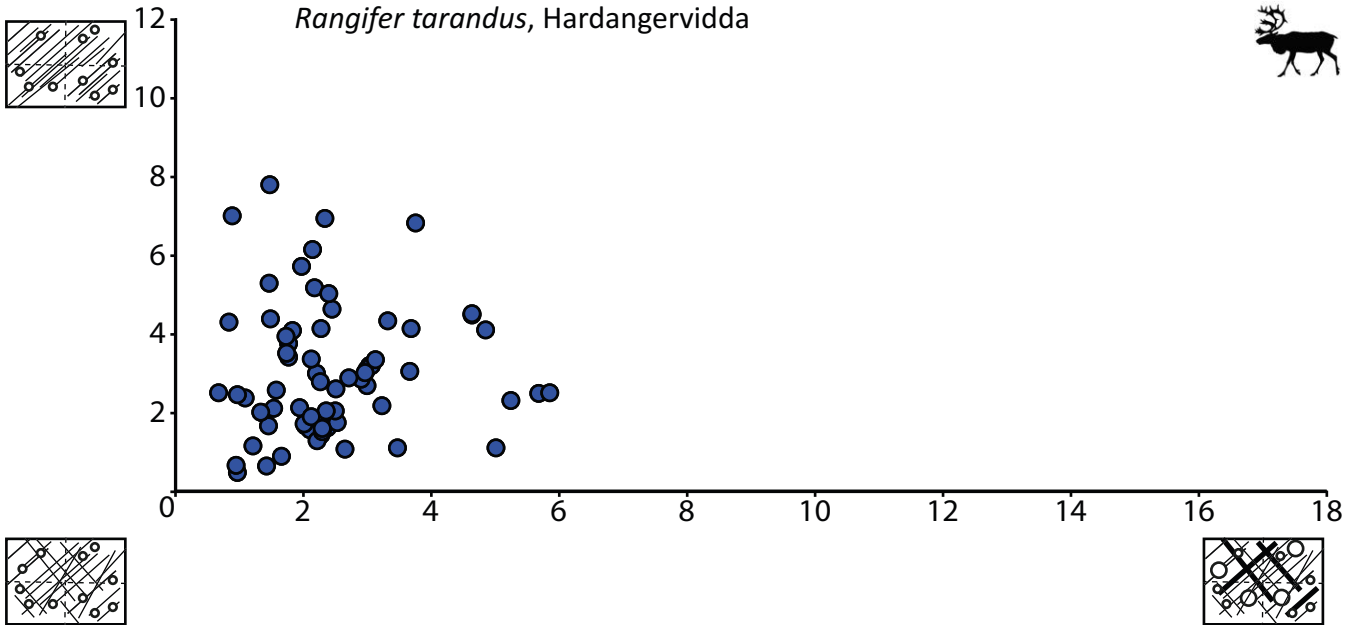




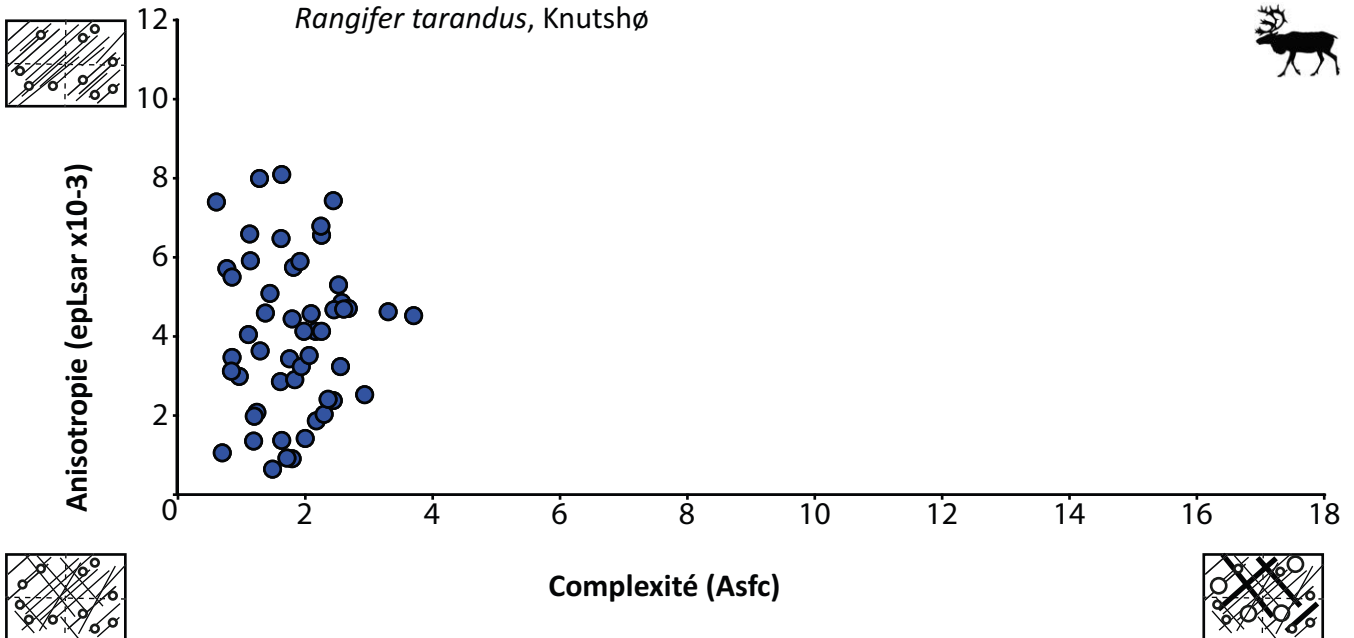
*Alces alces*, Måselv

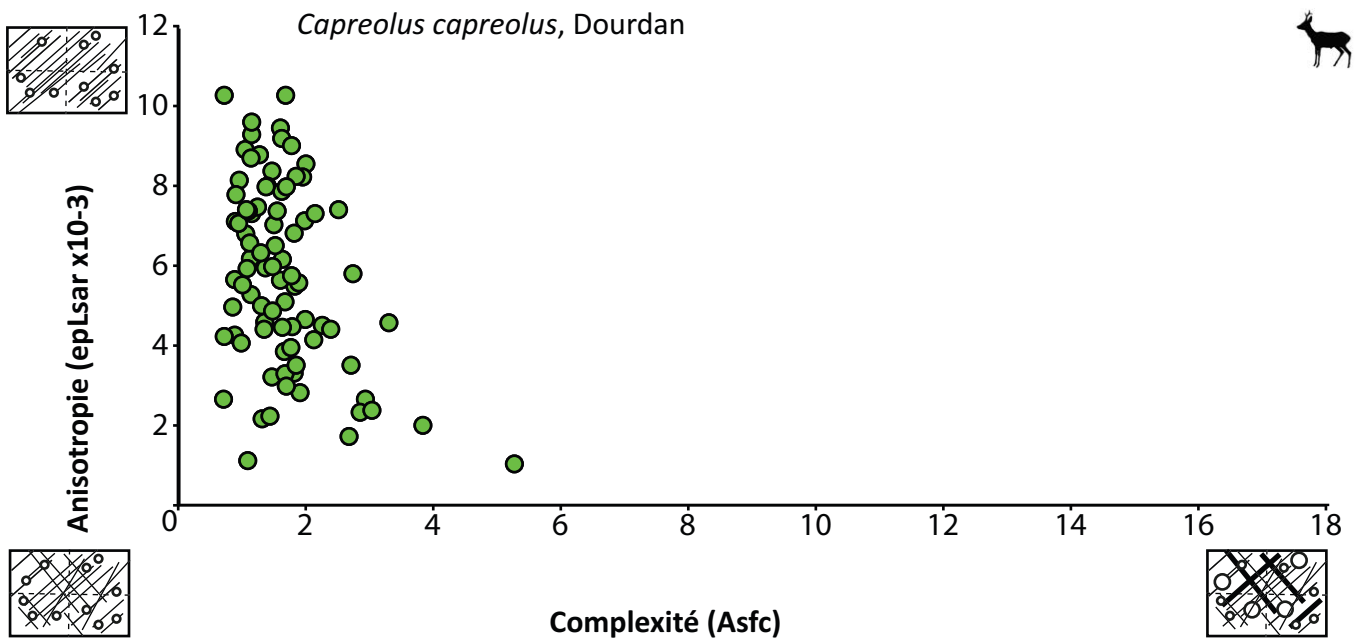
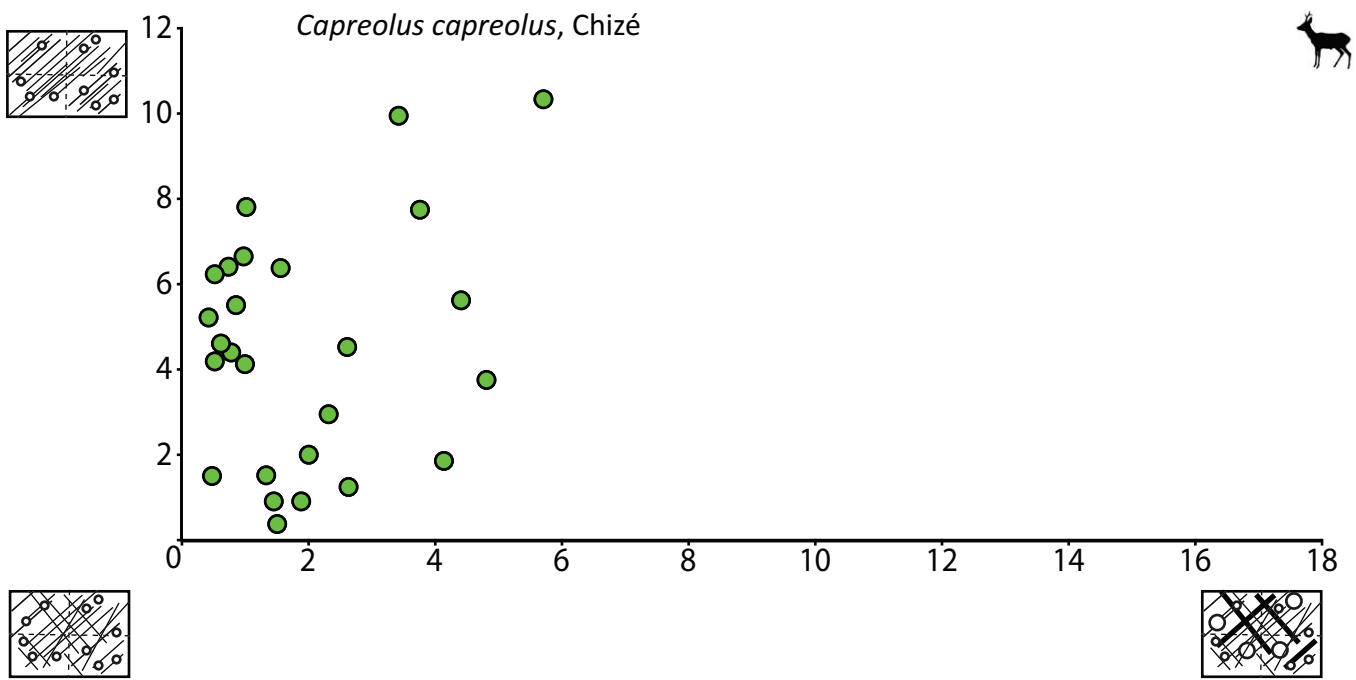
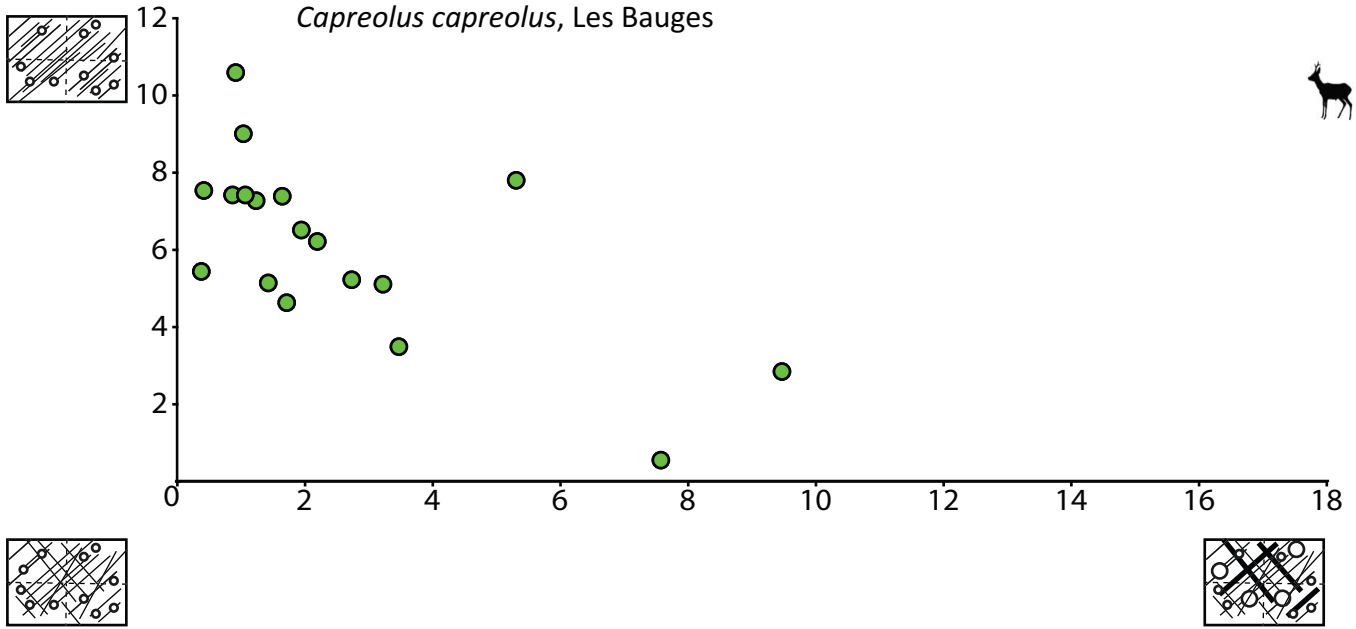


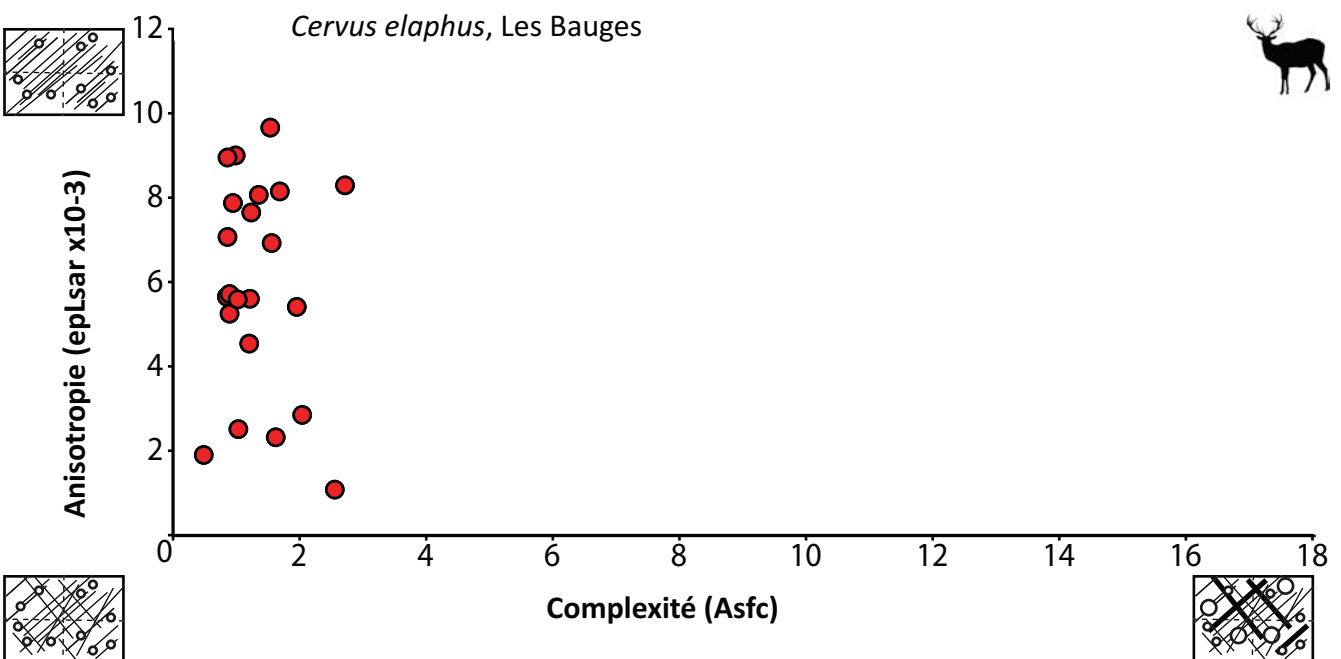
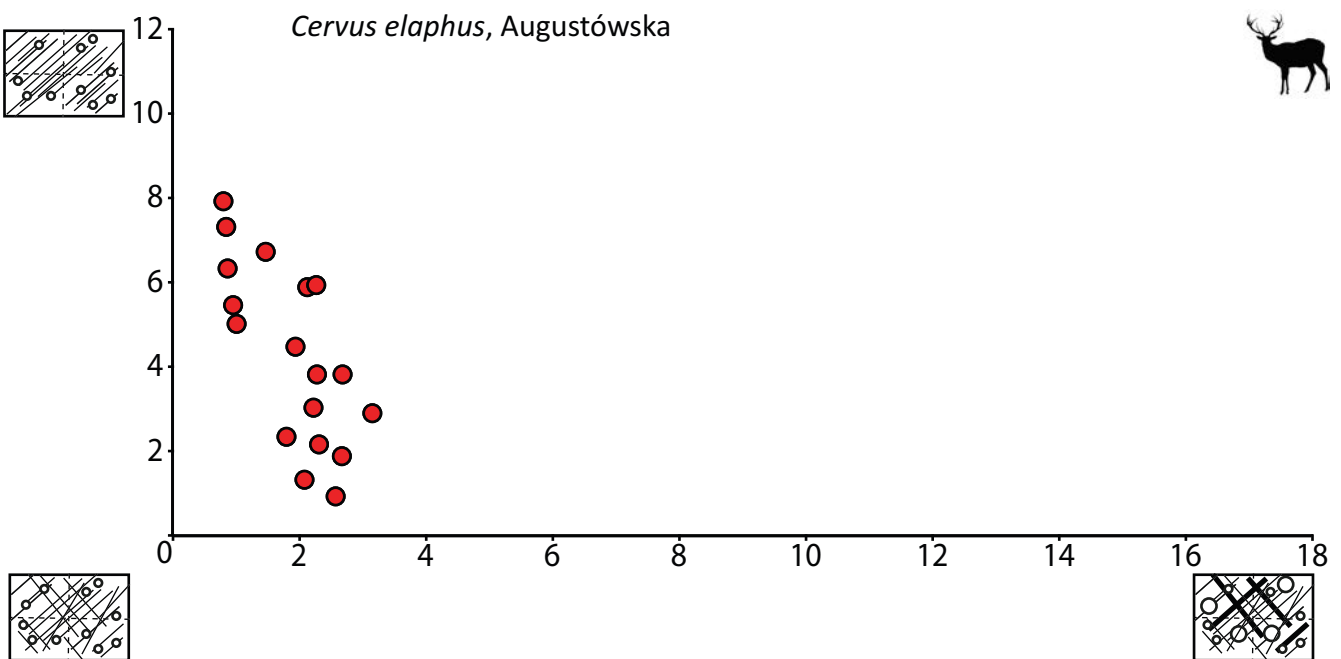
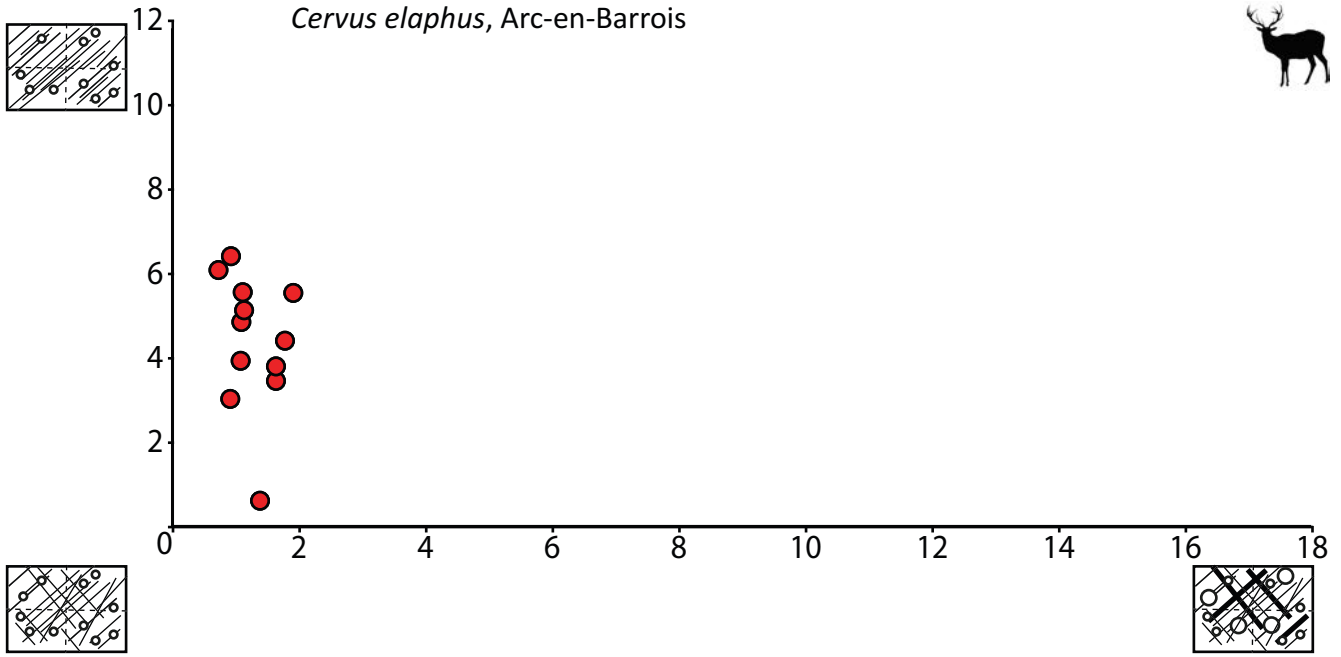
*Rangifer tarandus*, Hardangervidda

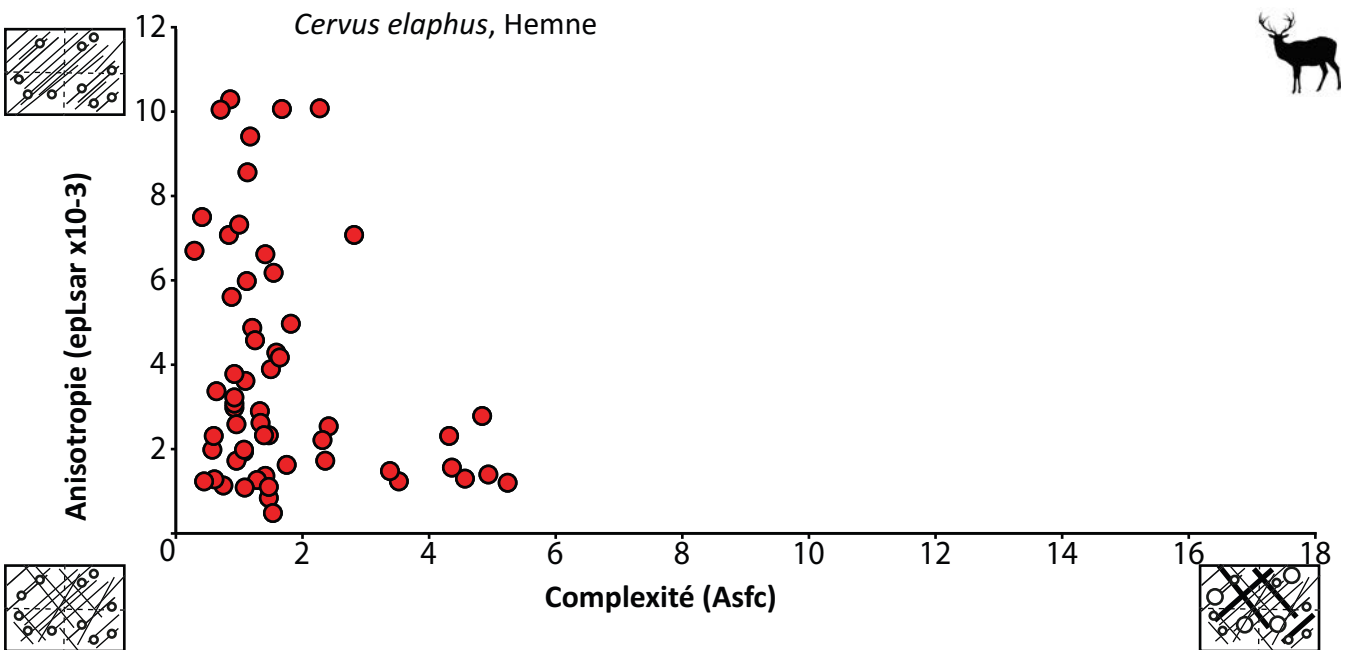
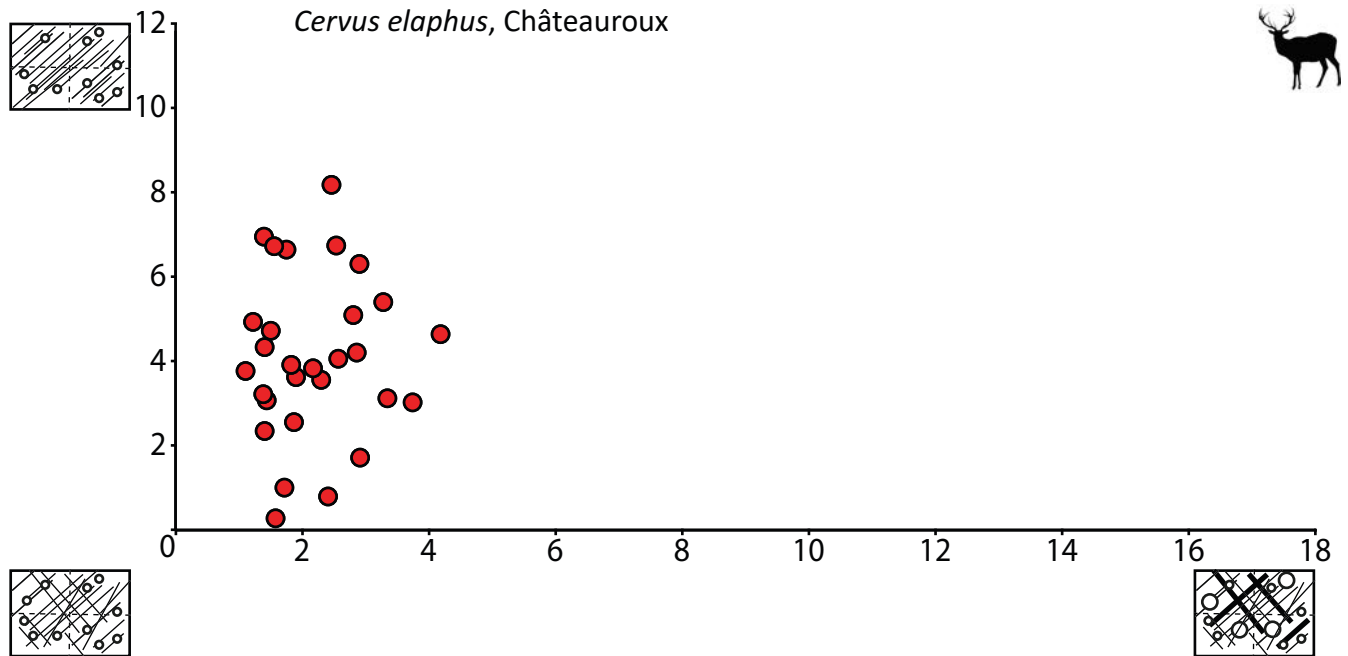
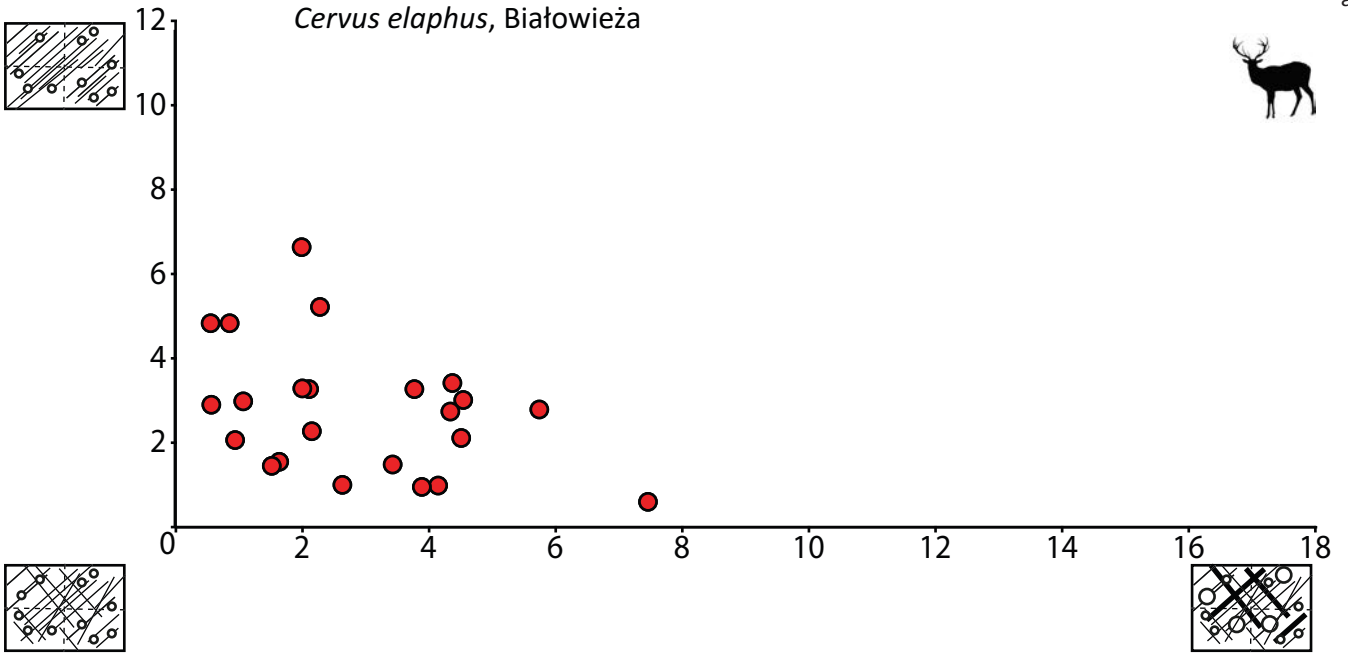


*Rangifer tarandus*, Knutshø



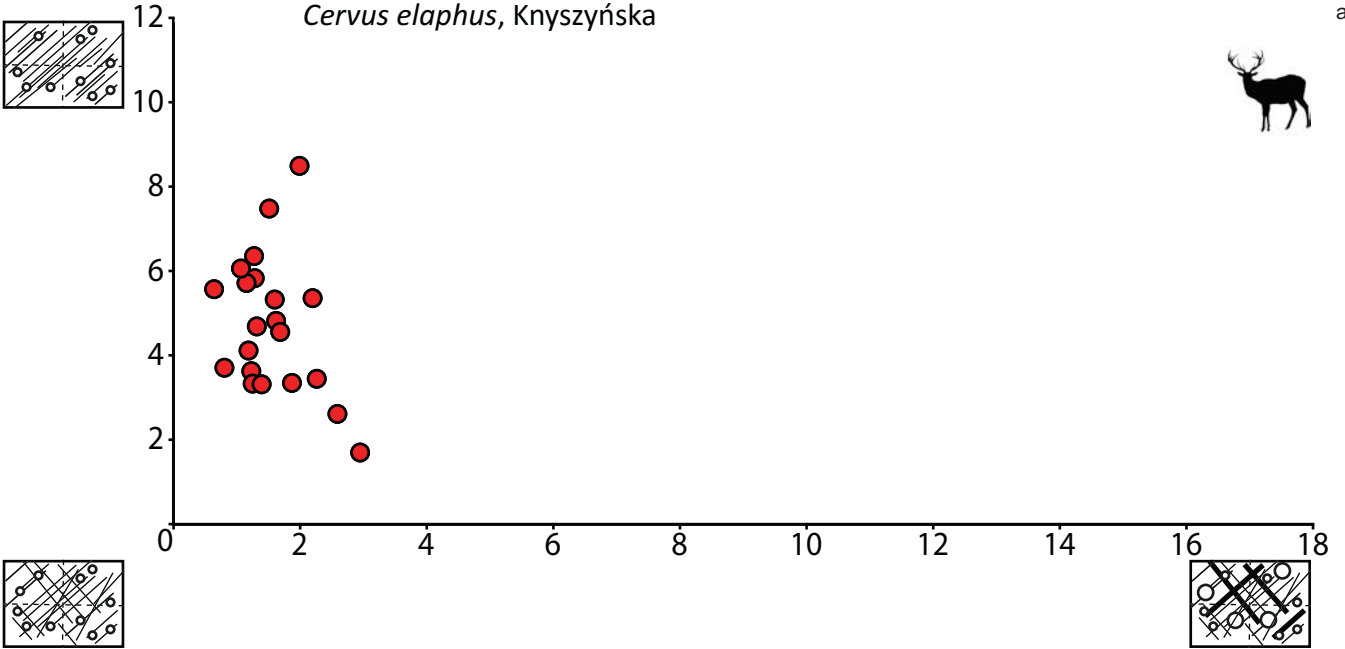




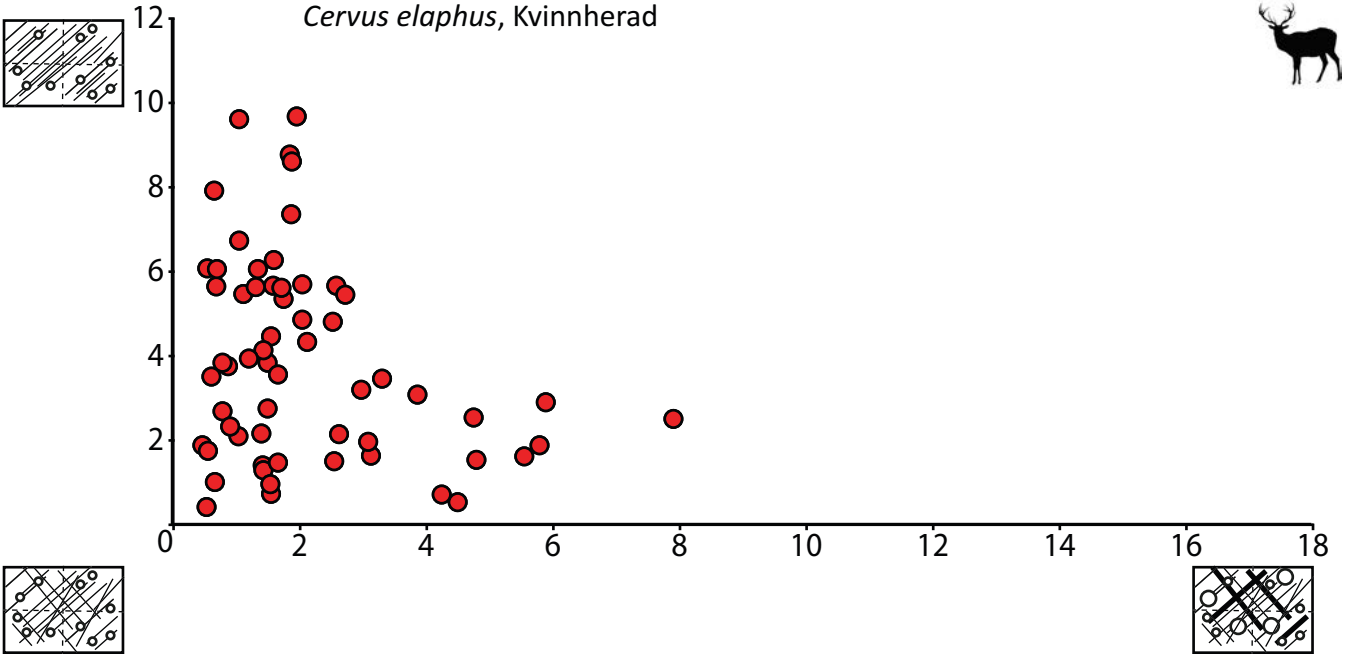




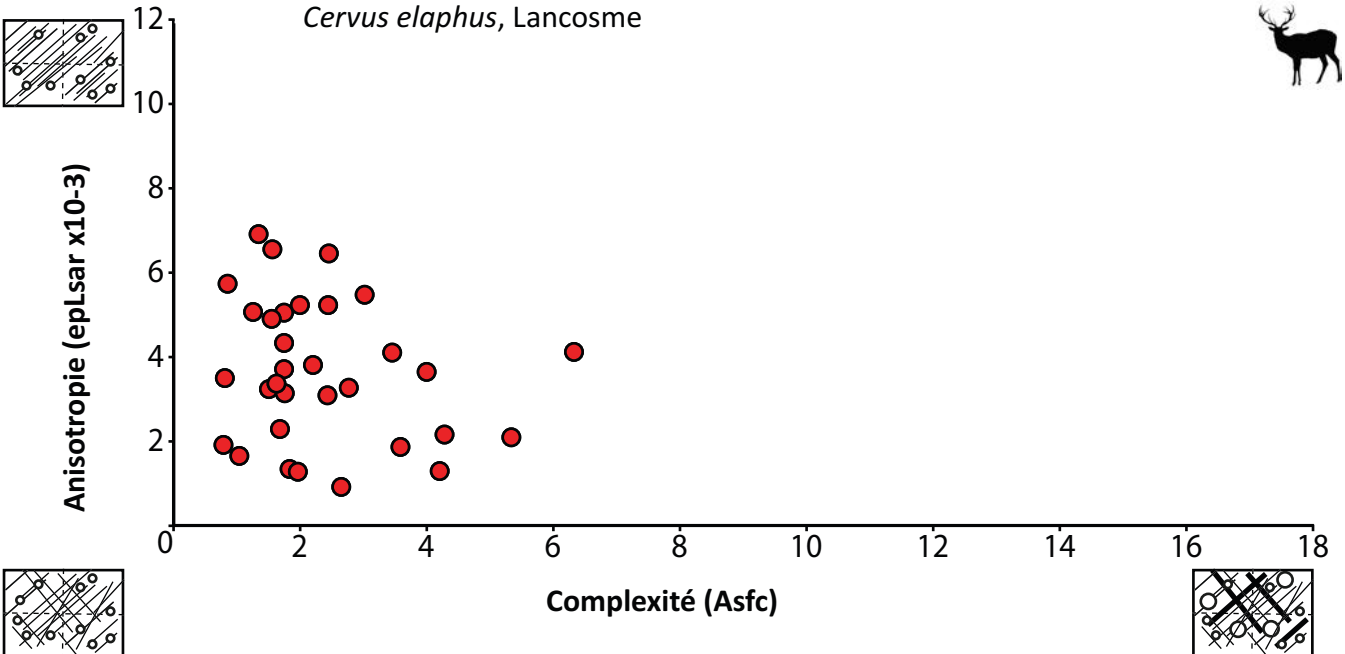
*Cervus elaphus*, Knyszyńska

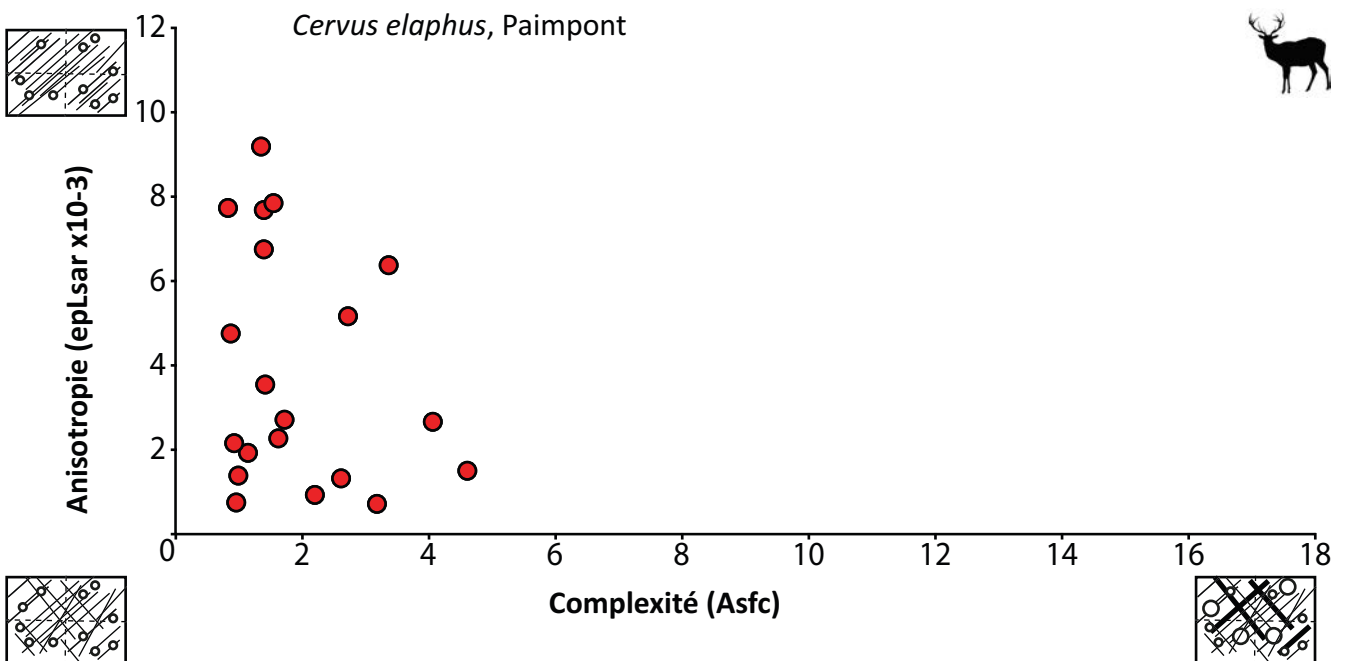
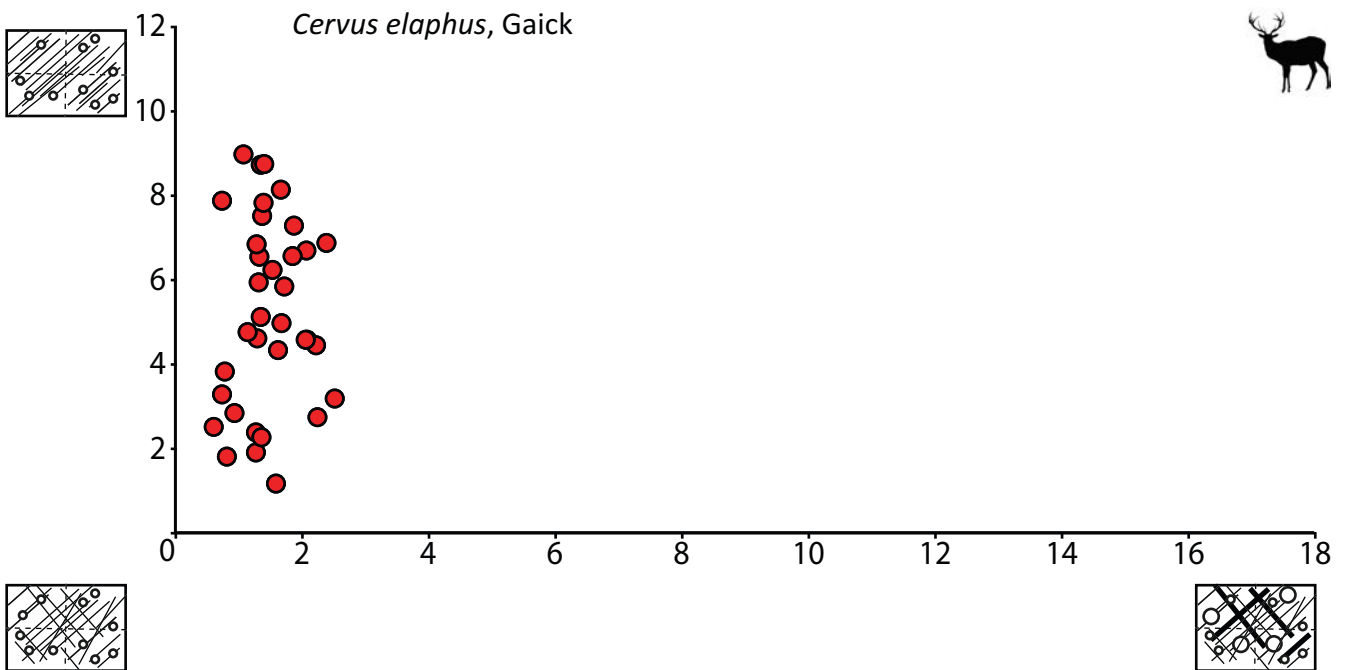
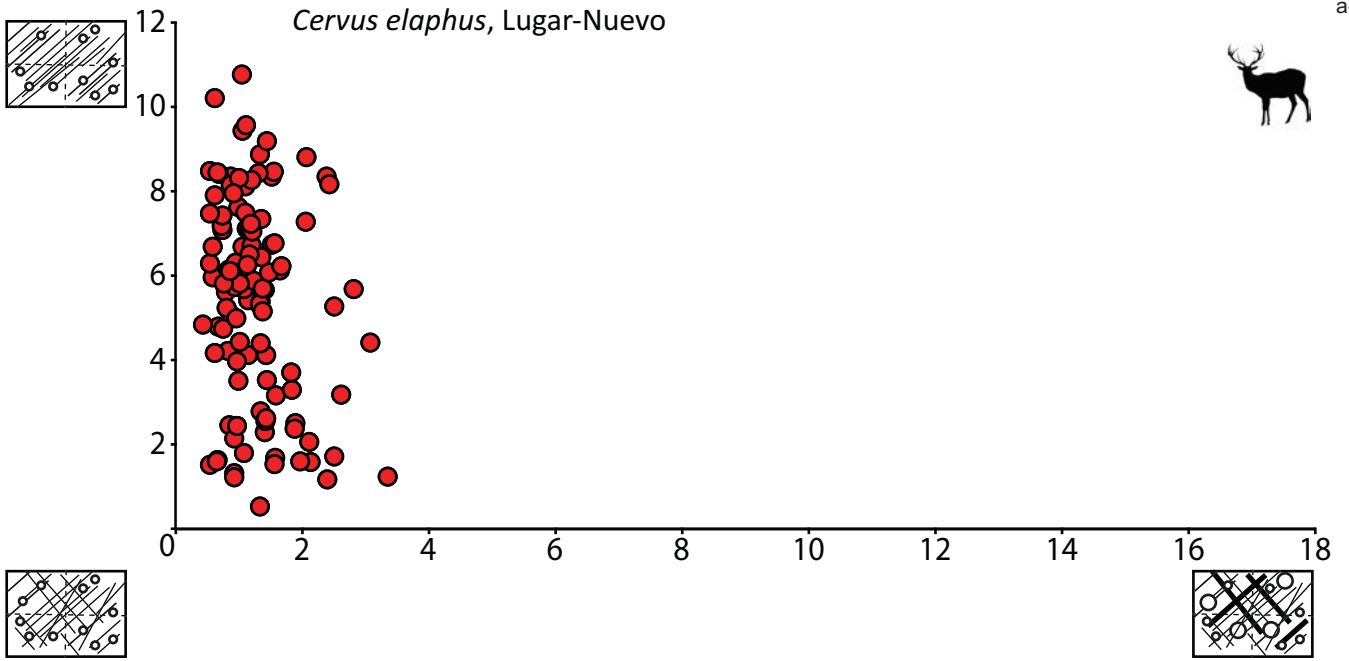


*Cervus elaphus*, Kvinnherad



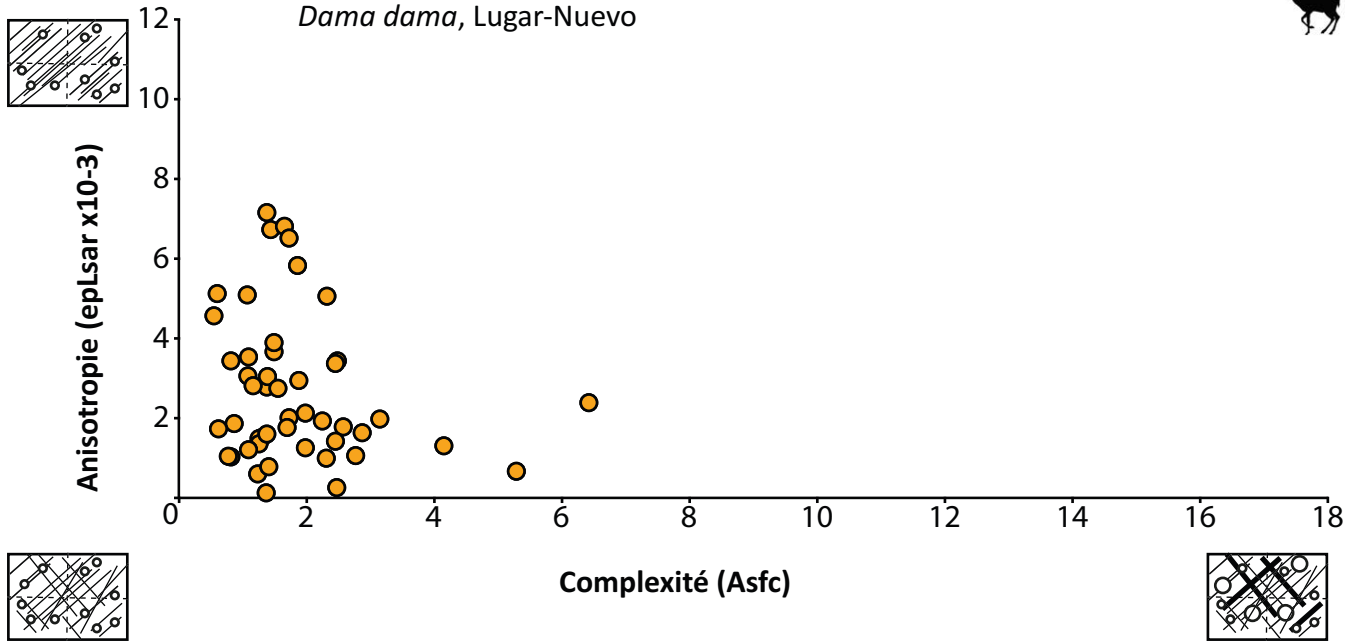
*Cervus elaphus*, Lancosme

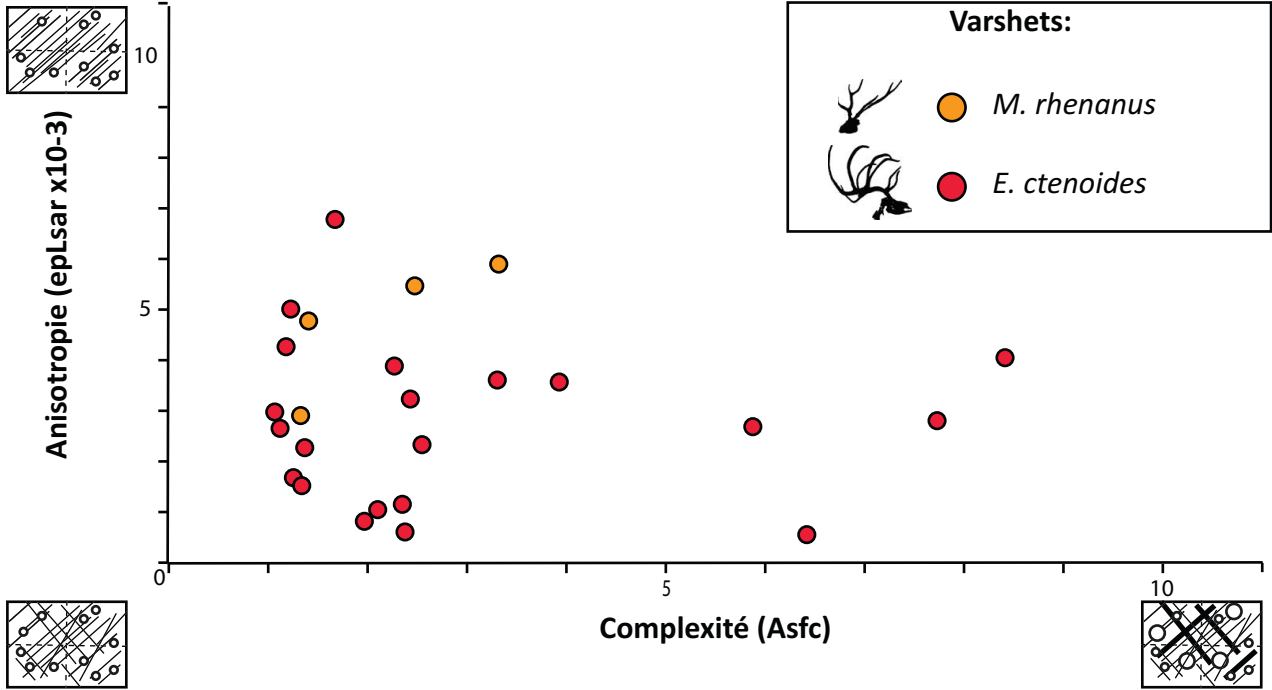
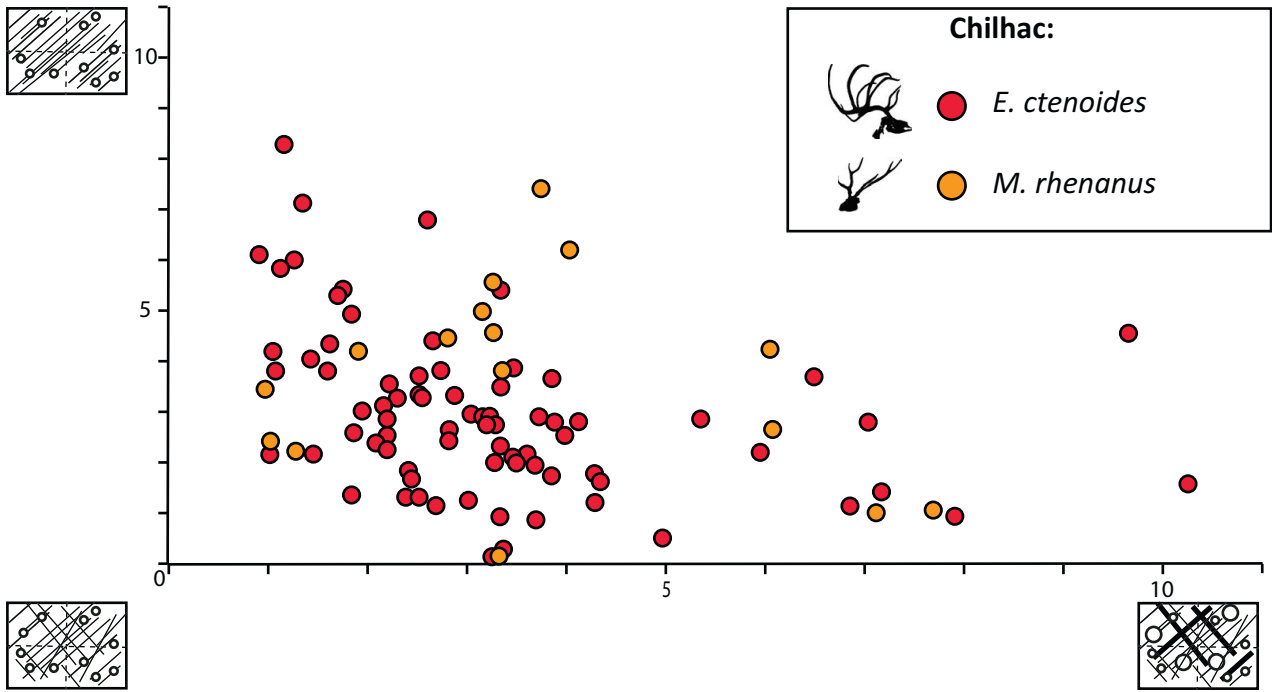
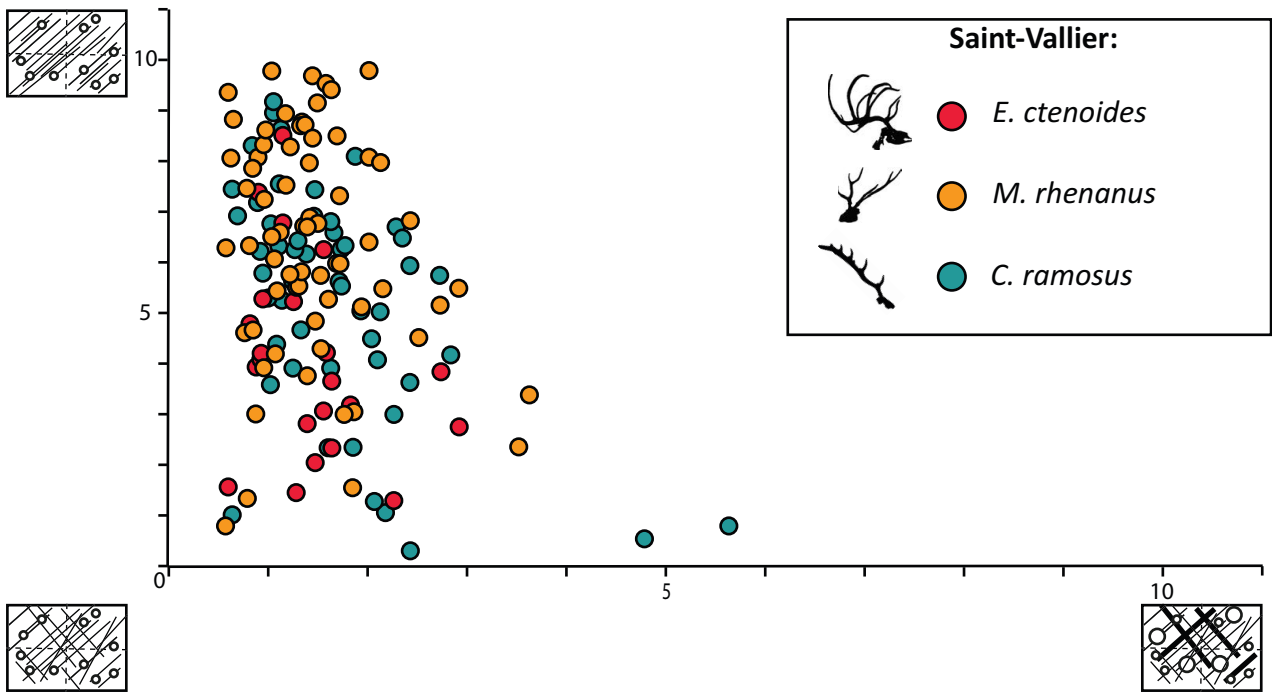


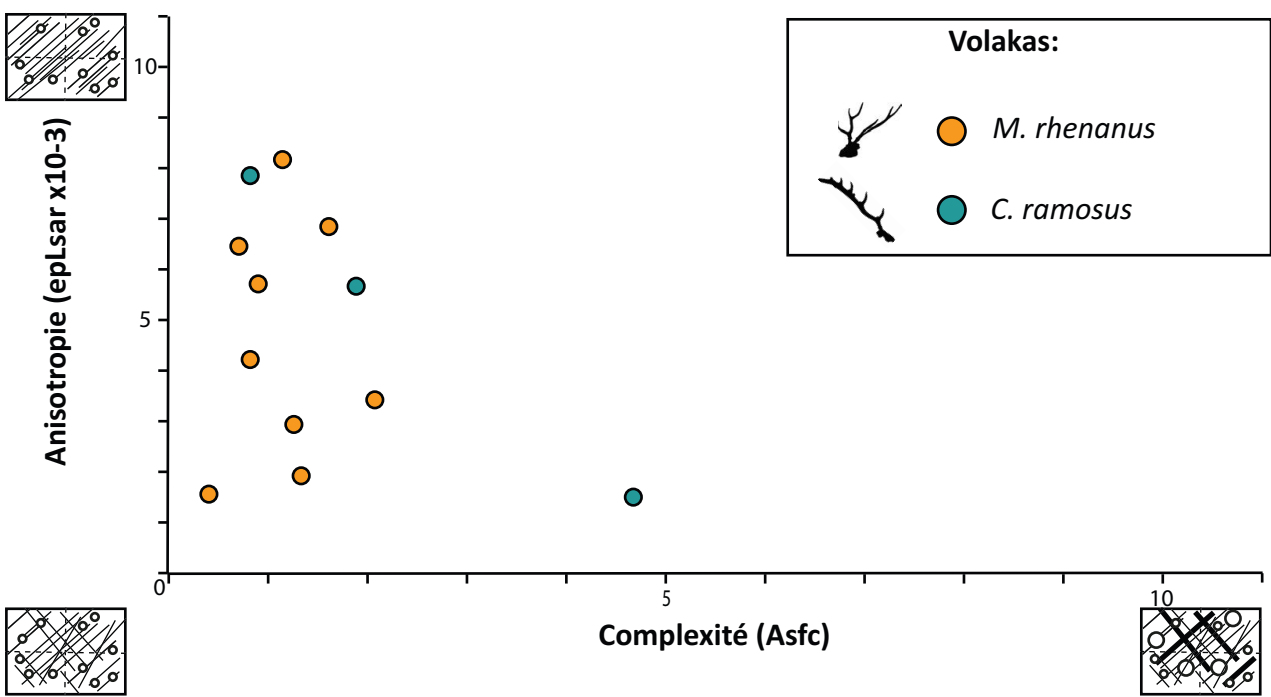
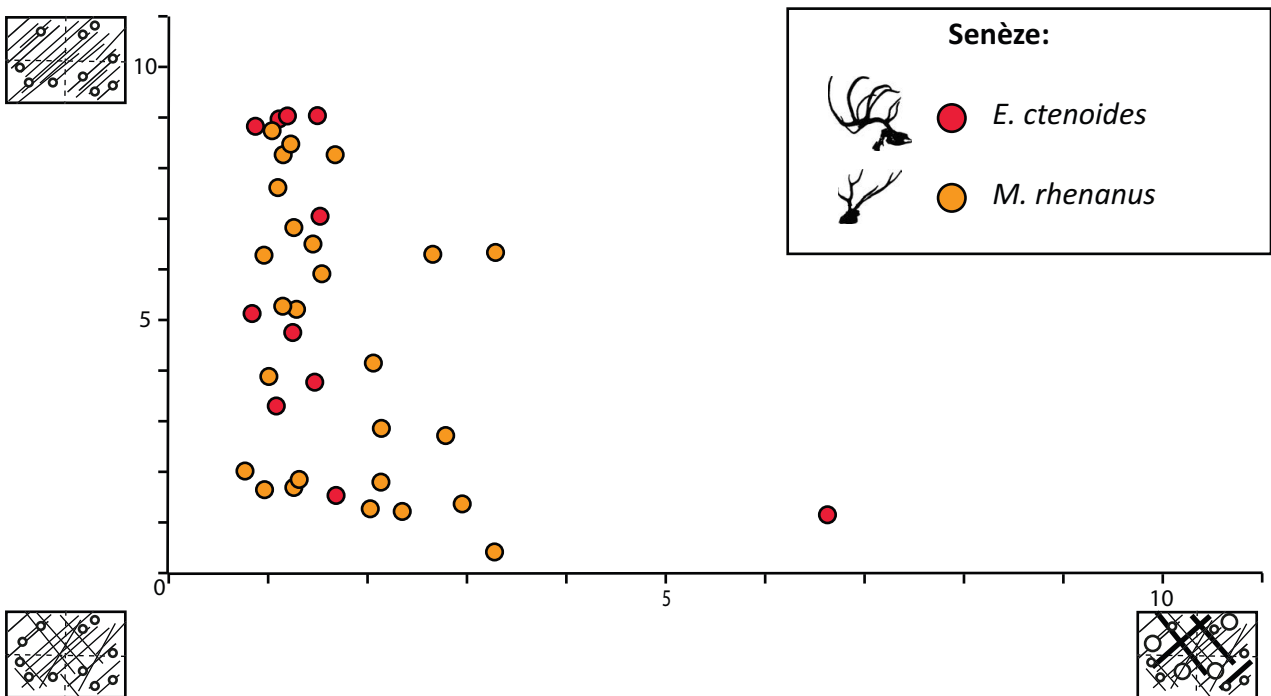
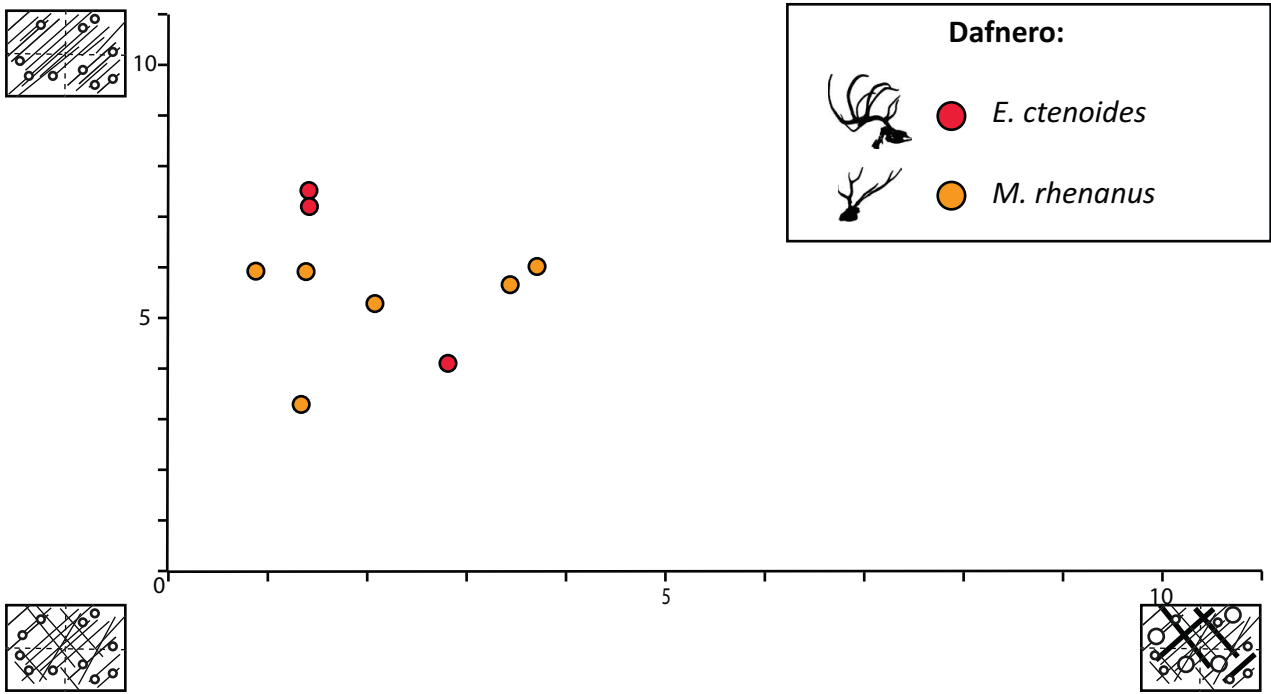


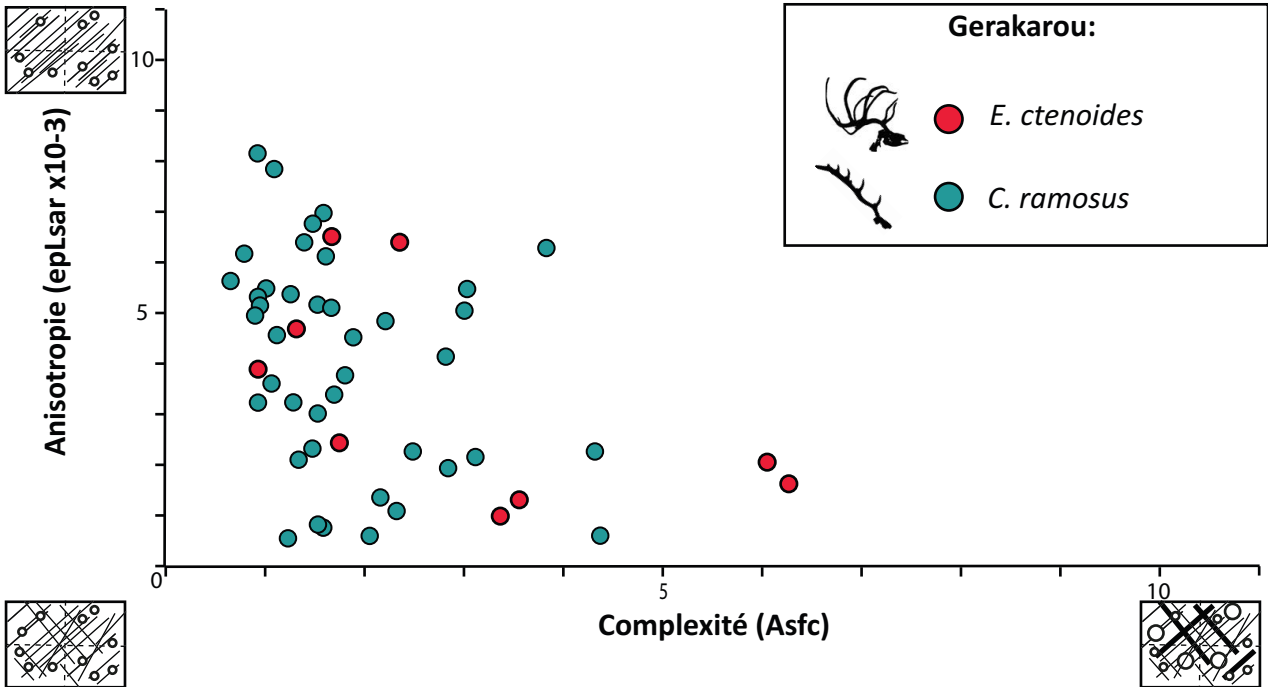
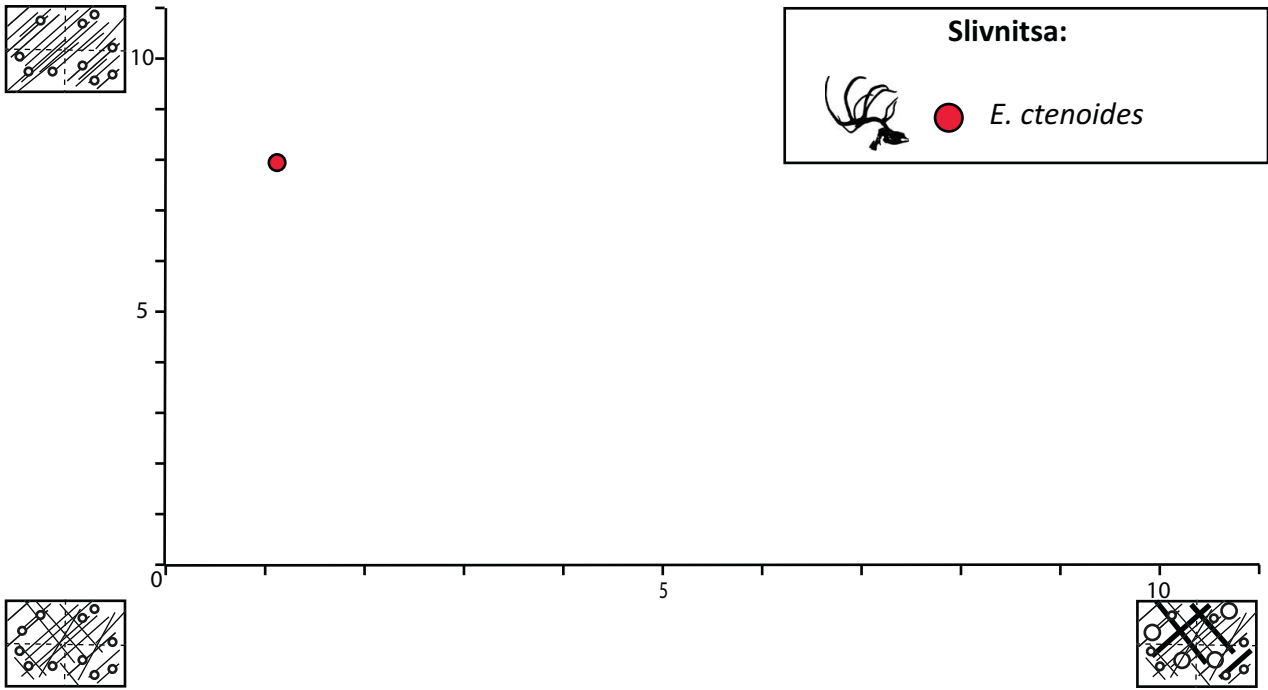
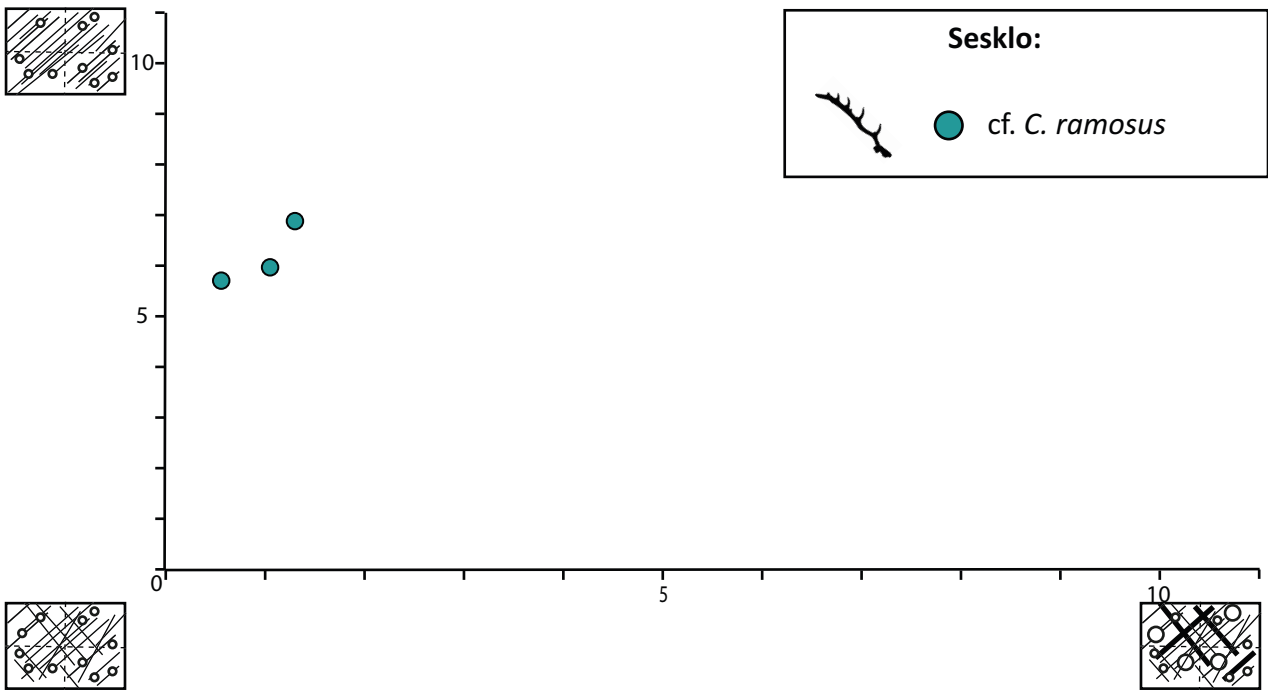


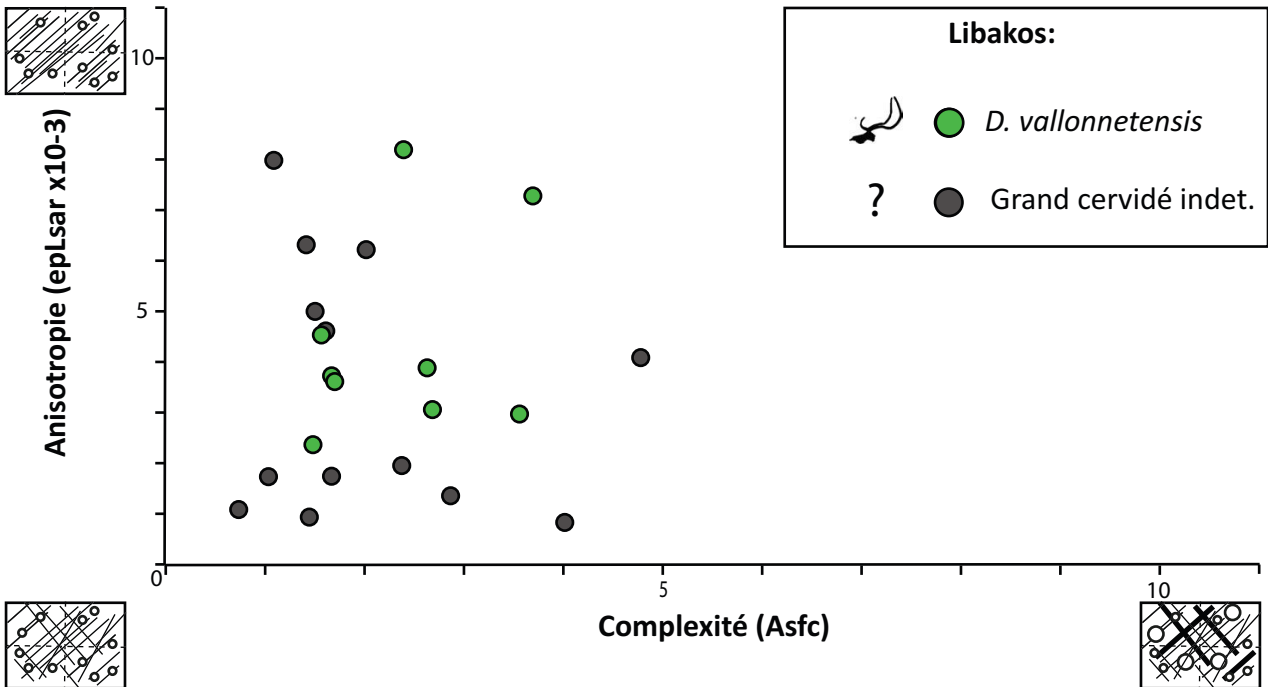
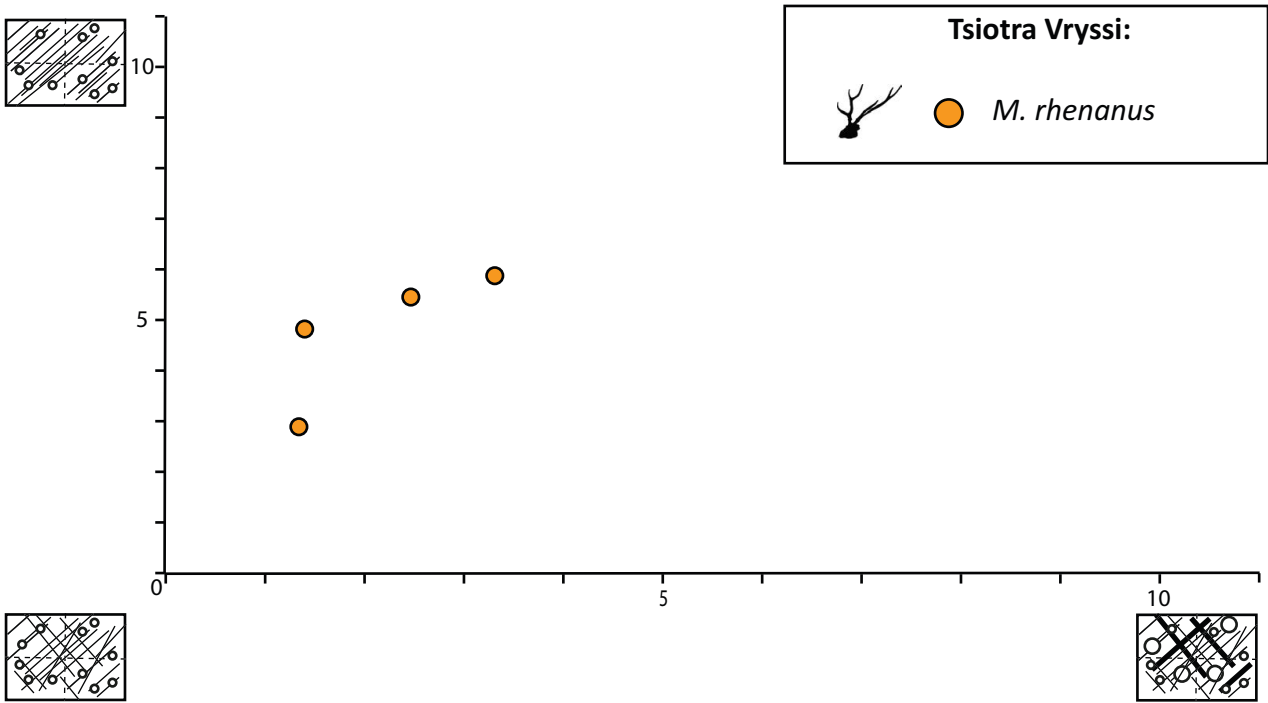
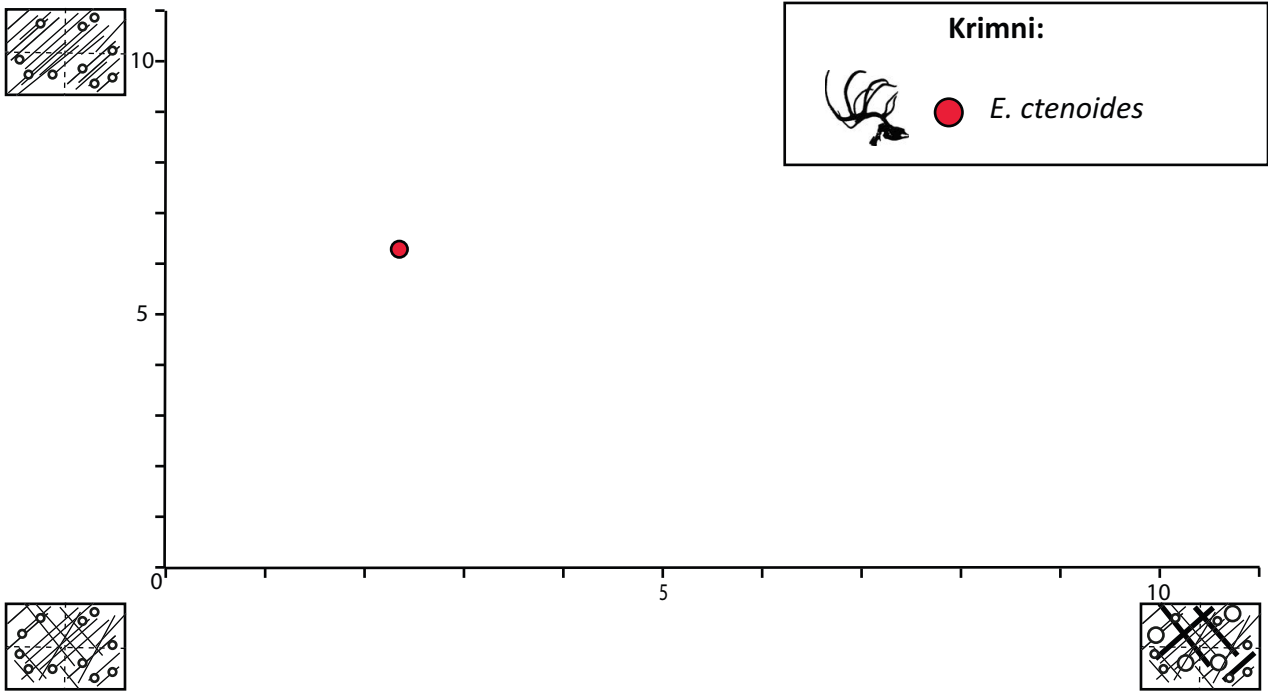
*Dama dama*, Lugar-Nuevo

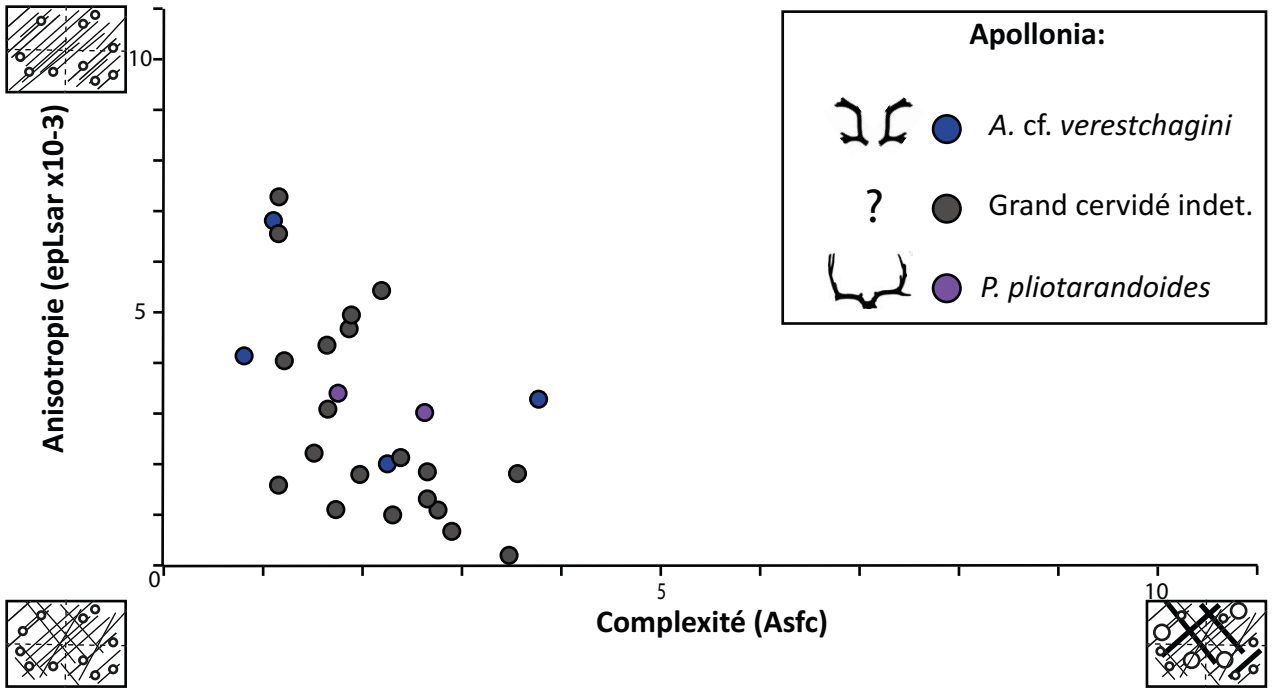
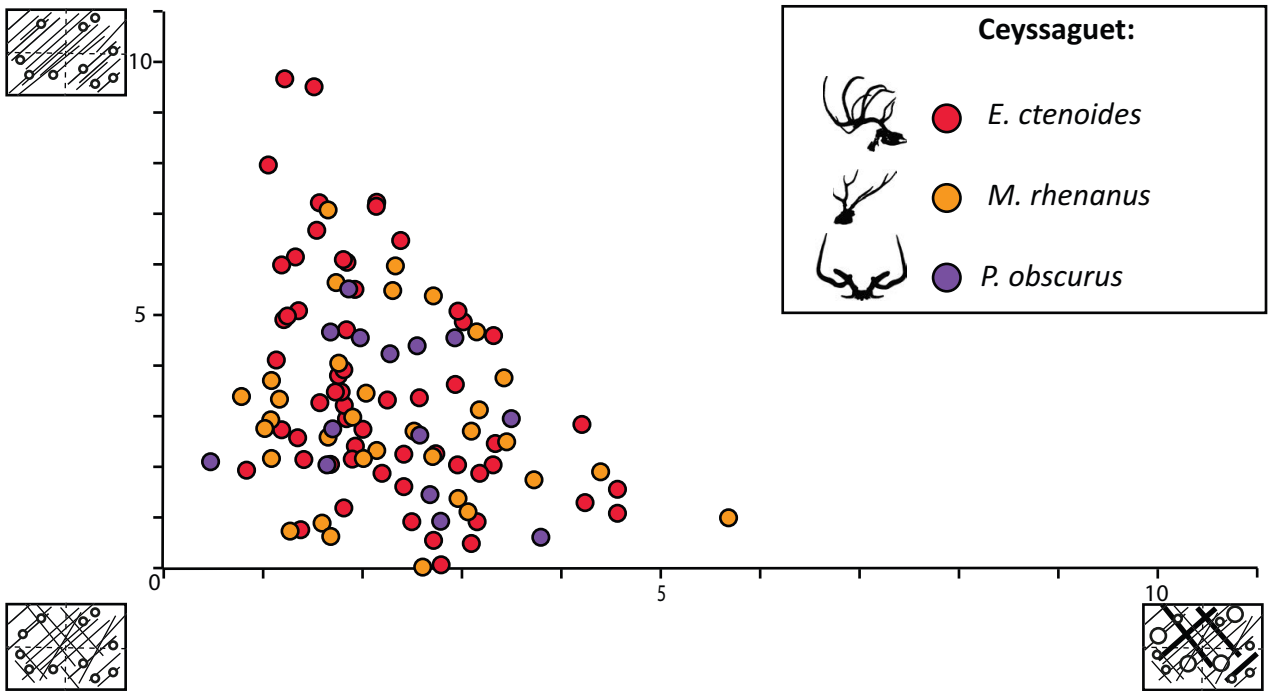
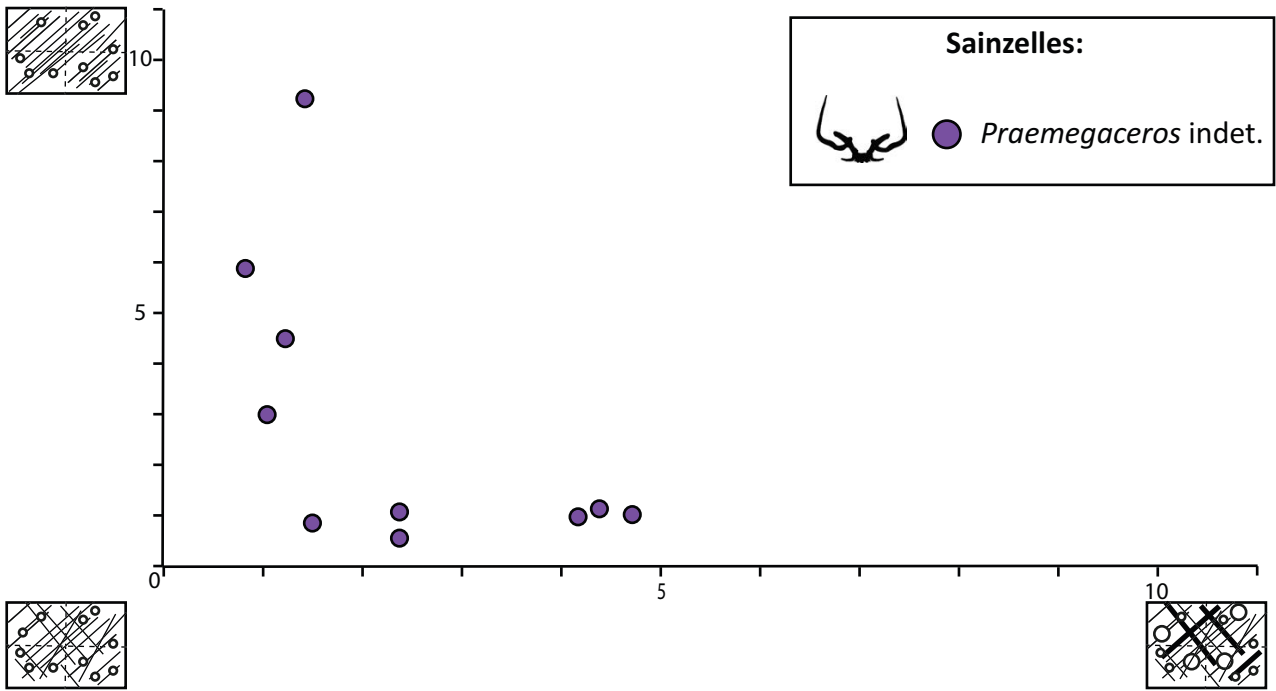




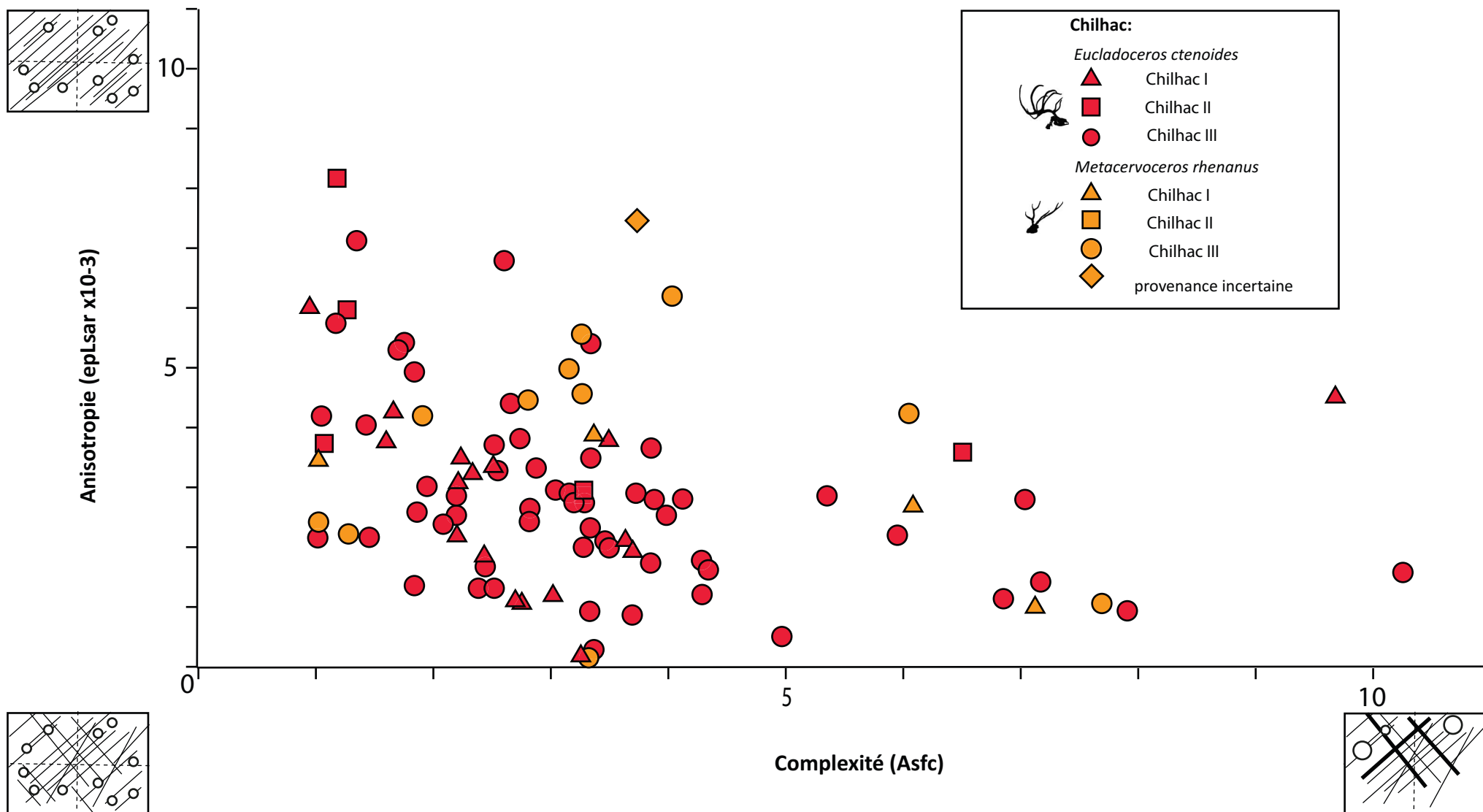


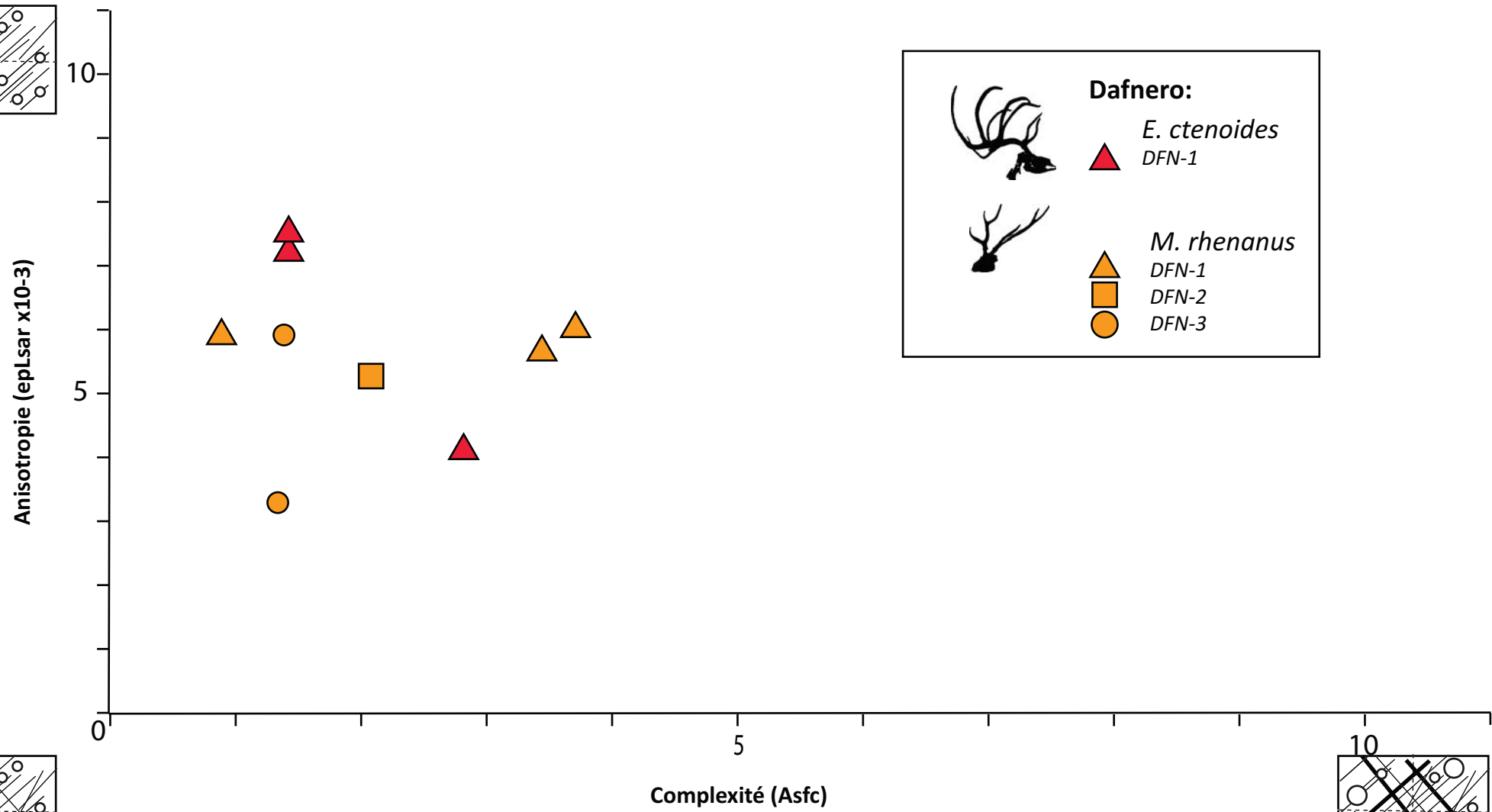
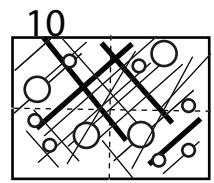
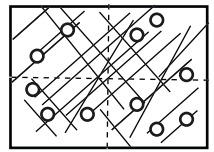
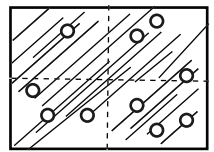












**Attribution taxinomique des cervidés de grande taille de Libakos  
(Mission de 4 mois à Thessalonique en 2015)**

**Cervidé de grande taille :**

**Spécimens étudiés**

Denture supérieure :

LIB-55 : P4 sup dex  
LIB-56 : M2 sup dex (paracône cassé)  
LIB-60 : M2 sup dex (protocône cassé)  
LIB-61 : P3 sup dex  
LIB-72 : P2 sup sin  
LIB-73 : P2 sup dex

Denture inférieure :

LIB-35 : fragment mandibulaire + M2 inf sin  
LIB-39 : fragment mandibulaire + P2-P4 inf sin  
LIB-63 : M3 inf dex  
LIB-64 : fragment mandibulaire + M1-M2 inf dex  
LIB-65 : M1 inf sin  
LIB-66 : M2 inf dex  
LIB-67 : M2 inf dex  
LIB-68 : M2 inf dex (cassée)  
LIB-79 : fragment mandibulaire + dP3-dP4 inf dex  
LIB-88 : M3 inf dex  
LIB-89 : fragment mandibulaire + M1 inf sin  
LIB-90 : P3 inf dex  
LIB-91 : P3 inf dex  
LIB-92 : P4 inf sin  
LIB-98 : fragment mandibulaire + P2 inf sin (seules les racines sont préservées) + P3-M2 inf sin

**Description du matériel dentaire (voir l'annexe 6) :**

Les restes dentaires appartiennent à un cervidé de grande taille, proche de *Cervus elaphus* actuel.

Denture supérieure :

- Ectostyle réduit à très réduit
- Cingulum lingual présent mais faible et interrompu
- Pli protocônal présent et bien développé. L'aile postérieure du protocône est également bien développée et entre presque en contact avec le paracône. L'aile postérieure porte un pli d'émail supplémentaire allant vers l'intérieur (LIB-56).
- L'éperon hypocônal est bien développé
- P2 bilobée lingualemment, présentant un faible pli d'émail sur l'hypocône, orienté vers l'intérieur.

**Denture inférieure :**

- Cingulum lingual faible
- Ectostylide peu développé et court, présent surtout entre les lobes antérieur et postérieur de la M1 et les deux lobes antérieurs de la M3.
- Métastylide, mésostylide et parastylide relativement bien développés
- La P4 est peu molarisée. L'entostylide et l'entoconide se touchent à peine, mais ne sont pas fusionnés (LIB-92, LIB-98) sauf pour LIB-39, formant alors une vallée postérieure. Le métaconide est bien développé. Il peut être en contact avec le paraconide, formant ainsi une vallée antérieure (LIB-98), mais ce caractère est inconstant (LIB-92). Le parastylide n'est pas développé.
- Absence de pli *Palaeomeryx*

Le matériel étant assez fragmentaire, seule la longueur de la rangée prémolaire a pu être mesurée : 55,3 mm

**Identification taxinomique du cervidé de grande taille de Libakos :**

Le cervidé de grande taille de Libakos présente des similitudes avec *Arvenoceros*, mais s'en distingue par son cingulum peu développé (Heintz, 1970) et par la morphologie de sa P4 inférieure (Croitor et Kostopoulos, 2004 ; Croitor, 2014). Il se distingue d'*Eucladoceros ctenoides* par ses ectostylides peu développés, son pli protocônal et son éperon hypocônal bien développés (annexe 6 ; Croitor, 2001, 2014). Enfin, il diffère de *Praemegaceros obscurus* par le degré de molarisation de sa P4 inférieure et par le degré de développement de son pli protocônal (Croitor, 2006).

Ainsi, le grand cervidé de Libakos reste à ce jour indéterminé.

**Cervidé de très grande taille :****Spécimen étudié :**

LIB-54 : M2 sup dex (cassée)

**Description du matériel dentaire (voir l'annexe 6) :**

- Cervidé de très grande taille, comparable à celle des cervidés d'Apollonia.
- Présence d'un pli hypocônal
- Email chagriné sur la face linguale de la molaire supérieure
- L'ectostyle est usé, mais semble bien développé
- Cingulum sur la face linguale de la dent

**Identification taxinomique du cervidé de grande taille de Libakos :**

En raison du degré d'usure dentaire de la dent et de son état de conservation, il est impossible d'aller plus loin dans la détermination. En l'absence d'autres restes dentaires, ce spécimen présente à ce jour des affinités génériques indéterminées.



# Dental microwear textural analyses to track feeding ecology of reindeer: a comparison of two contrasting populations in Norway

Olivier Bignon-lau<sup>1</sup> · Natacha Catz<sup>1</sup> · Emilie Berlioz<sup>2</sup> · Vebjørn Veiberg<sup>3</sup> · Olav Strand<sup>3</sup> · Gildas Merceron<sup>2</sup>

Received: 9 March 2016 / Accepted: 6 December 2016

© Mammal Research Institute, Polish Academy of Sciences, Białowieża, Poland 2016

**Abstract** Using dental microwear textural analysis, we aim to explore variations in feeding habits within and between wild reindeer populations (*Rangifer tarandus*) in Norway. Specimens from the two wild reindeer areas of Knutshø and Hardangervidda were hunted between late August and the end of September 2014, and found to share very similar topological and ecological characteristics (continental alpine tundra). Despite the homogenisation of plant resources at the end of the snow-free period, dental microwear textural analysis on cheek teeth indicates differences in feeding behaviors between the two populations, in that reindeer from Knutshø might display a more “grazing” signal than the ones from Hardangervidda. Such differences in dental microwear textures reflect the differences in feeding habits that could be linked with differences in population density of reindeer. The Knutshø reindeer density is lower than at Hardangervidda, where primary food resources like grasses, sedges, and lichens are less abundant. Analyses also show the differences in gender for the population of Knutshø, but more studies are necessary for the clearest interpretation of data. Our results emphasize the need to explore local variations at a monthly time frame in order to better assess the versatility of dental microwear textures before applying this kind of analysis to either extant or extinct multi-population scales.

**Keywords** Dental microwear textural analyses · Diet · Reindeer (*Rangifer tarandus*) · Norway

## Introduction

Dental microwear patterns have long been used to reveal information about general diet composition in both extant and extinct species of mammals (see reviews by Ungar 2015; Kaiser et al. 2016; Calandra and Merceron 2016). The method is based on the principles that different food items differ in their ability to resist structural break down through mastication, and that these differences result in distinct enamel imprints that relate to an individual’s diet composition. In primates, microwear imprints have been found to last for a few days or weeks (Teaford and Oyen 1989). This is also thought to correspond with the durability of microwear patterns in other species, although this clearly depends on the nature of an individual’s diet. Due to the rapid turnover rate of enamel imprints, microwear patterns reflect the abrasive characteristics of the diet ingested during a limited period preceding an animal’s death (Merceron et al. 2010; Teaford and Oyen 1989).

The current automated technique used to grasp the complex dental microwear textures provides accurate, repeatable, and quantitative characterizations free from observer measurement errors (DeSantis et al. 2013; Scott et al. 2005). This method, called dental microwear texture analysis (DMTA), has been found suitable for quantitative analysis of both intraspecific (Merceron et al. 2010) and interspecific variations in diet composition among ungulates (Schulz et al. 2010; Scott 2012; Merceron et al. 2014; see also Calandra and Merceron 2016).

Norwegian wild mountain reindeer (*Rangifer tarandus*) represents the last remnant of the original European reindeer that were distributed over large parts of southern Europe during the last interglacial period (Bignon-Lau 2014; Costamagno 1999;

Communicated by: Karol Zub

✉ Olivier Bignon-lau  
olivier.bignon-lau@mae.u-paris10.fr

<sup>1</sup> ArScAn UMR 7041, Equipe Ethnologie préhistorique-Université de Paris 1 Panthéon-Sorbonne, Paris, France

<sup>2</sup> iPHEP UMR 7262 (CNRS & Université de Poitiers), 86073 Poitiers Cedex 9, Poitiers, France

<sup>3</sup> Norwegian Institute for Nature Research, P.O. Box 5685 Sluppen, NO-7485 Trondheim, Norway

Kuntz 2011; Castel and Chauvière 2007; Álvarez-Lao and García 2011). In Norway, extensive existing examples of stone-age pitfall traps, bow stands, and stone fences have been used to map historic habitats of wild reindeer and their migration routes. These discoveries document a formerly large and continuous wild reindeer habitat across the mountain range of southern Norway (e.g., Barth 1996; Jordhøy and Kringstad 2001; Panzacchi et al. 2013). Today, its distribution is restricted to 23 more or less separated management areas in southern Norway, where divisions and delimitations are the result of both natural factors, human infrastructure, and practical management considerations ([www.villrein.no](http://www.villrein.no)). The current management areas mainly consist of alpine habitats, defined as tundra vegetation with shrubs and bushes below 1 m in height, although reindeer occasionally extend their habitat used to include some peripheral habitats such as wooded areas with mountain birch (*Betula pubescens ssp. czerepanovii*).

Despite the fact that these management areas share many topographical and ecological characteristics, their capabilities to support populations of reindeer year-round vary depending primarily on the abundance of available food resources in winter but also on their superficialities or the impact of human activities (Gaare and Hansson 1989; Skogland 1983). Information regarding population density and demography, mainly regulated through hunting, are collected through different monitoring actions (e.g., population counts, data from shot individuals, mapping of seasonal reindeer pastures). The population densities vary substantially affecting the overall food abundance in the habitats, and thus body condition and fecundity of reindeer (Solberg et al. 2012). Such differences between populations have previously been associated to contrasting tooth wear rates (Skogland 1988), but it is not clear whether these differences relate to specific seasons or to an overall year-round increased intake of abrasives.

Reindeer are classified as intermediate feeders, and practice a marked degree of forage selectivity to avoid fiber and maximize digestible energy intake (Hofmann 1989). Seasonal diet composition will therefore vary according to vegetation phenology and food availability. These conditions are in turn strongly influenced by both abiotic (e.g., climate and altitude) and biotic (e.g., foraging pressure and species competition) factors.

In this study, DMTA is applied to explore intraspecific differences within and across two populations of Norwegian reindeer. The two populations at Knutshø and Hardangervidda (Fig. 1a) differ in reproductive rates, body condition, and population development (Solberg et al. 2012). This study will investigate whether males and females showed significant differences in dental microwear textures in order to track differences in feeding preferences, since reindeer are a highly sexually-dimorphic species (Loison et al. 1999). More than morphology, the two sexes are socially and spatially separated during most of the year (Skogland 1989). However,

specimens studied here were culled at the end of the summer, just before the rutting period, when inter-individual spacing between males and females is at its minimum.

Since reindeer are mixed-feeders (Danell et al. 2006), the plasticity of their diet is established, and the availability of plant resources is a key factor controlling their regional density, especially in Norway where predation rates are very low and of minor importance (Skogland 1985; Tveraa et al. 2014). However, the Knutshø specimens most likely experienced better foraging conditions than those from Hardangervidda in terms of quality and quantity of habitat patches on tundra. This is due to a lower density and thus higher biomass of food resource per individual, especially in winter (Skogland 1983, 1984, 1989). Thus, tracking intrapopulation or interpopulation differences in diet via DMTA can provide significant insights into the feeding ecology for extant reindeer. This in turn can greatly aid in reconstructing the evolutionary feeding behaviors of past specimens (e.g., genesis of their plasticity in diet).

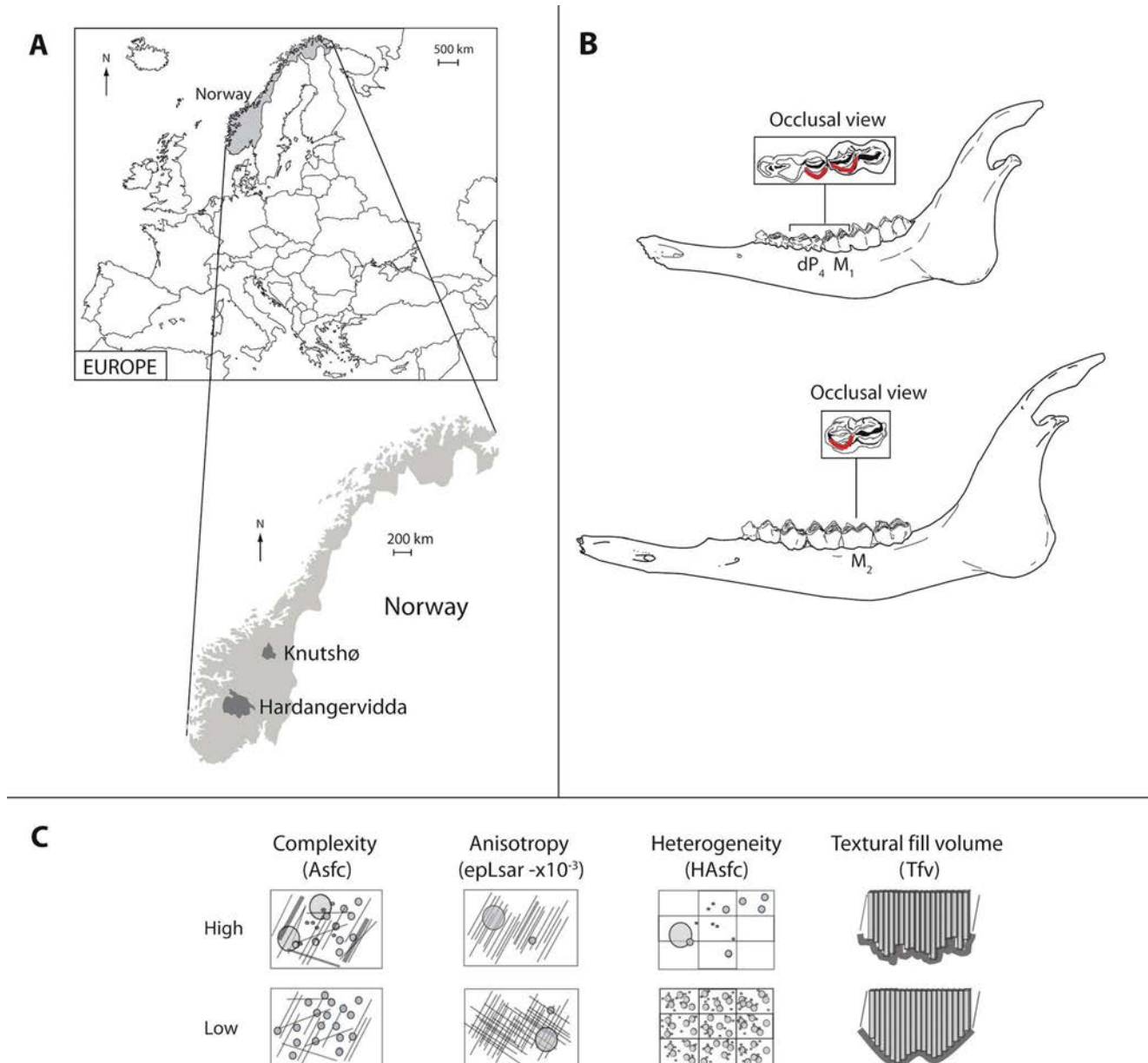
Also, assuming that juveniles and sub-adults may require different food items than adults, we may hypothesize that dental microwear textures differ between deciduous premolars of juveniles and permanent molars on adult specimens. However, the relevance in exploring this point is affected by the hypothetical differences to be explored, which include the rate of mineralization, enamel hardness, and power stroke, which vary between deciduous premolars and permanent molars depending on tooth row. Here, our purpose is not to explore the differences between juveniles and adults but to test the relevant comparative data issuing from deciduous and permanent teeth, which can be compared thanks to our specimens exhibiting both developmental dental stages.

## Material and methods

### Populations and ecological contexts of Knutshø and Hardangervidda

Norway sustains the only remaining populations of wild mountain reindeer in Western Europe. Both Knutshø and Hardangervidda areas are located in the southern part of Norway (Fig. 1a) and are typical alpine tundra habitats with similar characteristics and climate.

Knutshø (62° 24' N, 10° 00' E) is a small reindeer area covering 1600 km<sup>2</sup> and has a winter population of about 500–800 animals (from 0.3 to 0.5 ind/km<sup>2</sup>; Skogland 1989). Since suitable habitats for the reindeer population there provide a wider range of food resources during winter (0.35% of the area) compared to Hardangervidda, the availability of food biomass is thus higher in Knutshø ( $\geq 500$  g/m<sup>2</sup>; Skogland 1983, 1989). Winter and spring foraging conditions are much better for the reindeer population in Knutshø, partly due to a lower animal density than in Hardangervidda. Such



**Fig. 1** From populations to dental microwear textural parameters (CAD: A. Lau-Bignon). The samples were collected from two Norwegian populations, Knutshø, and Hardangervidda, of wild mountain reindeer (*Rangifer tarandus*) (A). The analysis was conducted on labial shearing

facets on deciduous premolars and permanent molars on juveniles and adults (B). Dental microwear textural parameters used to study the two populations (C): Asfc: complexity; epLsar: anisotropy, Tfv: Textural fill volume; Hasfc: heterogeneity for  $9 \times 9$  cells

considerations are put forward in order to explain why Knutshø reindeer are larger in body size and larger and more stable throughout the year in group size (Skogland 1989). During the last few decades, Knutshø has been one of the most productive populations, which can be characterized by higher body weights and higher recruitment rates (Solberg et al. 2012).

Hardangervidda ( $60^{\circ} 08' N$ ,  $7^{\circ} 30' E$ ) is the largest of the 23 current wild reindeer areas of Norway with an area of  $8000 \text{ km}^2$  and a total winter population of about 6000–19,000 animals (from 0.74 to  $2.34 \text{ ind/km}^2$ ; Skogland 1989). During winter,

suitable habitats for reindeers are very rare (0.1% of the area; Skogland 1984), and the same is true for the available food biomass (mainly terrestrial lichens, by mean  $150 \text{ g dry matter mass per m}^2$ ; Skogland 1983, 1989). For these reasons, a poor habitat conditions exist for Hardangervidda's reindeer during winter/spring periods. Individual diet composition at any given time is strongly related to plant density and phenological stage (Skogland 1984). The reindeer from Hardangervidda have experienced important variations in population size, which can put a periodic pressure on the alpine tundra, but since 2000, the population has been steadily increasing (Solberg et al. 2012).



As mixed-feeders, Norwegian reindeer combine a behavioral tracking of the annual plant production pulse with their gastrointestinal abilities to extract enough energy during the long and critical interproduction period (Skogland 1984). Based on a long-term esophageal fistula and rumen content samples from the Hardangervidda specimens, a clear-cut seasonal pattern can be observed between winter and summer diets (Skogland 1984). While lichens are available, reindeer eat them as long as their density is decreasing (early spring), after which vascular plants are included as alternative food types. During the snow-covered season and especially during the late winter (April), lichens are the dominant plant growth form available to reindeer in the alpine arctic ranges. Lichens represent 62% of the rumen contents, followed by woody plants (16.3%), low percentages of mosses (8.6%), and herbaceous monocotyledons (grasses, sedges, rushes; 6.3%). Summer diet data from July, estimated from rumen contents, shows a more diversified and balanced spectrum of plant consumption. Herbaceous monocotyledonous represents more than 45% of the diet (thin leaves grasses, 19.4%; broad leaves grasses, 10%; sedges-*Carex*, *Eriophorum*, 17%) and is complemented with lichens (16%), shrubs (*Salix*, 11%), mushrooms (*Cretaria*, 6.9%), and mosses (3.7%).

### Selection of Knutshø and Hardangervidda specimens

The reindeer populations in Knutshø and Hardangervidda are included in the Norwegian national monitoring program for wild cervids. As part of this program, lower jaws are collected from animal shot during the regular hunting season (the mid of August to the beginning of October). Together with the jaw, information regarding shooting date and the sex of the animal is recorded. Harvested individuals are aged at NINA, where calves, yearlings, and most 2-year-olds are aged based on tooth eruption pattern. All other individuals are aged based on counts of annual cementum layers in incisor roots (Reimers and Nordby 1968).

In order to pinpoint the differences in feeding habits, we only selected specimens hunted during a 40-day timespan at the end of the summer, between 20 August and 30 September. This snow-free period is appropriate because both males and females exhibit their best physiological characteristics (Soppela and Nieminen 2001). However, while males are at their highest body mass, females only reach their highest body weight during fall or later because of energy losses related to calving and nursing during spring and summer (Kelsall 1968; Geist 1999). From an ecological point of view, a coarse-grained habitat structure is imposed by the amount and duration of snowfall in late winter, including April and its maximum snow cover (Skogland 1984). With the progressive disappearance of snow cover and the plant growth pulse occurring in the early springtime, wild reindeer herds select the richest available habitats. The faster the snow-free period

arrives, the more the associated vegetation changes homogeneously into a high-quality forage across all habitat types (Skogland 1984). During the summer, these phenological changes in resource supplies lead to a significant decrease in mean group size and an associated wider herd dispersion (Skogland 1989).

The specimens used for DMTA were sampled from the monitoring material collected in 2014. Sampling occurred prior to accurate aging. Finally, the selected jaws cover the actual range in age distribution for each sex. Sixty-two (62) individuals in Hardangervidda (54 adults and 8 juveniles) and 48 individuals in Knutshø (all adults) with known dates of death, age, and sex were selected (Table 1). Eight juveniles from Hardangervidda were used to test the differences in dental microwear textures between deciduous premolar (lower  $dP_4$ ) and permanent molars (first or second molar of the same hemimandible) from a set of individuals in which both deciduous and permanent dentition were functional. Adult specimens were categorized by sex and age (see below) to investigate potential intra and interpopulation differences in diet composition.

### Scanning and preprocessing procedures of data

This study is mainly focused on the distolabial facet of the protoconid of the lower second molars for the adults ( $M_2$ ) and of the lower first molar and fourth deciduous premolar for the juveniles ( $M_1$ ,  $dP_4$ , Fig. 1b). Molds of the shearing facets were made with a polyvinylsiloxane material polymerized by addition reaction (Regular Body Microsystem, Coltene President).

Scans were made on the silicon replicas using a confocal profilometer Leica DCM-8 (Leica Microsystems) at the iPHEP lab at the University of Poitiers (France). The profilometer was equipped with  $\times 100$  lens (NA = 0.90; working distance = 0.9 mm) and a  $333 \times 251 \mu\text{m}$  area was scanned for each specimen. From this, four subadjacent surfaces ( $140 \times 100 \mu\text{m}$ ;  $1088 \times 776$  pixels) were generated and saved as .plu files. This procedure allows for comparisons with previous comparative dataset (Scott 2012; Ungar et al. 2007). Lateral sampling interval was  $0.129 \mu\text{m}$ , and vertical spacing was of  $0.001 \mu\text{m}$ . Using LeicaMap 7.0 (Leica Microsystems), 3D meshes were mirrored in Z rendering the positive surface of the dental wear facets. For more than 95% of specimens, non-measured points represent less than 1% of the surface. Other scans have fewer than 3% missing points. These rare missing points were replaced with a smooth shape calculated from neighboring points. Artifacts such as aberrant peaks or adhering dust or sediment particles on the enamel surface were removed using a  $3\text{-}\mu\text{m}$ -diameter eraser (or a user-defined contour eraser in case of larger artifacts) and then replaced with a smooth shape calculated from the neighboring points. A final leveling was then performed on the resulting surfaces, and the result was saved as “.sur” files. Further



**Table 1** Mean and standard error of mean (SEM) of dental microwear textural parameters of reindeer (*Rangifer tarandus*) permanent molars ( $M_1$  or  $M_2$ ) or deciduous premolars ( $dP_4$ ) depending on their geographic origin, gender, and age. Complexity (Asfc), anisotropy (epLsar), textural fill volume (Tfv), and heterogeneity of complexity (HAsfc)

Site	Gender	Age class	Tooth	N	Asfc		epLsar $\times 10^{-3}$		HAsfc		Tfv	
					m	SEM	m	SEM	m	SEM	m	SEM
Knutshø	Both	All adults	m2	48	1.865	0.092	4.361	0.269	0.909	0.045	99732.4	7725.3
	Female			22	2.092	0.135	4.435	0.395	0.794	0.034	111,788.0	8842.7
	Male			26	1.674	0.116	4.298	0.374	1.005	0.074	77993.0	11028.2
	Both	Adult age 1	m2	16	2.206	0.187	3.878	0.344	0.888	0.059	110,507.5	9993.2
		Adult age 2		19	1.705	0.111	4.671	0.498	0.995	0.090	99524.3	11217.3
		Adult age 3		13	1.681	0.158	4.501	0.534	0.808	0.066	99082.4	11655.3
	Female	Adult age 1	m2	8	2.565	0.253	3.435	0.449	0.851	0.070	111,334.0	11162.3
		Adult age 2		7	1.863	0.121	5.378	0.753	0.821	0.041	111,894.0	11452.1
		Adult age 3		7	1.781	0.183	4.635	0.734	0.703	0.045	112,200.9	11957.4
	Male	Adult age 1	m2	8	1.847	0.222	4.322	0.499	0.925	0.099	99681.1	11637.5
		Adult age 2		12	1.612	0.158	4.259	0.648	1.097	0.135	88142.0	11642.1
		Adult age 3		6	1.564	0.279	4.344	0.850	0.930	0.120	55444.1	11991.6
Hardangervidda	Both	Juveniles	dp4	8	3.463	0.772	4.350	0.800	1.029	0.184	114,593.2	11100.3
			m1/2	8	2.659	0.523	2.537	0.426	1.058	0.112	88101.9	11486.2
	Both	All adults	m2	54	2.369	0.141	3.233	0.191	0.995	0.050	99708.1	6621.3
	Female			29	2.119	0.184	3.244	0.241	1.002	0.055	88837.2	845.1
	Male			25	2.658	0.206	3.219	0.309	0.987	0.089	110,718.4	8892.0
	Both	Adult age 1	m2	7	3.181	0.593	2.875	0.505	1.145	0.086	110,612.4	11232.8
		Adult age 2		29	2.297	0.142	3.215	0.286	0.972	0.076	99458.6	8867.8
		Adult age 3		18	2.167	0.257	3.401	0.291	0.973	0.082	99758.4	11174.4
	Female	Adult age 1	m2	2	1.841	0.404	3.793	0.178	0.948	0.170	99602.0	11659.1
		Adult age 2		12	2.248	0.251	3.068	0.346	1.000	0.065	88706.3	11316.5
		Adult age 3		15	2.052	0.296	3.312	0.339	1.011	0.093	88839.9	11280.5
	Male	Adult age 1	m2	5	3.717	0.687	2.507	0.319	1.224	0.085	111,016.6	11665.4
		Adult age 2		17	2.332	0.171	3.318	0.430	0.953	0.122	99989.7	11168.1
		Adult age 3		3	2.741	0.339	3.844	0.435	0.782	0.137	114,351.1	5540.2

analysis was conducted with Toothfrax and SFrax (Surfact corp.) following procedures and settings shown in Scott et al. (2006).

## Variables

Scale-sensitive fractal analysis (SSFA) was applied to length profiles (length-scale analysis) and to three-dimensional surfaces (area-scale and volume-filling scale analyses). Four variables of microwear texture are used to characterize the texture of dental microwear (Fig. 1c): area-scale fractal complexity (complexity or Asfc), exact proportion of length-scale anisotropy (anisotropy or epLsar), textural fill volume (Tfv), heterogeneity of area-scale fractal complexity with a  $9 \times 9$  cells (heterogeneity of complexity or HAsfc; Table 1). The median value for each 4-scan set constitutes the individual data. Complexity is a measure of the roughness at a given scale. Anisotropy measures the orientation concentration of surface

roughness. Textural fill volume is the result of an algorithm that fills a surface with square cuboids of different volumes. Tfv does not depend on the surface shape but on its finer texture. The heterogeneity of the complexity reflects the difference in complexity between the 81 sub-surfaces resulting of the division of the main surface in  $9 \times 9$  sub-areas. For a detailed description of the variables, including the calculation procedures, see Scott et al. (2006).

## Statistics

### Comparison between deciduous and permanent dentitions

On the dataset of juveniles from Hardangervidda, a first test seeks for the differences between  $dP_4$  and  $M_1$  or  $M_2$  from given individuals to test if the differences in enamel and position between deciduous and permanent cheek teeth have a significant impact on microwear textural features. Here, we

**Table 2** Results of the sign test to explore the differences between dental microwear textures between deciduous and permanent dentition from the same individual. Complexity (Asfc), anisotropy (epLsar), textural fill volume (Tfv), and heterogeneity of complexity (HAsfc)

Variables	<i>N</i> (non Ex-aequo)	$x$ (deciduous) < $X$ (permanent dentition) (%)	<i>Z</i>	<i>p</i>
Asfc	8	12.50	1.767	0.077
epLsar	7	28.57	0.756	0.449
Hasfc	8	62.50	0.353	0.723
Tfv	8	0	2.475	0.013

used the sign test which is a nonparametric version of the *t* test for paired observations (Table 2). Indeed, dental microwear textures on deciduous dentition are not independent from those on permanent molars because these teeth belong to the very same hemi-mandible having masticated the very same food items before death.

### Inter and intrapopulation analysis

In order to track the differences in diet between age classes (2 years, 3–6 years, 7 years and more), gender, and site, a three-way analysis of variances and a set of post-hoc tests (when appropriate; Bonferroni tests) were run on the four dental microwear textural parameters (see Tables 3 and 4). The null hypothesis states there is no significant difference between samples. Then, interpopulation and between-sex variations are also explored by comparing the frequency of individuals with high anisotropy (epLsar  $>5.0 \times 10^{-3}$ ) and complexity (Asfc  $>2.0$ ) between samples and with a dataset of modern African bovids covering the whole dietary spectrum among ruminants from leaf browsing to the fruit browsing to grazing habits (Fig. 2; see Scott et al. 2012; Merceron et al. 2016).

## Results

The sign test for paired observations detects significant differences in *Tfv* between deciduous premolars and permanent

molars, the former having higher values than the latter for most of the paired observations (Tables 1 and 2; Fig. 1c).

Concerning interpopulation variations in diet, the three-way analysis of variances shows significant differences in complexity (Asfc) and anisotropy (epLsar; Fig. 1c) of dental microwear textures between the two populations of reindeer. The Hardangervidda population has a higher complexity (Asfc) and a lower anisotropy (epLsar) than the Knutshø one (Tables 1 and 3). These results are also supported by Bonferroni tests (not shown) and the differences in frequencies of specimens combining high values of anisotropy (epLsar) and complexity (Asfc, Fig. 2). The three-way ANOVA also reports an interaction between gender and site for complexity (Asfc) and textural fill volume (Tfv; Table 3). Microwear patterns differed significantly between males and females in Knutshø; males scored lower on textural fill volume than females (Tfv; Tables 1 and 4). Hardangervidda males differ from Knutshø males in having a significant higher complexity (Asfc; Tables 1 and 4; Fig. 1c).

## Discussion

### Dietary and dental microwear textural variations along life span

The sign test for paired observations detects significantly higher values in textural fill volume for deciduous premolars when compared with permanent dentition. It is worthwhile to mention that the observed differences in complexity between

**Table 3** Three-way ANOVAs (site, gender, and age class) on dental microwear textural parameters. Complexity (Asfc), anisotropy (epLsar), textural fill volume (Tfv), and heterogeneity of complexity (HAsfc)

	d.f.	Asfc		epLsar		HAsfc		Tfv	
		<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Site	1	6.486	0.013	6.028	0.016	2.013	0.159	0.088	0.767
Gender	1	0.661	0.418	0.178	0.675	0.732	0.394	0.233	0.631
Age	2	1.289	0.281	0.587	0.558	1.324	0.271	0.351	0.705
Site* Gender	1	8.790	0.004	0.000	0.986	2.171	0.144	10.208	0.002
Site* Age	2	0.458	0.634	0.413	0.663	0.548	0.580	1.197	0.307
Gender* Age	2	0.533	0.589	0.327	0.722	0.395	0.675	0.125	0.882
Site* Gender* Age	2	1.298	0.278	1.578	0.212	1.539	0.220	1.749	0.180

\*means versus: such variables are tested statistically

**Table 4** Pairwise differences (Bonferroni tests) for microwear texture parameters (complexity  $Asfc$  and textural fill volume  $Tfv$ ) between gender and site. Significance at  $p < 0.05$ . Empty cells mean that there is no statistical significant difference between the tested pairs, while gray cells either represent untested pairs or (e.g., Knutshø females against Knutshø females) or pairs that have already given results in lower and left side of the diagonal. Complexity ( $Asfc$ ), anisotropy ( $epLsar$ ), textural fill volume ( $Tfv$ ), and heterogeneity of complexity ( $HAsfc$ )

		Knutshø		Hardangervidda	
		Female	Male	Female	Male
Knutshø	Female				
	Male	$Tfv$			
Hardangervidda	Female				
	Male		$Asfc$		

the two teeth would be considered significant if the  $\alpha$ -value was shifted to 0.10. Those results might be linked to the fact that the forehead positions of premolars along the dental row allow ruminants to use them not only to comminute food items during mastication but also to cut and pull out lignified tissues such as twigs, stems, and buds from shrubs and bushes, whereas molars are less prone to contribute to these prehensile actions. An alternative hypothesis to be tested is a difference in enamel hardness between deciduous and permanent teeth. Indeed, we may hypothesize the differences in amelogenesis between the deciduous and permanent teeth and thus the differences in enamel hardness (Mahoney et al. 2010) as well as the differences in load strength on the two teeth due to their different arrangement along the dental arch (Ravosa et al.

2010). The small sample size investigated here prevents us from making definitive judgments.

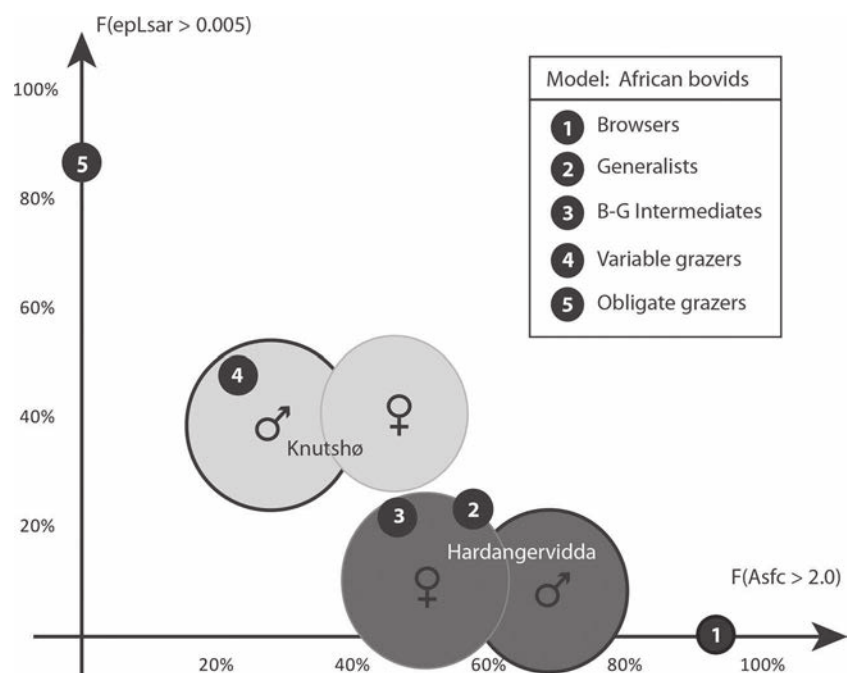
Rivals et al. (2007) have shown that dental abrasion of reindeer life generate different patterns of molar mesowear throughout life; older individuals tend to have a lower occlusal relief and more round cusps on cheek teeth. This does not reflect dietary changes along lifespan but the effects of cumulative abrasion on dental tissues. Indeed, the present study does not detect any significant differences in dental microwear textures on the second lower molars between reindeer from different age classes in the two populations, indicating similar feeding habits between young, mature, and old individuals.

### Sexual variations in diet and dental microwear textures

Differences in dietary habits between males and females are known among different species of ruminants. For instance, roe deer bucks are known to forage more on fruits in summer (blackberries, *Rubus* sp.) and on seeds (acorns, *Quercus* sp.) in late fall and winter (Cransac et al. 2001) while does keep foraging on dicots, mostly bramble foliage (*Rubus* sp.). Dental microwear textures reflect these differences; male roe deer having a higher value of complexity than females (Merceron et al. 2010). Detecting the differences in diet between sexes for reindeer is therefore not unexpected.

The reindeer in Knutshø occupy an area with favorable foraging conditions, allowing a stable high group aggregation throughout the year (Skogland 1989). Moreover, selected specimens were hunted during late August and September, just before the rutting season in October. In September, the

**Fig. 2** Frequency of specimens per population and per gender with high complexity ( $Asfc > 2.0$ ) and high anisotropy ( $epLsar > 0.005$ ). For reindeer samples, circle diameter refers to the sample size whereas those used for dietary categories of bovid species are all set up with a 1-unit diameter circle (data from Scott 2012)



association of males with females reaches its highest frequency. Since both males and females are spatially very close at this time of the year, the differences in dental microwear textures recorded between genders at Knutshø can only refer to the differences in feeding selection during the summer before their death. Males and females from Knutshø show significant differences in  $Tfv$ . This variable has been previously assumed to correlate positively with complexity (Asfc; Scott et al. 2012), but recent studies on captive sheep shows the reverse trends (Ramdarshan et al. 2016, Merceron et al. 2016) making its interpretation in terms of feeding habits quite difficult.

None of the measures of wear differ between males and females at Hardangervidda. This actually fits in with the generalist habitat selection strategy of reindeer populations there at the end of summer, in correlation with a significant decrease in mean group size (Skogland 1984, 1989). Indeed, previous results demonstrate that during the late summer, the diets of both males and females of all age classes are similar for the reindeer of Hardangervidda (Skogland 1984, 1989). This observation is consistent with the progressive homogenization of habitat quality occurring during the summer season. If the quality of difference between habitat patches on the tundra is at its maximum at the beginning of the growth season (about mid to late May), such variations drop as the “green wave” is passing over by late summer (Skogland 1984, 1989).

### Between-population variation in diet and dental microwear textures

Differences between the two populations reflect variation in habitat resources and are further amplified by the between-gender differences in dietary preferences; males in Knutshø having a lower complexity (Asfc; Tables 1 and 4) than the counterparts in Hardangervidda. Indeed, the lowest complexity (Asfc) and the highest significant anisotropy (epLsar) of Knutshø specimens tend to make them plot between generalists and grazers. Conversely, the highest complexity values (Asfc) and the lowest in anisotropy (epLsar) tend to plot Hardangervidda specimens between generalists and browsers mean data (Scott 2012; Table 1; Figs. 1 and 2).

When compared with dental microwear textures of African bovids with known differences in diet, which are used here for qualitative comparison (Scott 2012), we may conclude that the two populations of reindeer were involved in both grazing and browsing during summer. And although they are mixed feeders, the dental microwear textures of both males and females at Knutshø show a greater proximity to grazers of previous studies (Figs. 1 and 2; Scott 2012).

### Diet, density, and habitats

Since both reindeer populations were sampled at the end of summer, and since these animals were living in similar

ecological alpine tundra environments in Norway, how can we interpret differences in diet recorded between these two localities? Beyond minor differences in vegetal resources in each of the two areas, we cannot discard the impact of the demographic density upon the feeding behavior of populations. Indeed, the low density of reindeers in Knutshø (0.31 to 0.5 ind/km<sup>2</sup>) in comparison to the ones from Hardangervidda (0.74 to 2.34 ind/km<sup>2</sup>) produces a direct impact on the resource availability and feeding strategies (winter habitat food biomass respectively  $\geq 500$  and 150 g dry mass/m<sup>2</sup>; Skogland 1989). Thus, the Knutshø specimens provide evidence of a less restrictive access to plant resources. Conversely, the higher density at Hardangervidda implies stronger interindividual competition (for both males and females) for a lower amount of available resources.

### Conclusion

The present study is an initial attempt in exploring the dietary ecology of reindeer using dental microwear textural analysis at the population level during a short time period at the end of the summer. Whereas this period is known to lead to a homogenization of available vegetation resources in alpine tundra areas, significant differences were found between the two populations in dental microwear textures, which reflect differences in density between the populations. In accordance with rumen content observations (Skogland 1984), the DMTA of the Hardangervidda specimens exhibit a diet based on a broad spectrum of resources. These reindeer show a greater proximity to the mixed-feeder feeding behaviors, whereas the Knutshø specimens might be more engaged in grazing; a hypothesis which has to be confirmed by direct dietary proxies such fecal or stomach content analysis; DMTA being as stable isotopes indirect proxies (Calandra and Merceron 2016). At the intra-population scale, DMTA indicates differences in food selectivity between females and males. And although some differences in dental microwear textures and food selectivity could exist between juveniles and adults, no significant differences exist among the age categories of adult reindeers.

DMTA can be seen as a proxy to assess the proportion of graze versus browse for reindeer, as it already serves to describe dietary habits of a given species, as well as intraspecific variations of several extant and extinct animal species (Scott et al. 2005; Scott 2012; Merceron et al. 2010, 2014, 2016). Such indirect characterization of feeding behaviors yields crucial data for palaeoenvironmental and palaeoecological reconstructions. In the perspective of past reindeer populations, DMTA research may help to highlight feeding strategies that have allowed such species to evolve during the numerous glacial and interglacial periods of the quaternary. In other respects, it is equally informative to map how this variability in diet species could emerge in different geographic situations



(latitude, altitude, etc.). Finally, with this evolutionary point of view in mind, obtaining a more accurate overview of Pleistocene reindeer feeding ecology (see Rivals and Semprebon 2017) seems appropriate when assessing the relevant explanations concerning the actual distribution of identified subpopulations (Geist 1999) and when considering their possible future from the perspective of global warming and modern climate change (Hansen et al. 2013).

**Acknowledgements** We would like to thank the ArScAn-UMR 7041 CNRS, Equipe Ethnologie préhistorique and WP 1.3 of the LabEx DynamiTe for their financial support. This study was financed by the Project ANR TRIDENT (ANR-13-JSV7-0008-01, PI: G. Merceron). We are very grateful to Anusha Ramdarshan for her help in data processing.

## References

- Álvarez-Lao DJ, García N (2011) Geographical distribution of Pleistocene cold-adapted large mammal faunas in the Iberian Peninsula. *Quat Int* 233:159–170
- Barth EK (1996) Trapping systems for reindeer, ancient activities and traditions in Rondane. Trondheim, Norway [In Norwegian]: Norwegian Institute for Cultural Heritage Research
- Bignon-Lau O (2014) Hunting practices targeting large mammals communities of the Paris basin during the Upper Paleolithic. *Quat Int* 337:114–128
- Calandra I, Merceron G (2016) Dental microwear texture analysis in mammalian ecology. *Mammal Rev* 46(3):215–228
- Castel J-C, Chauvière F-X (2007) Y a-t-il une exploitation spécifique du renne au Badegoulien entre Charente et Quercy? In Beyries S, Vaté V. (Eds), *Les civilisations du Renne d'hier et d'aujourd'hui. Approches ethnohistoriques, archéologiques et anthropologiques, XXVIIe Rencontres Internationales d'archéologie et d'histoire d'Antibes*. APDCA, Antibes: 279–294
- Costamagno S (1999) Stratégies de chasse et fonction des sites au Magdalénien dans le sud de la France. Ph.D. Thesis, Université de Bordeaux I
- Cransac N, Cibien C, Angibault J-M, Morrelet N, Vincent J-P, Hewison AJM (2001) Variations saisonnières du régime alimentaire du chevreuil (*Capreolus capreolus*) selon le sexe en milieu forestier à forte densité (forêt domaniale de Dourdan). *Mammalia* 65:1–12
- Danell K, Bergström R, Duncan P, Pastor J (2006) Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation. Cambridge University Press, Cambridge
- DeSantis LRG, Scott JR, Schubert BW, Donohue SL, McCray BM, Van Stolk CA (2013) Direct comparisons of 2D and 3D dental microwear proxies in extant herbivorous and carnivorous mammals. *PLoS One* 8(8): e71428. doi:10.1371/journal.pone.0071428
- Gaare E, Hansson G (1989) Mapping of reindeer forage resources at Hardangervidda. Trondheim, Norway [In Norwegian]: Norwegian Institute for Nature Research. Trondheim, Norway [In Norwegian]: Norwegian Institute for Nature Research
- Geist V (1999) Deer of the world: their evolution, behavior and ecology. Stackpole Books – Swan Hill Press, England
- Hansen BB, Grøtan V, Aanes R, Sæther B-E, Stien A, Fuglei E, Ims RA, Yoccoz N, Pedersen ÅØ (2013) Climate events synchronize the dynamics of a resident vertebrate community in the high Arctic. *Science* 339:6117
- Hofmann RR (1989) Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants—a comparative view of their digestive-system. *Oecologia* 78(4):443–457
- Jordhøy P, Kringstad, K (2001) Snøhettareinen. Lesja, Norway [In Norwegian]: Snøhetta forlag
- Kaiser TM, Clauss M, Schulz-Kornas E (2016) A set of hypotheses on tribology of mammalian herbivore teeth. *Surface Topography: Metrology and Properties* 4(1):014003
- Kelsall JP (1968) The migratory barren-ground caribou of Canada. Canadian wildlife service monographs series 3. The Queen's Printer, Ottawa
- Kuntz D (2011) *Ostéométrie et migration(s) du Renne (Rangifer tarandus) dans le Sud-Ouest de la France au cours du dernier Pléistocène et du Tardiglaciaire (21 500–13 000 Cal. BP)*. PhD Thesis, Université de Toulouse II-Le Mirail
- Loison A, Gaillard JM, Pelabon C, Yoccoz NG (1999) What factors shape sexual size dimorphism in ungulates? *Evol Ecol Res* 1(5):611–633
- Mahoney E, Holt A, Swain M, Kilpatrick N (2010) The hardness and modulus of elasticity of primary molar teeth: an ultra-micro-indentation study. *J Dent* 28(8):589–594
- Merceron G, Escarguel G, Angibault J-M, Verheyden-Tixier H (2010) Can dental microwear textures record inter-individual dietary variations? *PLoS One* 5:e9542
- Merceron G, Hofman-Kamińska E, Kowalczyk R (2014) 3D dental microwear texture analysis of feeding habits of sympatric ruminants in the Białowieża Primeval Forest, Poland. *For Ecol Manag* 328: 262–269
- Merceron G, Ramdarshan A, Blondel C, Boisserie J-R, Brunetiere N, Francisco A, Gautier D, Milhet X, Novello A, Pret D (2016) Untangling the environmental from the dietary: dust does not matter. *Proc R Soc B* 283:20161032
- Panzacchi M, Van Moorter B, Jordhøy P, Strand O (2013) Learning from the past to predict the future: using archaeological findings and GPS data to quantify reindeer sensitivity to anthropogenic disturbance in Norway. *Landsc Ecol* 28(5):847–859
- Ramdarshan A, Blondel C, Brunetiere N, Francisco A, Gautier D, Surault J, Merceron G (2016) Seeds, browse, and tooth wear: a sheep perspective. *Ecology and Evolution* 6(16):5559–5569
- Ravosa MJ, Ross CF, Williams SH, Costley DB (2010) Allometry of masticatory loading parameters in mammals. *Anat Rec* 293:557–571
- Reimers E, Nordby O (1968) Relationship between age and tooth cementum layers in Norwegian reindeer. *J Wildl Manag* 32:957–961
- Rivals F, Semprebon GM (2017) *in press*: Latitude matters: an examination of behavioural plasticity in dietary traits amongst extant and Pleistocene *Rangifer tarandus*. *Boreas*
- Rivals F, Mihalbachler MC, Solounias N (2007) Effect of ontogenetic-age distribution in fossil samples on the interpretation of ungulate paleo diets using the mesowear method. *J Vertebr Paleontol* 27:763–767
- Schulz E, Calandra I, Kaiser TM (2010) Applying tribology to teeth of hoofed mammals. *Scanning* 32:162–182
- Scott JR (2012) Dental microwear texture analysis of extant African Bovidae. *Mammalia* 76(2):157–174
- Scott RS, Ungar PS, Bergström TS, Brown CA, Grine FE, Teaford MF, Walker A (2005) Dental microwear texture analysis shows within-species diet variability in fossil hominins. *Nature* 436:693–695
- Scott RS, Ungar PS, Bergström TS, Brown CA, Childs BE (2006) Dental microwear texture analysis: technical considerations. *J Hum Evol* 51:339–349
- Scott RS, Teaford MF, Ungar PS (2012) Dental microwear texture and anthropoid diets. *Am J Phys Anthropol* 147(4):551–579. doi:10.1002/ajpa.22007
- Skogland T (1983) The effects of density-dependent resource limitations on the demography of wild reindeer. *J Anim Ecol* 54(2):359–374
- Skogland T (1984) Wild reindeer foraging-niche organization. *Holarct Ecol* 7(4):345–379

- Skogland T (1985) The effects of density-dependent resource limitation on the demography of wild reindeer. *J Anim Ecol* 54:359–374
- Skogland T (1988) Tooth wear by food limitation and its life-history consequences in wild reindeer. *Oikos* 51(2):238–242
- Skogland T (1989) *Comparative Social Organization of Reindeer in Relation to Food, Mates and Predator Avoidance*. Paul Parey Scientific Publishers, Advances in Ethology n° 29, Berlin and Hamburg
- Solberg EJ, Strand O, Veiberg V, Andersen R, Heim M, Rolandsen CM, Langvatn R, Holmstrøm F, Solem MI, Eriksen R, Astrup R, Ueno M (2012) Moose, red deer and reindeer—results from the national monitoring program for wild cervids, 1991–2011. Norwegian institute for nature research. NINA Report 885
- Soppela P, Nieminen M (2001) The effect of wintertime undernutrition on the fatty acid composition of leg bone marrow fats in reindeer (*Rangifer tarandus tarandus* L.). *Comp Biochem Physiol Part* 13(128):63–72
- Teaford MF, Oyen OJ (1989) In vivo and in vitro turnover in dental microwear. *Am J Phys Anthropol* 80(4):447–460
- Tveraa T, Stien A, Brøseth H, Yoccoz NG (2014) The role of predation and food limitation on claims for compensation, reindeer demography and population dynamics. *J Appl Ecol* 51:1264–1272
- Ungar PS (2015) Mammalian dental function and wear: a review. *Biosurface and Biotribology* 1:25–41
- Ungar PS, Merceron G, Scott RS (2007) Dental microwear texture analysis of Varswater bovids and early Pliocene Paleoenvironments of Langebaanweg, Western Cape Province, South Africa. *J Mamm Evol* 14(3):163–181

Ce Luga-Nuevo

saison	tous	mâles	femelles
jf	14	7	7
ma	10	4	
mj	15		9
ja	18	5	13
so	26	7	19
nd	21		15
total	116	35	69

Ce Bauges

saison	tous	mâles	femelles
jf	0	0	0
ma	0	0	0
mj	0	0	0
ja	0	0	0
so	15	3	12
nd	7	3	4
total	22		16

Ce Châteauroux

saison	tous	mâles	femelles
jf	5	2	3
ma	1	1	0
mj	0	0	0
ja	0	0	0
so	7	3	4
nd	9	5	4
total	29	12	17

Ce Lancosme

saison	tous	mâles	femelles
jf	8	5	3
ma	0	0	0
mj	0	0	0
ja	0	0	0
so	5	3	2
nd	4	2	2
total	26	13	10

Ce Arc-en-Barrois

saison	tous	mâles	femelles
jf	0	0	0
ma	0	0	0
mj	0	0	0
ja	0	0	0
so	0	0	0
nd	0	0	0
total	12	0	0

Ce Paimpont

saison	tous	mâles	femelles
jf	7	1	
ma	0	0	0
mj	0	0	0
ja	1	1	0
so	1	1	0
nd	3	1	2
total	20	12	8

Ce Białowieża

saison	tous	mâles	femelles
jf	8	0	2
ma	3	1	2
mj	0	0	0
ja	0	0	0
so	4	0	1
nd	7	0	0
total	23	2	5

Ce Augustowska

saison	tous	mâles	femelles
jf	4	0	0
ma	0	0	0
mj	0	0	0
ja	0	0	0
so	3	0	0
nd	10	0	0
total	18	0	0

Ce Knyszyńska

saison	tous	mâles	femelles
jf	4	0	0
ma	0	0	0
mj	0	0	0
ja	0	0	0
so	8	0	0
nd		0	0
total	20	0	0

Ce Gaick

saison	tous	mâles	femelles
jf	0	0	0
ma	0	0	0
mj	0	0	0
ja	0	0	0
so	0	0	0
nd	0	0	0
total	35	0	35

Ce Kvinnherad

saison	tous	mâles	femelles
jf	0	0	0
ma	0	0	0
mj	0	0	0
ja	0	0	0
so	33	19	14
nd	24	10	14
total	60	29	30

Ce Hemne

saison	tous	mâles	femelles
jf	0	0	0
ma	0	0	0
mj	0	0	0
ja	0	0	0
so	43	25	18
nd	14	3	11
total	59	28	30

Cc Bauges

saison	tous	mâles	femelles
jf	3	2	1
ma	0	0	0
mj	0	0	0
ja	0	0	0
so	13	8	
nd	2	1	1
total	18	11	7

Cc Dourdan

saison	tous	mâles	femelles
jf	12	9	3
ma	13	10	3
mj		2	3
ja	11	4	7
so	15	10	
nd	13	7	6
total	84	42	27

Cc Chizé

saison	tous	mâles	femelles
jf	6	4	2
ma	4	1	3
mj	3	1	1
ja	3	1	1
so	4	0	3
nd	6	1	2
total	26	8	12

Aa Białowieża

saison	tous	mâles	femelles
jf	0	0	0
ma	0	0	0
mj	0	0	0
ja	0	0	0
so	2	1	1
nd	0	0	0
total	10	1	4

Aa Målselv

saison	tous	mâles	femelles
jf	0	0	0
ma	0	0	0
mj	1	0	1
ja	0	0	0
so	53	30	23
nd		1	4
total	59	31	28

Aa Gausdal

saison	tous	mâles	femelles
jf	0	0	0
ma	0	0	0
mj	0	0	0
ja	0	0	0
so	59	30	29
nd	0	0	0
total	62	30	29

Aa Bierbza

saison	tous	mâles	femelles
jf	0	0	0
ma	1	0	1
mj	0	0	0
ja	12	1	11
so	1	0	1
nd	17	4	13
total	45	6	26

Rt Hardangervidda

saison	tous	mâles	femelles
jf	0	0	0
ma	0	0	0
mj	0	0	0
ja	33	17	16
so	28	11	17
nd	0	0	0
total	69	32	35

Rt Knutshø

saison	tous	mâles	femelles
jf	0	0	0
ma	0	0	0
mj	0	0	0
ja	33	19	13
so	18	9	9
nd	0	0	0
total	52	29	22

Dd Lugar-Nuevo

saison	tous	mâles	femelles
jf	7		2
ma	6	4	2
mj		3	2
ja	12	4	8
so	13		7
nd	4	4	0
total	48	25	21





*MNHN, Paris*

## **Ecology of Early Pleistocene fossil cervids from the Balkans inferred from dental microwear texture analyses.**

**BERLIOZ Emilie (1), BLONDEL Cécile (1), KOSTOPOULOS Dimitris (2), MERCERON Gildas (1)**

(1): iPHEP – UMR 7262, 6, rue Brunet – Bât. B35 – TSA 51106 – 86073 Poitiers Cedex 9, France

(2): Faculty of Science – School of Geology, Department of Geology, 54124 Thessaloniki, Greece

### **POSTER SESSION**

**Key words:** dental abrasion, diet, ruminants, Pleistocene, Balkans

**Abstract:** Cervids are usually considered as forest inhabitants. The reality is much more complex. The environmental affinities depend on taxa, and some of them occupy a wide range of feeding ecology and habitats. For instance, the red deer (*Cervus elaphus*) is plastic in its habitat spectrum. Tracking ecological behavior of such species is essential to assess variations in environmental conditions. Among the proxies available for paleontologists, dental wear is a key-tool to infer diets of extinct species. During my PhD, I set up a model combining dental wear pattern and food habits of European species of cervids from many populations ranging from Scandinavia to Southern Spain and from Scotland to Poland. Dental wear patterns will be quantified through an innovative tool: 3D dental microwear texture analysis coupled with an automatic Scale Sensitive Fractal Analysis. Dental microwear textures reflect what a given animal has eaten during its last few days or weeks. This powerful proxy allows not only to identify grazing and browsing habits, but also to differentiate feeding behavior at the intra-population scale, i.e., sexual and seasonal variations. Such information can be linked to vegetal resources availabilities.

When applied on fossil cervids, such ecological proxies may also provide evidence to reconstruct environment. This will be the second aim of my PhD thesis. I will integrate Early Pleistocene fossil cervids (mostly from the Balkans) into the modern model. Niche partitioning between species in a given site, variations in diet through geological time will be explored to assess tree cover dynamic in the context of hominid dispersal into Europe between 2 and 1 Ma.

# Ecology of early Pleistocene fossil cervids from the Balkans inferred from dental microwear texture analyses



Berlioz E.<sup>1</sup>, Blondel C.<sup>1</sup>, Kostopoulos D. S.<sup>2</sup>, Merceron G.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> IPHEP, UMR CNRS 7262, Bât. 835 - TSA 61106, 6 rue M. Brunet, 86073 POITIERS Cedex 9, France  
<sup>2</sup> Faculty of Science—School of Geology, Department of Geology, 54124 Thessaloniki, Greece



## Introduction

Cervids are often considered as forest dwellers. The reality is much more complex. The environmental affinities depend on taxa, and some of them have a wide range of feeding ecologies and habitat preferences. For instance, the red deer (*Cervus elaphus*) is plastic in its habitat spectrum. Tracking ecological behavior of such species is essential to assess variations in environmental conditions. Among the proxies available for paleontologists, dental wear is a key-tool to infer diet of extinct species as it reflects what has eaten a given animal during the last few days or weeks of its life. During my PhD, I will build up a database of 3D texture of dental microwear for extant cervids of which the ecology is well known. Early Pleistocene cervids from the Balkans and France will then be analysed. I will discuss the results in terms of vegetal resources availability, early Pleistocene paleoenvironments and link these results with the dispersion of the genus *Homo* into Europe during the early Pleistocene.

## Material (fig. 1)

**Extant european cervids of which ecology is well known** : sex, age, stomach content, date of death, ... Many populations are sampled from Scandinavia to Southern Spain and from Scotland to Poland, representing a large range of habitats.

**Extinct cervids from the Balkans and France.** This family of ruminant has been chosen because of the high diversity and large range of herbivorous niches occupied by cervids during the early Pleistocene.



Fig. 1. Geographical distribution of extant populations and extinct localities of cervidae included in the analysis. Dalfenero is one of the greek fossil localities included in the analysis (see Kostopoulos & Koufos, 1994). Seneze (43) and Saint-Valler (26) are included in the analysis as 2 corresponds to localities of reference for the early Pleistocene.

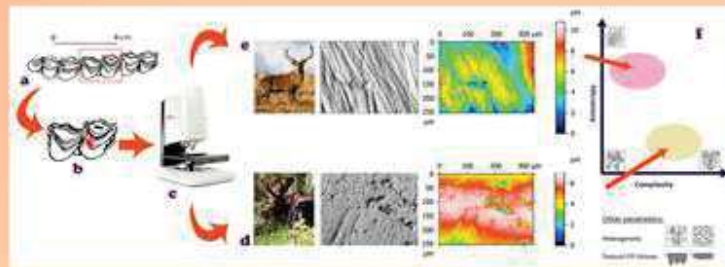


Fig. 2. Presentation of the method used in the analysis. a) lower tooth row of a cervid. b) lower second molar (M2) and facet of interest. c) Surface profilometer. d & e) photosimulations and topographies of the surface of the lower M2 of a moose and a red deer. f) a fictive example of discrimination between a population of grazing red deer (from Scotland) and a population of browsing moose (from Poland) based on 2 of the 4 parameters of surface.

## Method (fig.2)

Efforts are focused on lingual facets of the protoconid of second molars (Fig. 2a and b). The topology of the surface is obtained for each specimen thanks to a **surface profilometer** (Fig. 2c). Dental wear patterns (Fig. 2d and e) are quantified through an innovative tool: **3D-DMTA** (3D Dental Microwear Texture Analysis) (Scott et al., 2006). Dental microwear allows not only to identify **grazing and browsing habits** (Scott, 2012) (Fig. 2f), but also to differentiate feeding behavior at **inter- and intra-population scales**, i.e., sexual and seasonal variations (Merceron et al., 2010). Four surface parameters will be extracted: **Complexity**, **Anisotropy**, **Heterogeneity** and **Textural Fill Volume** (Fig. 2f). These parameters will be compared from a

population to another, between extant and extinct specimens and will be interpreted in terms of vegetal resource availabilities and paleoenvironments.

## Objectives

Development of a **model based on extant cervidae** at the interspecific, inter-population (North-South transect) and intrapopulation scales.

Exploring the feeding ecology of extinct cervids from the Balkans by using the **ecological overlap** between the model and extinct species.

Interpretations in terms of **vegetal structure and composition**: development of herbaceous layers, ratio of grass/forbs among herbs, tree cover, ...

Correlation with other paleoclimatic proxies for a better understanding of the **paleoclimatic regional context of *Homo* dispersion** through Eurasia during the early Pleistocene

References:  
 Kostopoulos, D. S., & Koufos, G. O. (1994). C. R. Acad. Sci. 319(9), 1253-1277  
 Merceron, G., et al. (2010). PLoS One, 5(3), e9342  
 Scott, J. R. (2012). Mammalia, 76(3), 157-174  
 Scott, R. S., et al. (2006). Journal of Human Evolution, 51(4), 339-349





## Surfaces cover everything

5<sup>th</sup> International Conference on Surface Metrology

4 – 7 April 2016

Poznan University of Technology, Poland



### Ecology of two sympatric cervids from Spain: confronting data from stomach contents and dental microwear texture

**BERLIOZ Emilie (1), AZORIT Concepción (2), BLONDEL Cécile (1), MERCERON Gildas (1)**

(1): iPHEP – UMR 7262, 6, rue Brunet – Bât. B35 – TSA 51106 – 86073 Poitiers Cedex 9, France

(2): Área de Zoología, Campus Las Lagunillas, Edificio Ciencias Experimentales y de la Salud (B3), Dependencia: B3-148

#### ORAL PRESENTATION

**Keywords:** Dental Microwear Texture Analysis (DMTA), Cervids, Diet, Stomach Content

**Abstract:** The red deer, *Cervus elaphus* is characterized by a plastic diet that varies depending on resource availability in its habitat (Gebert and Verheyden-Tixier, 2001). On the other hand, the fallow deer *Dama dama* is reported to predominantly eat grass – and acorns whenever available whether in cold and humid or warm and dry habitats (Jackson, 1977, Azorit et al., 2012). The Spanish locality Lugar-Nuevo (Fig.1) is characterized by a dry summer which constitutes a constraint season for the two sympatric cervid populations (Azorit et al., 2012). In this study, we focus on diet to explore the ecological relationships between the two populations under these extreme conditions.

Dental microwear texture analysis (Scott et al., 2006), the study of the microscopic wear caused by food during mastication, has proven to be very efficient in deciphering both inter- and intra-specific variations in diet (Merceron et al., 2010). Efforts are focused on the shearing facet of the lower second molars (Fig.1). The results are compared with the rumen content analysis based on the very same specimens (Azorit et al., 2012).

We show that the red deer are highly grazer (high anisotropy, low complexity), while the fallow deer combine intermediate complexity and lower anisotropy suggesting a more browsing diet (Fig.1). Notably, at the peak of the grass consumption for the two species (from May to August, before the occurrence of fruit in their diet), we highlight significant differences in the dental microwear signal. These results lead to the conclusion that conversely to the rumen contents, DMTA supports a more abrasive and tough alimentation (possibly herbaceous monocots) for the red deer compared with the fallow deer. In summary, the two species seem to occupy different micro-habitats with *Dama* in places where grasses are less abrasive and less tough than the place where *Cervus* grazes.

## Bibliography:

Azorit C, Tellado S, Oya A et al. (2012) *Anim. Prod. Sci.* 52: 720–727.

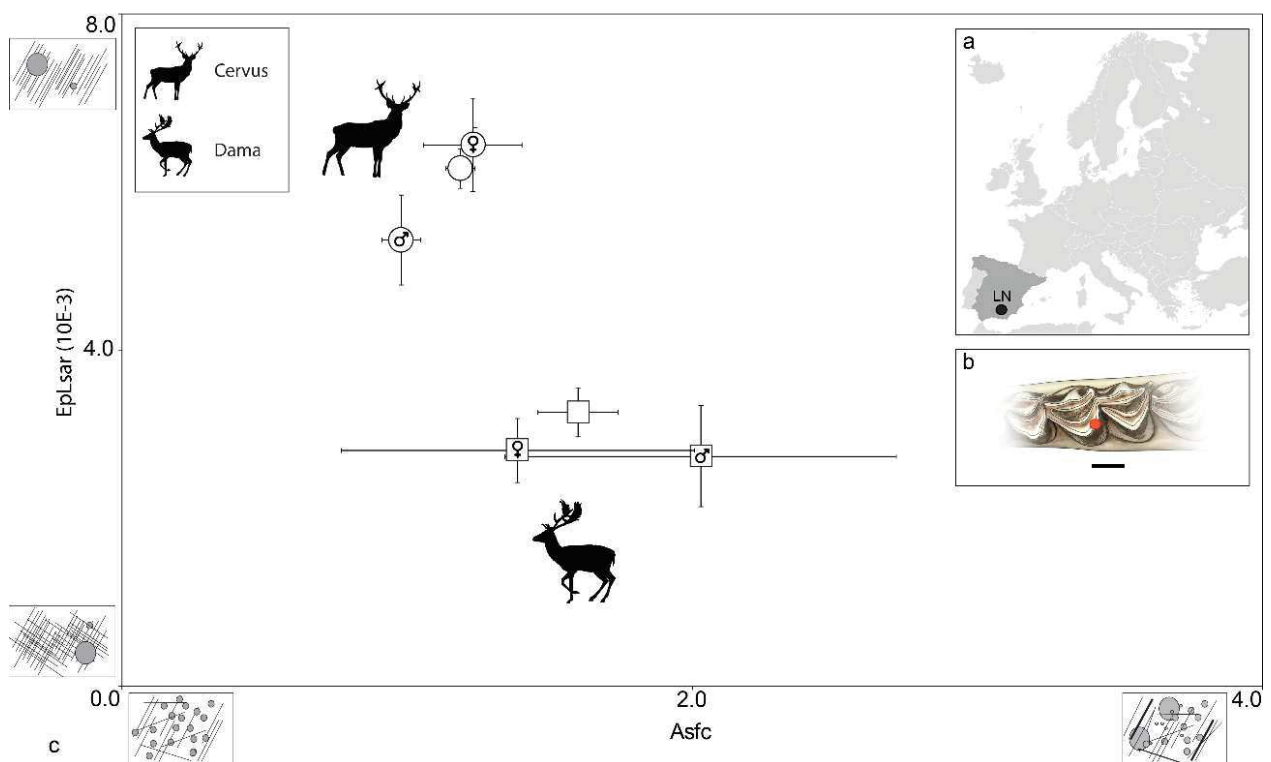
Calandra I, Merceron G (2016) *Mammal Rev.* in press.

Gebert C, Verheyden-Tixier H (2001) *Mammal Rev.* 31: 189–201.

Jackson J (1977) *J. Zool.* 181: 465–473.

Merceron G, Escarguel G, Angibault J-M et al. (2010). *PLoS ONE* 5: e9542.

Scott RS, Ungar P, Bergstrom TS et al. (2006) *J. Hum. Evol.* 51: 339–349.



# Surfaces cover everything

5<sup>th</sup> International Conference on Surface Metrology

4 – 7 April 2016

Poznan University of Technology, Poland



## Textural analysis to track the history of large herbivores



Emilia Hofman-Kamińska<sup>1\*</sup>, Gildas Merceron<sup>2</sup>, Anusha Ramdarshan<sup>2</sup>,  
Emilie Berlioz<sup>2</sup>, Rafał Kowalczyk<sup>1</sup>

\*ehofman@ibs.bialowieza.pl



Mammal Research Institute<sup>1</sup>  
Polish Academy of Sciences  
Białowieża



Université  
de Poitiers<sup>2</sup>

### INTRODUCTION AND AIMS

Distributions of modern large mammals most frequently do not reflect optimal conditions, but rather reflect the effects of restoration programs. An example is European bison (*Bison bonasus*), which was reintroduced from breeding animals in Central and Eastern Europe mostly to forests – habitats, which were lately identified as non-optimal (Kerley et al. 2012, Bocherens et al. 2015).

Dental microwear texture analysis (DMTA, Scott et al. 2006) is an appropriate tool because it allows for tracking variation in the diet of herbivores in changing environmental conditions (Calandra and Merceron 2016).

We aimed to explore the dietary habits of the European bison, moose (*Alces alces*), red deer (*Cervus elaphus*) and extinct aurochs (*Bos primigenius*) originated from Neolithic Swiss settlements (6,000 – 5,000 years old), in the time before farming exerted significantly on the landscapes. As a reference we used well studied modern species of ungulates from Białowieża Forest (Poland) characterized by known foraging patterns (Merceron et al. 2014).

### MATERIALS AND METHODS

1) Mid-Holocene herbivores were represented by four species: bison (N = 21), moose (N = 2), red deer (N = 11) and aurochs (N = 14). Modern species included: red deer (N = 15), bison (N = 15) and moose (N = 6).

2) The molds of shearing dental facets were made with a blue polyvinylsiloxane material (Regular Body Microsystem, Coltene President) and scanned using a confocal DCM8 Leica Microsystems surface profilometer equipped with a ×100 lens (NA = 0.90; working distance = 0.9 mm) (Fig. 1).

3) Data were analysed with Toothfrax and SFrax software following procedures and settings provided by Scott et al. (2006). We analysed three textural parameters: complexity (Asfc), anisotropy (epLsar) and heterogeneity (of complexity; Hascf81).

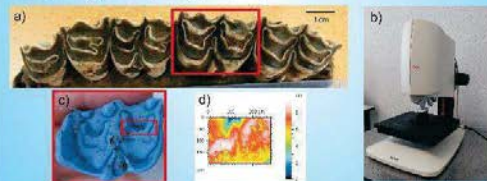


Figure 1. Elements of dental microwear texture analysis: a) molar tooth selected for the analysis, b) confocal microscope scanning silicone mold, c) silicone mold, d) visualisation of scanning process.

### RESULTS

Results showed significant differences in both Asfc and Hascf81 between prehistoric European bison and aurochs. The diet of bison in the past included more grasses than the diet of aurochs. Additionally, the diet of bison was the least variable among the studied ungulates (low values of Hascf81). Diet of red deer likely included more woody material. Moose was a soft leaf browser as its modern relative (low Asfc and low epLsar) (Fig. 2).

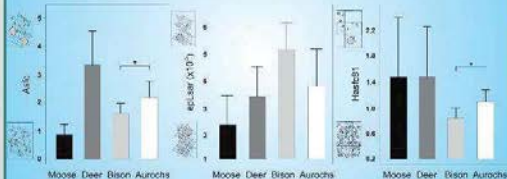


Figure 2. Dental microwear textural parameters of moose, red deer, European bison and aurochs from Neolithic Swiss localities. Bar-plots (mean and standard error of the mean) of complexity (Asfc), anisotropy (epLsar) and heterogeneity (Hascf81) for the four ungulates. Only significant differences are marked with asterisk.

Comparison of parameters for prehistoric and modern ungulates showed that diet of red deer and moose did not change over time, while the diet of modern bison from Białowieża differed significantly from the diet of prehistoric bison (Asfc  $p = 0.02$  and Hascf81  $p = 0.03$ ) (Fig. 3). Modern bison are more engaged in browsing and their diet is more variable than during the Neolithic.

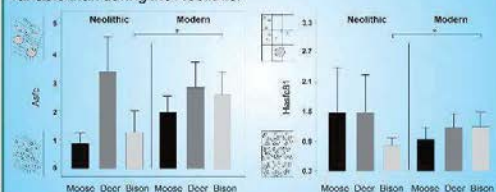


Figure 3. Comparison of dental microwear textural parameters of modern and Neolithic moose, red deer and European bison. Bar-plots (mean and standard error of the mean) of complexity (Asfc) and heterogeneity (Hascf81) of ungulates. Only significant differences are marked with asterisk.

### CONCLUSIONS

- Results confirm suboptimal or marginal character of forest for bison (Kerley et al. 2012, Bocherens et al. 2015).
- DMTA proved to be a method which allows obtaining knowledge about the prehistoric diet of herbivore species.
- To track the past ecology of modern species before the spread of agriculture and deforestation in Europe, independent proxies such as DMTA should be generalised to guide programs of reintroduction of endangered species such as the European bison in Europe.

### REFERENCES

- Bocherens, H., Hofman-Kamińska, E., Drucker, D. G., Schiröckle, U., & Kowalczyk, R. (2015) European Bison as a Refugee Species? Evidence from Isotopic Data on Early Holocene Bison and Other Large Herbivores in Northern Europe. *PLoS ONE* 10: e0118590.
- Calandra, I., & Merceron, G. (2016) Dental microwear texture analysis in mammalian ecology. *Mammal Review*.
- Kerley, G. I. H., Kowalczyk, R., & Gramsag, J. P. G. M. (2012) Conservation implications of the refuge species concept and the European bison: king of the forest or refugee in a marginal habitat? *Ecography* 35: 519-529.
- Merceron, G., Hofman-Kamińska, E., & Kowalczyk, R. (2014) 3D dental microwear texture analysis of feeding habits of sympatric ruminants in the Białowieża Primeval Forest, Poland. *Forest Ecology and Management* 328: 282-289.
- Scott, R. S., Unger, P. S., Bergstrom, T. S., Simen, C. A., Chalk, B. E., Tufford, M. F., & Walker, A. (2006) Dental microwear texture analysis: technical considerations. *Journal of Human Evolution* 51: 328-349.



Photo: Krzysztof Oniśk, Tomasz Kamiński

Project was financed by the Polish National Science Centre grant no. N N804 301940 (PI: R. Kowalczyk) and by the Project ANR TRIDENT (French Research Agency-ANR-13-JSV7-0008-01, PI: G. Merceron).

## Surfaces cover everything

5<sup>th</sup> International Conference on Surface Metrology

4 – 7 April 2016

Poznan University of Technology, Poland



### **TRIDENT – Surface sampling as diet discrimination enhancement.**

**FRANCISCO Arthur (2), BRUNETIERE Noël (2), BERLIOZ Emilie (1), RAMDARSHAN Anusha (1) and  
MERCERON, Gildas (1)**

(1): iPHEP – UMR 7262, 6, rue Brunet – Bât. B35 – TSA 51106 – 86073 Poitiers Cedex 9, France  
(2): Institut Pprime, CNRS, Université de Poitiers, ISAE-ENSMA, F-86962 Futuroscope Chasseneuil,  
France

**POSTER SESSION**



XIV Annual Meeting of  
the European Association of  
Vertebrate Palaeontologists  
6-10 July 2016,

Haarlem, The Netherlands



## Dental Microwear Texture Analysis of early Pleistocene cervids: a paleoenvironmental approach at the European scale

E. Berlioz (1), D. Kostopoulos (2), C. Blondel (1), and G. Merceron (1)

(1): iPHEP – UMR 7262, 6, rue Brunet – Bât. B35 – TSA 51106 – 86073 Poitiers Cedex 9, France  
(2): Faculty of Science – School of Geology, Department of Geology, 54124 Thessaloniki, Greece

### ORAL PRESENTATION

**Keywords:** Dental Microwear Texture Analysis (DMTA), Cervids, Paleoenvironments, Diet, Pleistocene

**Abstract:** Early Pleistocene cervids are abundant and diversified in Europe, with several sympatric taxa (*Eucladoceros ctenoides*, *Croizetoceros ramosus*, *Metacervoceros rhenanus*) displaying different body-sizes and most likely different feeding habits. These deer are widespread during the Early Pleistocene as they occur from Western to Eastern Europe. The fact that these species are present in distant European localities does not necessarily mean, however, that these two geographic areas share the same habitat characteristics. Indeed, some extant herbivore species are known to display high plasticity, allowing them to adapt their feeding behavior to the vegetal resource availability in the habitat rather than to feed on selected vegetal species. The extant Red Deer *Cervus elaphus*, for example, shows a high dietary plasticity dependent on the local vegetal availability in its habitat that ranges from the cold coniferous forests of Norway to the dry Mediterranean forests of Algeria. In this study, we will show the dietary variations of the European Early Pleistocene cervids through time and space, during the 2-1 Million years interval by comparing Western and Eastern European areas, thanks to the Dental Microwear Texture Analysis (DMTA). DMTA studies the microscopic wear caused by the food mastication and reflects the physical properties of the food items. It has already proven to be very efficient in deciphering subtle dietary differences among herbivores. We will show notably that *Eucladoceros ctenoides* from Western Europe is more engaged in grazing, while the eastern representatives of the species are more involved in browsing. These results highlight the dietary plasticity of this extinct taxon and underline differences in vegetal resource availability between the Balkans and Western Europe, to be interpreted in terms of paleoenvironmental differences.



**les dispositifs de partenariat en écologie et environnement  
Workshop, 29 novembre 2016**

Tours, France

**Alimentation et abrasion dentaire des cervidés :  
un outil pour la compréhension des environnements actuels et passés**

**E. Berlioz (1), D. Kostopoulos (2), C. Blondel (1), and G. Merceron (1)**

(1): iPHEP – UMR 7262, 6, rue Brunet – Bât. B35 – TSA 51106 – 86073 Poitiers Cedex 9, France  
(2): Faculty of Science – School of Geology, Department of Geology, 54124 Thessaloniki, Greece

**PRESENTATION ORALE**





## Exploring the feeding ecology and habitat of the primate from Dafnero-3

C. A. Plastiras (2)\*, E. Berlioz (1), G. Merceron (1), F. Guy (1) and D. Kostopoulos (2),

(1): iPHEP UMR 7262 CNRS INEE, University Poitiers and CNRS, Poitiers, France  
 (2): Aristotle University of Thessaloniki, School of Geology, 54124 Thessaloniki, Greece  
 \*corresponding author, [plastica@geo.auth.gr](mailto:plastica@geo.auth.gr)

### POSTER SESSION

**Abstract:** Objectives: The aim of our study is to characterize the environmental context and feeding habits of the fossil primate genus *Procynocephalus* from the Early Pleistocene site of Dafnero-3 (MNQ-17), Northern Greece. Methods and Results: The dental microwear textures of herbivores, as plant direct consumers, reflects the vegetal resource availability in the habitat and is therefore a good proxy to characterize paleo-environments. By being plastic deer constitute appropriate taxa for paleoenvironmental reconstructions. Here we explore the dental microwear texture of *Eucladoceros ctenoides* (n=3) and *Metacervoceros rhenanus* (n=6) from Dafnero in order to decipher the paleoenvironmental context of the primate locality Dafnero-3. To do so, our results are compared with those of two contrasted reference populations of extant *Cervus elaphus*. Lugar Nuevo (n=116), Southern Spain and Białowieża (n=23), Eastern Poland. The wide range of dental microwear textures for both *Eucladoceros ctenoides* and *Metacervoceros rhenanus* from Dafnero, occupying the entire ecospace between the two reference localities reflects the diversity of food categories available in the locality. Most *Metacervoceros rhenanus* occupy a grazing ecospace similar to extant red deer from Lugar Nuevo reflecting the consumption of abrasive herbaceous monocotyledons. In a second time, the dental microwear texture data and 3D enamel thickness (micro CT scan imaging) of the *Procynocephalus* (DFN3-150) are explored in order to better understand the feeding ecology of this taxa in the environmental context of Dafnero-3. Furthermore, two indices that describe the molar flare are measured: molar flare index (MF) and dentine flare index (DFI). The results are compared with a set of fossil *Papio* specimens (n=75) and 6 primate species with different dietary habits (*Papio cynocephalus* n=27, *Papio ursinus* n=12, *Theropithecus gelada* n=12, *Semnopithecus entellus* n=8, *Gorilla beringei* n=16, *Macaca fascicularis* n=20). The microwear textural characteristics of *Procynocephalus* from Dafnero-3 differ from the extant folivorous primates compared and instead resemble more closely to the textural signal of the omnivorous primates. The comparisons of enamel thickness combined with data from the two indices MF and DFI, indicate that *Procynocephalus* from Dafnero-3 possessed thick enamel and pronounced molar flare. Conclusions: The wide range of variation of the dental microwear signal from Dafnero deer illustrates the high diversity of available vegetal resources in the habitat. These results are in accordance with previous paleoenvironmental reconstructions that stated that Dafnero was a savannah-like woodland habitat. In that mosaic habitat *Procynocephalus* from Dafnero-3 may have included a wide spectrum of food items from

fruits, seeds to herbaceous monocots and dicots depending on spatial and seasonal availability. This is consistent with previous suggestions about the paleoecology of *Procynocephalus* from the Upper Siwaliks, India.

# Exploring the feeding ecology and habitat of the primate from Dafnero-3

C.A. Plastiras<sup>1\*</sup>, E. Berlioz<sup>2</sup>, G. Merceron<sup>2</sup>, F. Guy<sup>2</sup> and D.S. Kostopoulos<sup>1</sup>



<sup>1</sup>Aristotle University of Thessaloniki, School of Geology, 54124 Thessaloniki (L.G.P.U.)  
<sup>2</sup>PPREP/UMR 7362 CNRS INEE, University of Poitiers, Faculté des Sciences, Institut de Paléontologie, Paléoenvironnements, Evolution et Paléoclimats



## Introduction

The locality of Dafnero is an Early Pleistocene locality situated in Kozani, Northwestern Greece, that was discovered in the early 90's (Koufos et al., 1991). The aim of our study is to characterize the environmental context and feeding habits of the fossil genus *Procynocephalus/Paradolichopithecus (P/P)* from the Early Pleistocene site of Dafnero-3 (MNQ-17) (Kostopoulos et al., 2017 sub.).

To achieve that, we explore the dental microwear texture of *Eucladoceros stenoides* (n=3) and *Metacervoceros rhenanus* (n=6) from Dafnero, because the microwear texture of herbivores, as direct plant consumers, is a good proxy to characterize paleo-environments. To do so, our results are compared with those of two contrasted reference populations of extant *Cervus elaphus* (n=116), *Lugar Nuevo*, Southern Spain and *Bialowieza* (n=23), Eastern Poland. Also the dental microwear texture data and 3D enamel thickness (micro CT scan imaging) of the *Procynocephalus/Paradolichopithecus* (DFN3-150) are explored and two indices that describe the molar flare are measured: molar flare index (MF) and dentine flare index (DFI) (F. Guy). The results are compared with a set of fossil *Papio* specimens (n=75) and 6 primate species with different dietary habits.



Fig. 1 The locality of Dafnero, Northwestern Greece (left) and the fossiliferous site DFN3 (right) (photos by D.S. Kostopoulos).

## Materials and Methods

### Dental Microwear Textural Analysis (DMTA)

- i. *Eucladoceros stenoides* (n=3), *Metacervoceros rhenanus* (n=6) from Dafnero
- ii. *Cervus elaphus*, *Lugar Nuevo* (n=116), *Bialowieza* (n=23)
- iii. *P/P* (DFN3-150)
- iv. Fossil *Papio* (n=75)
- v. 6 extant forms (Scott et al., 2012).

### 3D Enamel Thickness, Molar Flare and Dentine Flare

- i. *Papio anubis* (n=3), *Papio hamadryas* (n=1) and *P/P* from Dafnero-3
- ii. Micro CT. CT-scans using EasyScan (Rx solutions) (Centre de Microtomographie at the University of Poitiers).
- iii. © Avizo v7, © Geomagic studio 2013.

Dietary habits

Environmental context of Dafnero-3 P/P

Dental capabilities



Fig. 2 3D elevation model of DFN3-150 dental face 9 microwear texture.

## Results

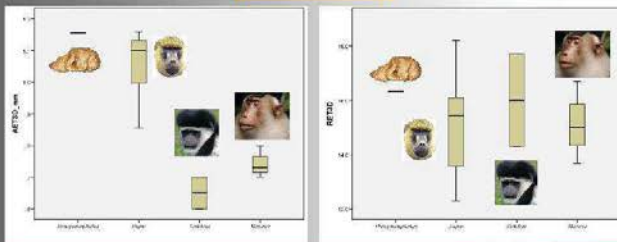


Fig. 4 The 3D average enamel thickness (left) shows that DFN3-150 possessed thicker average enamel than all the other taxa compared. However, this measurement is biased by the size effect. If we remove the size effect (right), still DFN3-150 show the higher median value of 3D relative size free enamel thickness.

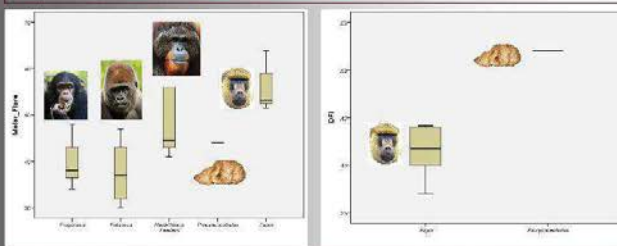


Fig. 5 Comparisons of the molar flare index (MF) (left) and dentine flare index (DFI) (right). The molar flare index value places *P/P* from Dafnero-3 with the hominoids with diet consisted of hard food objects, but this comparison is not in the appropriate phylogenetic and temporal context (see Singleton, 2003). The dentine flare index places *P/P* from Dafnero-3 higher than the *Papio* sample indicating more pronounced flare, and this comparison seems more appropriate because it is in the same phylogenetic and relatively same temporal context.

## Concluding remarks

- In our study, the fossil deer from Dafnero are characterized by a diet plasticity that is not surprising if compared with the plasticity in dietary habits of modern *Cervus elaphus* but is at odds with traditional paleoenvironmental interpretations that consider the presence of fossil deer in a locality as a sufficient paleoenvironmental proxy to draw conclusions in terms of the existence of a tree cover in the habitat. The dental microwear textures of deer, rather than their occurrence, constitutes an adequate paleo-habitat proxy.
- The dental microwear textures of Dafnero deer are in favor of the availability of both browse and abrasive herbaceous monocots in the habitat, a result which is coherent with previous interpretations drawn on the basis of the faunal assemblage (Kostopoulos and Koufos, 1998). The lack of frank signal is undoubtedly influenced by the really small sample size for *Eucladoceros stenoides* and *Metacervoceros rhenanus*, that has to be taken into consideration in order not to overvalue the interpretations.
- Comparisons of enamel thickness indicate that DFN3-150 from Dafnero-3 possessed thick enamel.
- The comparisons of the MF and DFI indices show that *P/P* from Dafnero-3 possessed pronounced flare.
- The dietary strategy and habits of *P/P* from Dafnero-3 resemble the ones of modern and fossil baboons and possibly was dependent on seasonal and spatial availability of food resources.
- All available data for *P/P* suggest drier and colder conditions at Late Pliocene to Early Pleistocene and support interpretations of open and dry grass lands with scarce wood cover for Dafnero locality during that time period.

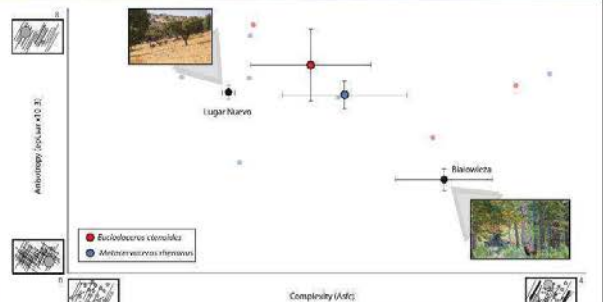


Fig. 6 The wide range of dental microwear textures for both *Eucladoceros stenoides* and *Metacervoceros rhenanus* from Dafnero, occupying the entire ecospace between the reference localities, reflects the high plasticity of their diet. While there is no noticeable tendency in the textural signal of *Eucladoceros stenoides* (due to a small sample size; n=3), most *Metacervoceros rhenanus* (n=6) occupy a grazing ecospace similar to the extant red deer from Lugar Nuevo.

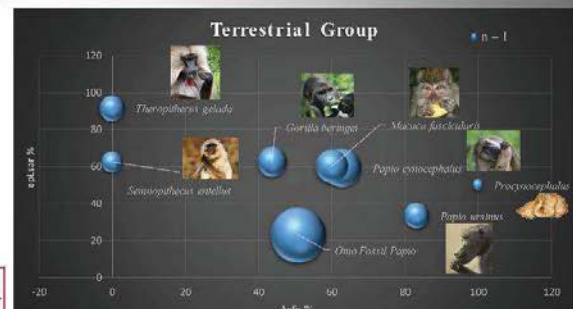


Fig. 7 The position of the taxa on the plot derives from the percentage of the specimens that surpassed the cutoff values for Asfc and Apsfc that we have set (1.5 and 0.003 respectively), the bubble width is proportional to the sample size. Even though *P/P* is represented only by two specimens, based on its position on the plot we can presume that hard food objects was a part of its diet and the dietary habits are similar to fossil and modern day baboons.

## References

Alford, D.E., 2003. The evolution of primate diet and the evolution of primate teeth. *Journal of Human Evolution*, 44, 1-10.

Alford, D.E., 2004. The evolution of primate diet and the evolution of primate teeth. *Journal of Human Evolution*, 46, 1-10.

Alford, D.E., 2005. The evolution of primate diet and the evolution of primate teeth. *Journal of Human Evolution*, 48, 1-10.

Alford, D.E., 2006. The evolution of primate diet and the evolution of primate teeth. *Journal of Human Evolution*, 50, 1-10.

Alford, D.E., 2007. The evolution of primate diet and the evolution of primate teeth. *Journal of Human Evolution*, 52, 1-10.

Alford, D.E., 2008. The evolution of primate diet and the evolution of primate teeth. *Journal of Human Evolution*, 54, 1-10.

Alford, D.E., 2009. The evolution of primate diet and the evolution of primate teeth. *Journal of Human Evolution*, 56, 1-10.

Alford, D.E., 2010. The evolution of primate diet and the evolution of primate teeth. *Journal of Human Evolution*, 58, 1-10.

Alford, D.E., 2011. The evolution of primate diet and the evolution of primate teeth. *Journal of Human Evolution*, 60, 1-10.

Alford, D.E., 2012. The evolution of primate diet and the evolution of primate teeth. *Journal of Human Evolution*, 62, 1-10.

Alford, D.E., 2013. The evolution of primate diet and the evolution of primate teeth. *Journal of Human Evolution*, 64, 1-10.

Alford, D.E., 2014. The evolution of primate diet and the evolution of primate teeth. *Journal of Human Evolution*, 66, 1-10.

Alford, D.E., 2015. The evolution of primate diet and the evolution of primate teeth. *Journal of Human Evolution*, 68, 1-10.

Alford, D.E., 2016. The evolution of primate diet and the evolution of primate teeth. *Journal of Human Evolution*, 70, 1-10.

Alford, D.E., 2017. The evolution of primate diet and the evolution of primate teeth. *Journal of Human Evolution*, 72, 1-10.

Alford, D.E., 2018. The evolution of primate diet and the evolution of primate teeth. *Journal of Human Evolution*, 74, 1-10.

Alford, D.E., 2019. The evolution of primate diet and the evolution of primate teeth. *Journal of Human Evolution*, 76, 1-10.

Alford, D.E., 2020. The evolution of primate diet and the evolution of primate teeth. *Journal of Human Evolution*, 78, 1-10.

Alford, D.E., 2021. The evolution of primate diet and the evolution of primate teeth. *Journal of Human Evolution*, 80, 1-10.

Alford, D.E., 2022. The evolution of primate diet and the evolution of primate teeth. *Journal of Human Evolution*, 82, 1-10.

Alford, D.E., 2023. The evolution of primate diet and the evolution of primate teeth. *Journal of Human Evolution*, 84, 1-10.

Alford, D.E., 2024. The evolution of primate diet and the evolution of primate teeth. *Journal of Human Evolution*, 86, 1-10.

Alford, D.E., 2025. The evolution of primate diet and the evolution of primate teeth. *Journal of Human Evolution*, 88, 1-10.

**ISDM-IAPO-2017**  
**17th International Symposium on**  
**Dental Morphology (ISDM)**  
**& 2nd congress of International Association for**  
**Paleodontology (IAPO)**  
**4-7 Oct 2017**



## **Exploring the dietary plasticity of *Eucladoceros ctenoides*: what does its occurrence in the fossil record mean?**

**E. Berlioz (1), D. Kostopoulos (2), C. Blondel (1), and G. Merceron (1)**

(1): iPHEP – UMR 7262– TSA 51106 – 86073 Poitiers Cedex 9, France

(2): Faculty of Science – School of Geology, Department of Geology, 54124 Thessaloniki, Greece

### **POSTER SESSION**

**Key words:** Cervidae; feeding ecology; paleo-environmental reconstructions; Dental Microwear Texture Analysis; early Pleistocene.

**Abstract:** Cervidae are often used as paleoenvironmental proxies during the early Pleistocene as they are particularly abundant and diversified during this period of *Homo* dispersal in Europe. This family has been used for long in the framework of environmental reconstructions, and the presence of deer in a fossil locality is traditionally interpreted as witnessing a significant tree cover in the habitat.

Among cervids, the large deer *Eucladoceros ctenoides* is present through the whole Europe during the Villafranchian (3.5-1.1/1.0My) and presents a body mass similar to that of extant European *Cervus elaphus*.

We explore for the first time the dietary plasticity of this emblematic extinct deer, through the analysis of dental microwear textures of 145 *Eucladoceros ctenoides* from seven early Pleistocene European localities. Considering the large body mass of *Eucladoceros* we expected this taxon to present a significant dietary plasticity. Being the extant European deer with the higher dietary plasticity, we compared our results with two modern red deer populations.

Red deer from the Polish primeval forest of Białowieża are engaged in browsing while their Spanish counterparts from Lugar Nuevo are much more engaged in grazing.

The dental microwear texture results mirror the feeding preferences of the fossil deer: either dicot foliage, seeds or tough and abrasive monocots. The wide range of variation of its dental microwear signal illustrates the diversity of the food categories this taxon is able to consume and therefore its important dietary plasticity.



These results are not surprising when compared with the plasticity in dietary habits of modern Red deer. However, there are at odds with traditional paleoenvironmental interpretations. In our study, we show that the occurrence of *Eucladoceros ctenoides* in itself as a proxy for paleoenvironmental reconstructions is flawed. The dental microwear textures of this deer, rather than its occurrence, constitutes an adequate paleo-habitat proxy.

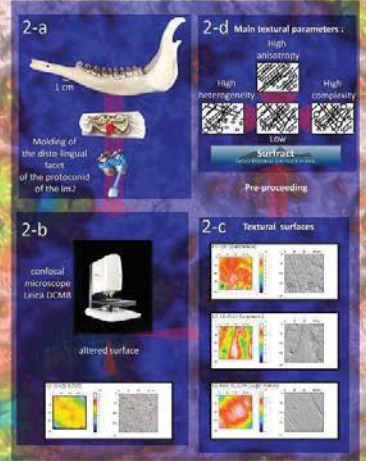
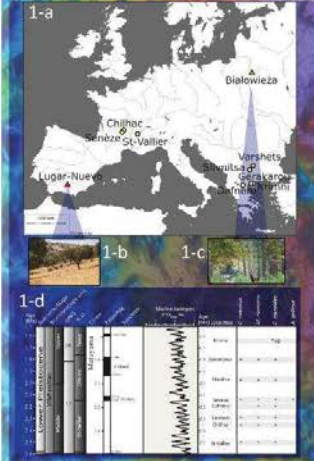
## Exploring the dietary plasticity of *Eucladoceros ctenoides*: what does its occurrence in the fossil record mean?

E. Berlioz (1)\*, D. S. Kostopoulos (2), C. Blondel (1), and G. Merceron (1)  
 (1): iPHEP UMR 7262 CNRS INEE, University Poitiers and CNRS, Poitiers, France  
 (2): Aristotle University of Thessaloniki, School of Geology, 54124 Thessaloniki, Greece  
 \*corresponding author: emilie.berlioz@univ-poitiers.fr

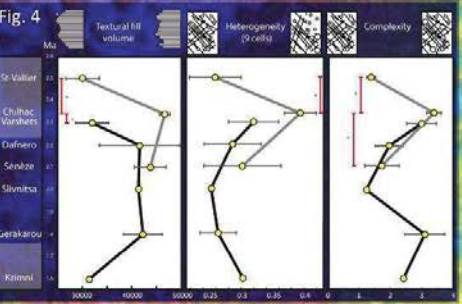
**Introduction**  
 Cervidae are often used as paleoenvironmental proxies. In particular they are used for the early Pleistocene paleoenvironmental reconstructions as they were particularly abundant and diversified during this period of climatic oscillations and *Homo* dispersal in Europe [1]. This family has been used for long in the framework of environmental reconstructions but the presence of deer in a fossil locality is traditionally interpreted as witnessing a significant tree cover in the habitat. Among cervids, the large deer *Eucladoceros ctenoides* is present throughout the whole Europe since ca. 2.5 Ma (middle Villafranchian) and presents a body mass similar to that of extant European *Cervus elaphus*. Considering the large body mass of *E. ctenoides* we expected this taxon to present a significant dietary plasticity and therefore to constitute an efficient paleoenvironmental indicator.

**Material**  
 fossils : we analysed the teeth of 145 *E. ctenoides* specimens from 8 early Pleistocene European localities (fig. 1-a) (sample sizes: St-Vallier=22, Chilhac=78, Varshets=21, Dafnero=3, Senze=11, Slivnitsa=1, Gerakarou=9, Krimmi=1).  
 reference : we compared our results with 2 modern *Cervus elaphus* populations : - grazing *C. elaphus* from Lugar-Nuevo, south of Spain [2] (fig. 1-b), - browsing *C. elaphus* from Bialowieza, polish primeval forest [3] (fig. 1 c).

**Method**  
 We performed a polyvinylsiloxane mold of the dental facet (fig. 2-a). The topology of the surface is obtained by scanning the dental mold with a DCM8 white light confocal surface profilometer (obj. x100; NA=0.90; working distance = 0.9 mm)(fig. 2-b). Dirty surfaces are discarded. (fig. 2-c) We pre-processed the textural surfaces (fig. 2-d) before the acquisition of the textural parameters (SSFA).  
 Fig. 1: fossil localities with *Eucladoceros ctenoides*. (a) geographic localisation of localities. Lugar-Nuevo (b) and Bialowieza (c) are reference localities with extant *Cervus elaphus* of known diet and environment (illustrated at the bottom of the map). All localities belong to the early Pleistocene (d) and to middle or late Villafranchian.  
 Fig. 2: Acquisition of textural parameters.



**Results**  
 The dental microwear texture of *E. ctenoides* show an appreciable variation similar to *C. elaphus* [4], reflecting the diversity of the food categories this taxon is able to consume (fig. 3).  
 Variations of the dental microwear textures of *E. ctenoides* through time reflects structural changes in ecosystems that mirror early Pleistocene climatic oscillations (fig. 4).



**Conclusions**  
 It is the first comprehensive exploration through time and space of the dietary plasticity of *Eucladoceros ctenoides*, an emblematic deer species of the early Pleistocene. *E. ctenoides* presents a significative trophic plasticity. Such a result is not surprising when compared with the plasticity in dietary habits of modern *C. elaphus*. However, there are at odds with traditional paleoenvironmental interpretations. In our study, we show that the feeding ecology of *E. ctenoides*, rather than its occurrence in a fossil assemblage, is an efficient proxy for paleoenvironmental reconstructions.

Fig. 3: Distribution (mean and standard error of mean) of *E. ctenoides* depending on the complexity and anisotropy of dental facets. The distribution of all reference specimens is illustrated by transparent green crosses (Bialowieza) and red circles (Lugar-Nuevo).  
 Fig. 4: Evolution through time of the complexity, heterogeneity (9 cells) of the complexity and textural fill volume of *E. ctenoides*. Grey lines are for western european localities and black lines for eastern ones. Significant differences are illustrated by red stars.

1843èmes Journées de la SAP  
(Société d'anthropologie de Paris)  
Poitiers (France)  
4 - 26 janvier 2018.



## Title: Dental microwear texture analysis of fossil deer as a proxy to explore Hominin paleo-environments

**L'analyse de texture de micro-usure dentaire des cervidés fossiles : un outil pour explorer les paléoenvironnements des Hominines**

Emilie Berlioz \*(1), Dimitri Kostopoulos (2), Cécile Blondel (1), Gildas Merceron (1)

(1): iPHEP UMR 7262 CNRS INEE, University Poitiers and CNRS, Poitiers, France

(2): Aristotle University of Thessaloniki, School of Geology, 54124 Thessaloniki, Greece

\*corresponding author: emilie.berlioz@univ-poitiers.fr

### ORAL PRESENTATION

Cervidae are often used as paleoenvironmental proxies during the early Pleistocene as they are abundant and diversified during this period of hominin peopling of Europe. The presence of deer in a fossil locality is traditionally interpreted as witnessing a significant tree cover in the habitat. However, such a paradigm constitutes an oversimplification of the deer ecology. It is based on an actualistic vision of deer distribution in our European environments, which is influenced by the current increasing habitat anthropisation and does not consider the effective plasticity of these taxa.

More than the presence of deer, the feeding ecology of these plastic animals constitutes a better indicator for paleoenvironmental reconstructions. The dental microwear texture analysis (DMTA) has proven to be an efficient proxy to decipher the feeding ecology of extinct herbivores. Here I explore the dietary plasticity of seven early Pleistocene deer (609 specimens; *Eucladoceros ctenoides*, *Metacervoceros rhenanus*, *Croizetoceros ramosus*, cf *Cervus nestii*, *Praemegaceros obscurus*, *Praemegaceros pliotarandoides* and *Arvenoceros verestchagini*). Fifteen European localities ranging from 2.5 to 1.1 Ma, including three French sites considered by several authors as human bearing localities, are included in the analysis. The results of extinct deer are compared and discussed at the light of the DMTA of a huge extant European reference database of deer with known feeding ecology.

Fossil deer occupy a large textural range, illustrating their trophic plasticity and the diversity of considered habitats. Interestingly, deer from the three possible hominin localities are characterized by a clear browsing signal witnessing an important tree cover. Results for several sites are at odds with previous paleoenvironmental interpretations. It illustrates the potential of such an approach for tracking dietary variations linked to climatic oscillations. DMTA could be applied to localities belonging to more recent periods for a better understanding of *Homo* dispersion and occupation context.





Poitiers, le 20 septembre 2017

## Attestation de formations

Je soussigné Didier BOUCHON, Directeur de l'École Doctorale Sciences pour l'Environnement Gay Lussac, de l'Université de Poitiers certifie que **Mme BERLIOZ Emilie**, est inscrite en 3<sup>ème</sup> année de thèse de Doctorat à l'École Doctorale Sciences pour l'Environnement Gay Lussac de l'Université de Poitiers et qu'il a validé, au cours de sa thèse, les formations suivantes :

### Formations thématiques : 20 heures

- Leica Scan Leica Map – 5 heures
- Les Nanotechnologies et leurs applications – 15 heures

### Formations de spécialités : 11 heures

- MEB – 5 heures
- Procédure de qualification CNU – 6 heures

### Formations transversales : 54 heures

- Histoire des sciences – 15 heures
- Ethique Scientifique – 15 heures
- CPMEC – 30 heures
- Action + - 15 heures
- Panorama des ressources documentaires en ligne accessible via le portail doc. de l'UP – 3 heures
- ZOTERO Niveau 1 – 3 heures

### Formation pédagogique : Enseignant chercheur : 30 heures

- Prise de parole en public à but pédagogique et gestion des situations critiques en classe
- Conférence-débat autour de la déontologie de l'enseignement supérieur
- Évaluer les étudiants à l'Université : recherche de critères pertinents
- Mémoire et apprentissage
- Formations en stage résidentiel à La Rochelle (4 formations d'une journée chacune) : Zététique, Approche du langage théâtral à visée pédagogique, Pédagogie interactive, Gestion du stress.

Attestation faite à la demande de l'intéressée, pour servir et valoir ce que de droit.

Didier BOUCHON

École Doctorale Sciences Pour l'Environnement Gay Lussac  
Université de Poitiers - UFR SFA  
B27 4 rue Michel Brunet  
TSA 51106  
86073 POITIERS Cedex 9

☎ : 05 49 45 35 88

**Zimbra****emilie.berlioz@univ-poitiers.fr**

---

**[HYSTRIX] Editor Decision**

---

**De :** Giovanni Amori <editor@italian-journal-of-mammalogy.it>

ven., 16 juin 2017 15:30

**Objet :** [HYSTRIX] Editor Decision**À :** Miss EMILIE BERLIOZ <emilie.berlioz@univ-poitiers.fr>**Répondre à :** Lucas A Wauters <l.wauters@uninsubria.it>

Dear Miss EMILIE BERLIOZ,

the manuscript titled "DEER ON THE FRINGE OF THEIR ECOLOGICAL OPTIMUM: DENTAL MICROWEAR TEXTURES TRACK FEEDING ADAPTABILITY" which you have submitted to Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy has been reviewed. Based on the comments and advice received by the referees, we are pleased to inform you that your manuscript has been accepted for publication in Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy.

We would like to take this opportunity to remind you that Associazione Teriologica Italiana established a 500 EUR Best Paper Award for young researchers. If you or one of your co-Authors are interested and eligible, please contact us!

Please, feel free to contact us if you have any question. Thank you for your contribution to our Journal.

Best regards,  
Lucas A Wauters  
Università degli Studi dell'Insubria,  
Varese  
l.wauters@uninsubria.it

For further information on the Best Paper Award:

<http://www.italian-journal-of-mammalogy.it/announcement/view/18>

Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy

Sent by the Open Journal Systems Editorial Management System

---

Zimbra

emilie.berlioz@univ-poitiers.fr

---

**CRPALEVOL - Your Submission / Votre manuscrit**

---

**De :** Comptes rendus Palevol  
<eesserver@eesmail.elsevier.com>

lun., 24 juil. 2017 15:44

**Expéditeur :** eesserver@eesmail.elsevier.com

**Objet :** CRPALEVOL - Your Submission / Votre manuscrit

**À :** emilie berlioz <emilie.berlioz@univ-poitiers.fr>

**Répondre à :** Comptes rendus Palevol  
<sec.geopalphy@academie-sciences.fr>

Ms. Ref. No.: CRPALEVOL-D-17-00021R1

Title: Feeding ecology of Eucladoceros ctenoides as a proxy to track regional environmental variations in Europe during the Early Pleistocene  
L'écologie alimentaire Eucladoceros ctenoides : un outil pour suivre les variations environnementales régionales en Europe au Pléistocène inférieur  
Comptes rendus Palevol

Dear Miss Emilie Berlioz,

I am pleased to confirm that your paper "Feeding ecology of Eucladoceros ctenoides as a proxy to track regional environmental variations in Europe during the Early Pleistocene L'écologie alimentaire Eucladoceros ctenoides : un outil pour suivre les variations environnementales régionales en Europe au Pléistocène inférieur" has been accepted for publication in Comptes rendus Palevol.

Thank you for submitting your work to this journal.

With kind regards,

Lorenzo Rook, Ph.D.  
Editorial Office / Redaction  
Comptes rendus Palevol

Comments from the Editors and Reviewers:

-----  
TECHNICAL TIPS:

- 1) Please ensure that your e-mail server allows receipt of e-mails from the domain "elsevier.com", otherwise you may not receive vital e-mails.
- 2) We would strongly advise that you download the latest version



of Acrobat Reader, which is available free at: <http://www.adobe.com/products/acrobat/readstep2.html>

3) To allow some windows of Elsevier Editorial System, you need to activate the "pop up". Please check the configuration of your browser Internet, and which of any extra tool bar as "Yahoo! Bar" or "Google bar". For these tool bars, please ensure that the control of the pop up is not activated.

4) For first-time users of Elsevier Editorial System, detailed instructions and a 'Tutorial for Reviewers' are available at:

<https://ees.elsevier.com/crpalevol/>.

\*\*\*\*\*  
\*\*\*\*

ELSEVIER EDITORIAL SYSTEM

Comptes rendus Palevol

Réf.: Ms. No. CRPALEVOL-D-17-00021R1

Feeding ecology of Eucladoceros ctenoides as a proxy to track regional environmental variations in Europe during the Early Pleistocene L'écologie alimentaire Eucladoceros ctenoides : un outil pour suivre les variations environnementales régionales en Europe au Pléistocène inférieur

Cher(e) Miss Emilie Berlioz,

J'ai le plaisir de vous annoncer que votre article a été accepté par le comité de rédaction et paraîtra dans un prochain numéro de la revue.

En vous remerciant vivement de votre précieuse collaboration.

Bien cordialement,

Lorenzo Rook, Ph.D.

Editorial Office / Redaction

Comptes rendus Palevol

-----  
IMPORTANT:

1) Merci de vous assurer que votre serveur de mail ne vous interdit pas la réception de courriers électroniques envoyés par « elsevier.com », vous pourriez ne pas recevoir certains courriers importants.

2) Il vous est fortement recommandé d'avoir la dernière version d'Acrobat Reader, qui est disponible gratuitement sur :

<http://www.adobe.fr/products/acrobat/readstep2.html>.

3) Pour accéder à certaines pages importantes du site, il faut activer les « pop up ». Veuillez bien à vérifier la configuration de votre navigateur Internet, et celle des barres de navigation

telles que « Yahoo ! Tool bar », ou « Barre d'outils Google », et à désactiver le blocage des « pop up » sur le site de la revue. Cela ne vous expose à aucun risque.

4) Pour une première utilisation du système éditorial Elsevier (EES), un mode d'emploi et un guide sont disponibles sur la page d'accueil du site : <https://ees.elsevier.com/crpalevol/>.

---