Variabilité morphologique et biométrique des dents d'Equus germanicus des dolines pléistocènes d'Ajoie (Jura, Suisse)

Autor(en): **Savoy, Jane / Scherler, Laureline / Becker, Damien**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Actes de la Société jurassienne d'émulation**

Band (Jahr): **115 (2012)**

PDF erstellt am: **28.04.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-549953

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.
Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.
Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek*
ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

http://www.e-periodica.ch

Variabilité morphologique et biométrique des dents d'*Equus germanicus* des dolines pléistocènes d'Ajoie (Jura, Suisse)

Jane Savoy, Laureline Scherler
et Damien Becker

Une soixantaine de restes dentaires d'équidés datant du pléistocène supérieur ont été retrouvés dans les remplissages de dolines du plateau ajoulot, dans le Jura suisse. Il s'agit principalement de jugales supérieures et inférieures, accompagnées de quelques incisives. Malgré la diversité morphologique de certains caractères ainsi qu'une variabilité marquée dans la taille des restes, leur description et leur analyse biométrique permettent de rapporter ces fossiles à une seule espèce, le cheval caballin *Equus germanicus* (NEHRING, 1884). De plus, le profil de mortalité établi d'après l'estimation de l'âge de quarante-huit individus présente une courbe en pente douce typique de morts naturelles et n'indique aucune évidence de chasse par l'homme, malgré la présence attestée d'*Homo neanderthalensis* dans la région au paléolithique. Cette conclusion soutient la théorie selon laquelle ces restes fossiles ont été soumis à des processus de transport naturels et ont été piégés dans ces remplissages quaternaires.

Introduction

Le genre *Equus* regroupe les chevaux, zèbres, ânes et hémiones modernes et fossiles, que l'on nomme généralement chevaux caballins, sténoniens, asiniens ou hémioniens. Si les équidés sauvages ne sont plus représentés actuellement qu'en Afrique et dans une partie de l'Asie, ils étaient par contre très répandus durant le pléistocène, aussi bien en Amérique du Nord qu'en Eurasie et en Afrique. L'apparition du genre *Equus* – qui semble être dérivé de la forme monodactyle du pliocène

Pliohippus – est enregistrée en Amérique du Nord il y a environ 3,5 millions d'années[1]. Dès le pliocène supérieur, *Equus* migre via le détroit de Béring et se disperse en Eurasie et en Afrique[2]. Les premiers fossiles européens, représentés par *Equus stenonis*, ont été découverts en France et sont datés de 2,5 millions d'années[3]. Les premiers chevaux vrais, dits caballins, émergent quant à eux il y a environ 900000 ans en Amérique du Nord, avec l'apparition de l'espèce *Equus scotti* [4]. Leur migration vers le Vieux Continent engendre alors l'extinction d'*Equus stenonis* et est à l'origine de la majorité des équidés actuels [3].

Equus germanicus est un cheval caballin présent en Eurasie durant le pléistocène supérieur jusqu'au dernier maximum glaciaire (entre 100000 et 20000 ans environ). Il est décrit pour la première fois par Nehring[5] pour spécifier une variété caballine découverte à Remagen (Allemagne). D'autres gisements importants tels que Combe-Grenal, La Quina, Jaurens ou Fontéchevade en France ont également mis au jour des restes de cet équidé pléistocène[6,7]. *Equus germanicus* fait partie de ce que Kahlke[8] nomme le «complexe faunique *Mammuthus primigenius-Coelodonta antiquitatis*», qui illustre la faune typique de cette période. Outre le mammouth et le rhinocéros laineux, ce complexe est caractérisé par le bison des steppes *Bison priscus*, l'auroch *Bos primigenius*, ou encore le cerf aux bois gigantesques *Megaloceros giganteus*.

Grâce aux fouilles effectuées par l'Archéologie et la Paléontologie A16 ces dernières années, certaines de ces espèces ont été découvertes dans les dolines d'Ajoie, en compagnie de restes

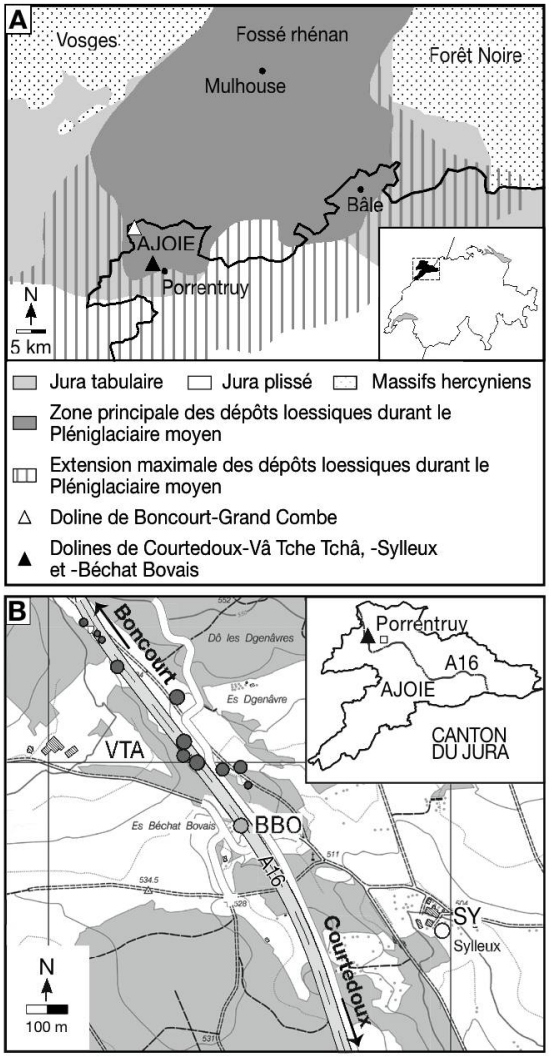


Fig. 1: Localisation géographique et géologique des dolines d'Ajoie (modifiée d'après Rothen et al.[12]). **A**, Carte géologique simplifiée du nord-ouest du Jura et du sud du Fossé rhénan; **B**, Positions détaillées des dolines de Courtedoux, avec les dolines de la combe de Vâ Tche Tchâ (VTA; cercles gris foncé), la doline de Béchat Bovais (BBO; cercle gris clair) et celle du Sylleux (SY; cercle blanc).

de carnivores, de rongeurs et de quelques rares artéfacts lithiques piégés dans ces remplissages quaternaires[9,10]. Cet article propose une description de la variabilité morphométrique des restes dentaires d'*Equus germanicus* découverts dans les dolines d'Ajoie. Il est le résultat d'un travail de bachelor effectué par Jane Savoy[11] dans le cadre de ses études en géologie à l'Université de Fribourg.

Situation géologique, stratigraphique et datation

Le plateau ajoulot se situe dans le canton du Jura, au NO de la Suisse (fig. 1). On le rattache à l'unité structurale du Jura tabulaire. Cette région, principalement modelée par le karst, est marquée par la présence de nombreuses dolines dont les remplissages, subdivisés en plusieurs ensembles chrono-lithostratigraphiques, datent du pléistocène supérieur. Ces dépressions karstiques ont eu un rôle de pièges naturels à fossiles lors de la dernière glaciation. Les spécimens ont été, pour leur majorité, retrouvés dans un ensemble composé de graviers, gravillons, sable à matrice loessique argileuse et lentilles de loess argileux de forme polyédrique. Ce type de dépôts atteste d'une mise en place dans un milieu périglaciaire [9,12].

Les datations effectuées sur des tests de gastéropodes, des charbons de bois et des restes osseux, ainsi qu'une datation OSL (luminescence stimulée optiquement, en anglais *Optically Stimulated Luminescence*) sur du sédiment rapportent à un intervalle chronostratigraphique de 42.5-36.5 ka BP pour les dolines de la combe de Vâ Tche Tchâ et la doline du Sylleux[13]. Une datation OSL faite sur du sédiment provenant de la doline de Béchat Bovais indique un âge contemporain au remplissage des dolines de Vâ Tche Tchâ (36.0±1.2 ka BP). Les datations OSL effectuées à partir des sédiments de la doline de Grand Combe indiquent un âge plus ancien, soit environ 80 ka BP[9].

Matériel et méthode

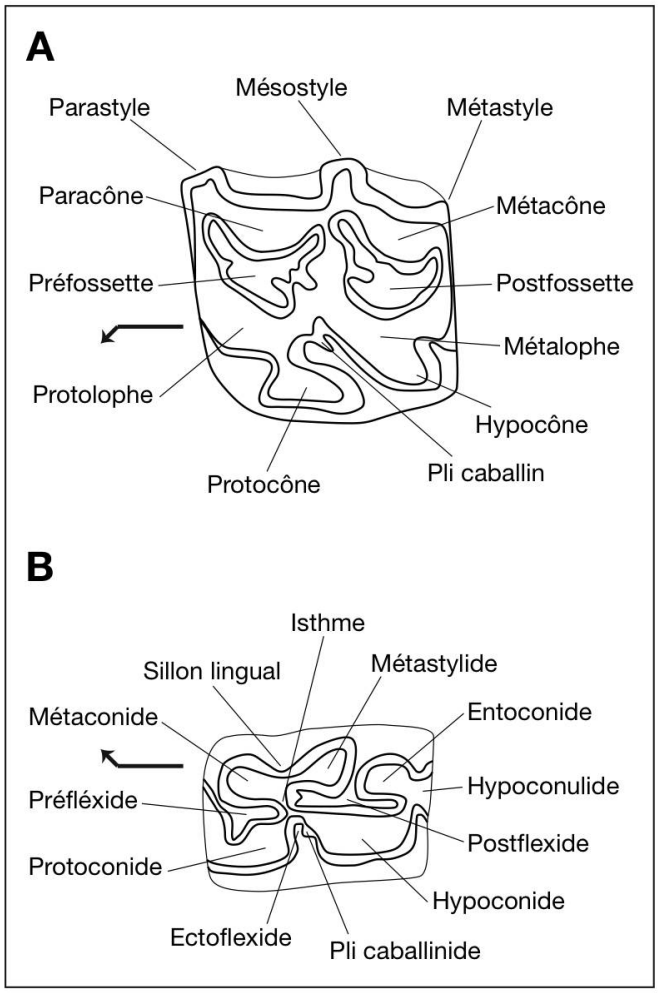
Matériel

L'ensemble du matériel étudié a été collecté lors de fouilles effectuées le long du tracé de l'autoroute Transjurane par l'Archéologie et la Paléontologie A16. Il s'agit uniquement de restes dentaires (soixante-huit dents ou fragments de dents), qui sont conservés au Musée jurassien des sciences naturelles (MJSN), à Porrentruy (Canton du Jura, Suisse). Le matériel rapporté à *Equus germanicus* compte douze incisives, vingt-quatre jugales

inférieures (tableau 1) et trente-quatre jugales supérieures (tableau 2). Ces dents proviennent des dolines des sites de Courtedoux-Vâ Tche Tchâ (CTD-VTA, dolines V2, V3, V6, V8 et V14 ; trente-huit spécimens), Courtedoux-Béchat Bovais (CTD-BBO ; vingt-six spécimens), Courtedoux-Sylleux (CTD-SY ; cinq spécimens) et Boncourt-Grand Combe (BON-GC ; un spécimen).

Méthode

La systématique du genre *Equus* suit ici la plupart des auteurs récents[4,7] qui distinguent les chevaux sténoniens (e.g., *Equus stenonis*, *E. bressanus*), des asiniens ou hémioniens (e.g., *E. hydruntinus*, *E. asinus*) et des caballins (e.g., *E. caballus*, *E. mosbachensis*, *E. germanicus*). Les sous-espèces d'*Equus caballus* ne sont pas utilisées ici et sont considérées comme espèces à part entière. En effet, l'utilisation de sous-espèces peut prêter à confusion et amener à regrouper au sein d'un groupe caballin des formes appartenant à plusieurs lignées différentes[4].



La terminologie dentaire utilisée est celle illustrée par Eisenmann[14,15] pour les jugales supérieures et inférieures (fig. 2). Les mensurations des dents ont été prises selon la méthodologie biométrique établie par Eisenmann et al.[16]. Les âges des individus ont pu être estimés pour la majorité des dents grâce à la méthode de Fernandez & Legendre[17], basée sur la hauteur des couronnes dentaires.

Fig. 2 : Terminologie dentaire simplifiée des jugales supérieures (**A**) et inférieures (**B**), adaptée d'a- près Fernandez [4] et Eisenmann [14,15].
La double boucle des jugales inférieures (non précisée sur le schéma) est formée par le métaconide et le métastylide. Les flèches indiquent le côté mésio-lingual (ou antéro-interne) de chaque dent.

Cependant, une partie du matériel a dû être comparée avec les spécimens de la collection du Laboratoire d'archéozoologie de l'Université de Neuchâtel afin de pouvoir déterminer un âge. Ces cas particuliers ont été annotés d'un astérisque dans la colonne «Estimation de l'âge» des tableaux 1 et 2.

Numéro d'inventaire	Anatomie	H	L	l	L db	L pré	L post	IF	Âge
BBO009-1385	dp3 dext.	23.5	29.5	14.0	13.0	9.0	12.0	40.68	6-9 mois *
VTA999-249/7	dp4 sin.	> 33.0	33.5	14.0	14.0	10.0	13.5	40.30	2-3 semaines *
BBO009-183	dp4 dext.	19.5	36.0	14.0	13.0	9.0	14.5	40.28	6-9 mois *
BBO009-194	dp3/dp4 sin.	15.5	29.0	14.5	18.5	8.5	10.5	36.21	2-3.5 ans *
BBO009-162	p2 sin.	> 39.5	35.5	16.5	18.5	–	17.0	47.89	1-1.5 ans *
VTA006-165	p2 dext.	10.0	30.5	14.5	16.0	–	11.0	36.07	15-17 ans
VTA006-154	p2 dext.	> 49.0	33.0	13.5	14.5	–	17.0	51.52	2.5-3.5 ans *
VTA010-28	p3/p4 sin.	18.0	–	16.5	18.0	6.5	11.5	–	19-25 ans
SY000-15089/123	p3/p4 sin.	> 80.0	28.5	16.5	14.0	8.0	13.0	45.61	3-5 ans
SY000-15062/96	p3/p4 sin.	59.0	29.0	16.5	17.5	10.0	15.0	51.72	7-8 ans
VTA006-171	p3/p4 dext.	27.0	27.5	16.5	16.5	8.5	9.5	34.55	13-16 ans
BBO009-199	p3/p4 dext.	44.0	28.0	15.0	17.5	15.0	9.0	32.14	9-10 ans
VTA010-30	m1/m2 sin.	20.0	26.0	16.0	14.0	6.5	6.5	25.00	16-25 ans
BBO009-165	m1/m2 sin.	> 64.0	29.5	16.5	13.5	9.5	11.5	38.98	1.5-2.5 ans *
BBO009-203	m1/m2 sin.	> 76.0	29.0	16.5	16.0	10.0	12.0	41.38	0.5-4 ans
VTA006-96	m1/m2 dext.	26.0	25.5	14.0	13.0	6.5	7.5	29.41	13-16 ans
VTA007-312	m1/m2 dext.	> 76.0	28.0	15.5	14.0	11.0	13.5	48.21	0.5-4 ans
BBO009-161	m1/m2 dext.	78.0	30.5	16.0	17.5	10.5	12.0	39.34	4-5 ans
BBO009-201	m3 sin.	58.0	26.0	15.0	13.0	9.5	12.0	46.15	8-9 ans
BBO009-192	m3 sin.	> 25.0	35.0	13.0	14.0	9.5	11.0	31.43	1.5-2.5 ans *
VTA006-95	m3 dext.	22.5	32.5	11.0	13.5	7.5	9.0	27.69	17-19 ans
VTA007-316	m3 dext.	62.0	29.0	13.0	12.5	9.0	13.5	46.55	7-8 ans
SY000-15091/125	frgmt p/m dext.	63.0	–	–	–	–	–	–	6-8 ans

Tableau 1: Dimensions et paramètres biométriques des jugales inférieures d'*Equus germanicus* d'Ajoie. H, hauteur de la couronne; L, longueur de la dent; l, largeur de la dent; L db, longueur de la double boucle; L pré, longueur du préflexide; L post, longueur du postflexide; IF, indice flexidique (= Lpost/L). Dans la colonne «Age», les * indiquent les dents dont l'âge des individus a été estimé par comparaison avec les spécimens du Laboratoire d'archéozoologie de l'Université de Neuchâtel.

Numéro d'inventaire	Anatomie	H	L	l	L prot	IP	Âge
VTA011-21	DP2 dext.	14.0	39.5	21.5	8.5	21.52	~2 ans *
BBO009-127	frgmt DP3/DP4 sin.	15.0	32.5	–	–	–	2-3 ans *
BBO009-130	P2 sin.	47.0	37.5	24.5	12.0	32.00	8-9 ans
BBO009-163	P2 sin.	69.0	37.5	26.5	11.0	29.33	4-5 ans
VTA007-250	frgmt P2 dext.	64.5	–	–	–	–	5-6 ans
VTA007-62	P3/P4 sin.	57.5	29.0	30.5	15.0	51.72	7-9 ans
VTA007-371	P3/P4 sin.	> 50.0	31.0	–	–	–	< 8 ans
VTA007-66	P3/P4 dext.	59.0	30.0	31.5	15.0	50.00	7-8 ans
BBO009-82	frgmt P3/P4 dext.	65.0	29.0	29.0	12.0	41.38	6-7 ans
GC002-2577/15	M1/M2 sin.	32.0	24.5	26.0	11.0	44.90	13-15 ans
VTA007-419	M1/M2 sin.	67.0	26.0	25.5	12.0	46.15	5-7 ans
VTA010-126	M1/M2 sin.	65.0	26.5	27.0	12.0	45.28	6-8 ans
VTA007-63	M1/M2 sin.	49.5	26.0	28.0	14.0	53.85	8-10 ans
VTA007-64	M1/M2 sin.	58.5	26.5	27.5	14.0	52.83	7-9 ans
VTA006-205	M1/M2? sin.	30.0	24.0	28.0	12.0	50.00	14-16 ans
VTA010-108	frgmt M1/M2 sin.	> 55.0	27.5	–	–	–	1.5-2.5 ans *
VTA007-344	M1/M2 dext.	24.0	23.0	24.0	13.5	58.70	> 16 ans
VTA007-67	M1/M2 dext.	48.0	26.0	28.0	14.0	53.85	8-10 ans
VTA007-68	M2 dext.	57.5	26.5	27.0	14.0	52.83	8-9 ans
BBO009-129	M3 sin.	64.0	29.0	25.5	15.5	53.45	7-8 ans
VTA006-164	M3 sin.	28.5	27.5	23.0	15.0	54.55	14-15 ans
VTA007-72	M3 sin.	55.5	30.5	26.0	15.0	49.18	7-8 ans
BBO009-150	M3 sin.	73.0	29.5	26.0	15.5	52.54	6-7 ans
VTA007-70	M3 dext.	56.0	30.0	26.5	16.0	53.33	7-8 ans
BBO009-149	P/M sin.	88.0	28.5	29.0	16.0	56.14	2.5-3 ans
BBO009-1384	P/M sin.	74.0	29.0	29.0	15.0	51.72	< 6 ans
BBO009-151	P/M sin.	> 88.0	33.0	32.5	17.0	51.52	2.5-3 ans
BBO009-152	P/M dext.	–	34.5	28.5	14.0	40.58	–
VTA007-403	P/M dext.	20.5	26.0	29.0	12.0	46.15	> 17 ans
SY000-15086/120	frgmt P/M dext.	–	29.5	27.5	12.5	42.37	–

Tableau 2 : Dimensions et paramètres biométriques des jugales supérieures d'*Equus germanicus* d'Ajoie. H, hauteur de la couronne ; L, longueur de la dent ; l, largeur de la dent ; L prot, longueur du protocône ; IP, indice protoconique (= Lprot/L). Dans la colonne « Age », les * indiquent les dents dont l'âge des individus a été estimé par comparaison avec les spécimens du Laboratoire d'archéozoologie de l'Université de Neuchâtel.

Abréviations anatomiques

d/D, dent déciduale inférieure/supérieure ; **i/I**, incisive inférieure/supérieure ; **p/P**, prémolaire inférieure/supérieure ; **m/M**, molaire inférieure/supérieure ; **sin.**, gauche ; **dext.**, droite.

Abréviations biométriques

H, hauteur ; **IF**, indice flexidique ; **IP**, indice protoconique ; **L**, longueur occlusale ; **l**, largeur occlusale ; **L db**, longueur de la double boucle ; **L post**, longueur du postflexide ; **L pré**, longueur du préflexide ; **L proto**, longueur du protocône.

Systématique

Ordre PERISSODACTYLA OWEN, 1848
Famille EQUIDAE GRAY, 1821
Sous-famille EQUINAE STEINMANN & DÖDERLEIN, 1890
Genre *EQUUS* LINNE, 1758

EQUUS GERMANICUS NEHRING, 1884
(Pl. 1 – 4 ; Tab. 1 – 2)

Matériel référé

Courtedoux-Vâ Tche Tchâ : i1 dext. (VTA007-314) ; deux i/I1 (VTA006-206, VTA006-240) ; i/I2 (VTA006-234) ; trois i/I3 (VTA006-199, VTA006-218, VTA006-237) ; I3 ? sin. (VTA007-317) ; dp4 sin. (VTA999-249/7) ; deux p2 dext. (VTA006-154, VTA006-165) ; p3/p4 sin. (VTA010-28) ; p3/p4 dext. (VTA006-171) ; m1/m2 sin. (VTA010-30) ; deux m1/m2 dext. (VTA006-96, VTA007-312) ; deux m3 dext. (VTA006-95, VTA007-316) ; DP2 dext. (VTA011-21) ; P2 dext. (VTA007-250) ; deux P3/P4 sin. (VTA007-62, VTA007-371) ; P3/P4 dext. (VTA007-66) ; six M1/M2 sin. (VTA007-63, VTA007-64, VTA007-419, VTA010-108, VTA010-126, ?VTA006-205) ; deux M1/M2 dext. (VTA007-67, VTA007-344) ; M2 dext. (VTA007-68) ; deux M3 sin. (VTA006-164, VTA007-72) ; M3 dext. (VTA007-70) ; P/M dext. (VTA007-403) ; deux fragments P/M (VTA007-127, VTA007-407).

Planche 1 : Incisives inférieures et supérieures d'*Equus germanicus*, en vues occlusale (1), labiale (2), mésiale (3) et distale (4) : **a**, i1 dext. (VTA007-314) ; **b**, i2 dext. ou I2 sin. (VTA006-234) ; **c**, I3 ? sin. (VTA007-317).

Courtedoux-Béchat Bovais : i1 sin. (BBO009-164) ; i/I2 (BBO009-120) ; deux fragments i/I (BBO009-125, BBO009-178) ; dp3 dext. (BBO009-1385) ; dp4 dext. (BBO009-183) ; dp3/dp4 sin. (BBO009-194) ; p2 sin. (BBO009-162) ; p3/p4 dext. (BBO009-199) ; m1/m2 dext. (BBO009-161) ; deux m1/m2 sin. (BBO009-165, BBO009-203) ; deux m3 sin. (BBO009-192, BBO009-201) ; p/m sin. (BBO009-1386) ; DP3/DP4 sin. (BBO009-127) ; deux P2 sin. (BBO009-130, BBO009-163) ; P3/P4 dext. (BBO009-82) ; deux M3 sin. (BBO009-150, BBO009-129) ; trois P/M sin. (BBO009-149, BBO009-151, BBO009-1384) ; P/M dext. (BBO009-152) ; fragment P/M (BBO009-100).

Courtedoux-Sylleux : deux p3/p4 sin. (SY000-15062/96, SY000-15089/123) ; fragment p/m dext. (SY000-15091/125) ; deux fragments P/M (SY000-15086/120, SY000-15087/121).

Boncourt-Grand Combe : M1/M2 sin. (GC002-2577).

Descriptions

Si les p/P2 et les m/M3 sont facilement reconnaissables, il est en revanche difficile de distinguer les p/P3 des p/P4 et les m/M1 des m/M2 dans le cas de dents isolées. Il en va de même pour la distinction entre les incisives inférieures et les supérieures, où il est parfois seulement possible d'identifier s'il s'agit d'une première, deuxième ou troisième incisive (notée i/I1, i/I2 ou i/I3).

Incisives inférieures et supérieures

Seules trois incisives ont pu être identifiées avec une relative certitude. Il s'agit de deux i1 (VTA007-314, BBO009-164) et d'une I3 (VTA007-317). Les autres n'ont pas pu être discriminées en tant qu'incisive supérieure ou inférieure, mais ont parfois pu être placées dans la rangée dentaire. Les i1 ont une section triangulaire, avec un côté mésial fortement aplati. Elles possèdent également un sillon labial sur toute la hauteur de leur couronne. L'infudibulum est allongé et étroit, presque rectangle, et plus proche du côté lingual que du côté labial. La surface occlusale, quant à elle, est perpendiculaire à la couronne. La I3 présente une section triangulaire également, mais moins isocèle que sur les i1. Le côté mésial est plat et la face labiale est incurvée. La surface occlusale est inclinée et non perpendiculaire à la couronne. L'infudibulum est ellipsoïdal et présente quelques plis. Il existe deux sillons labiaux et un sillon lingual, voire plusieurs.

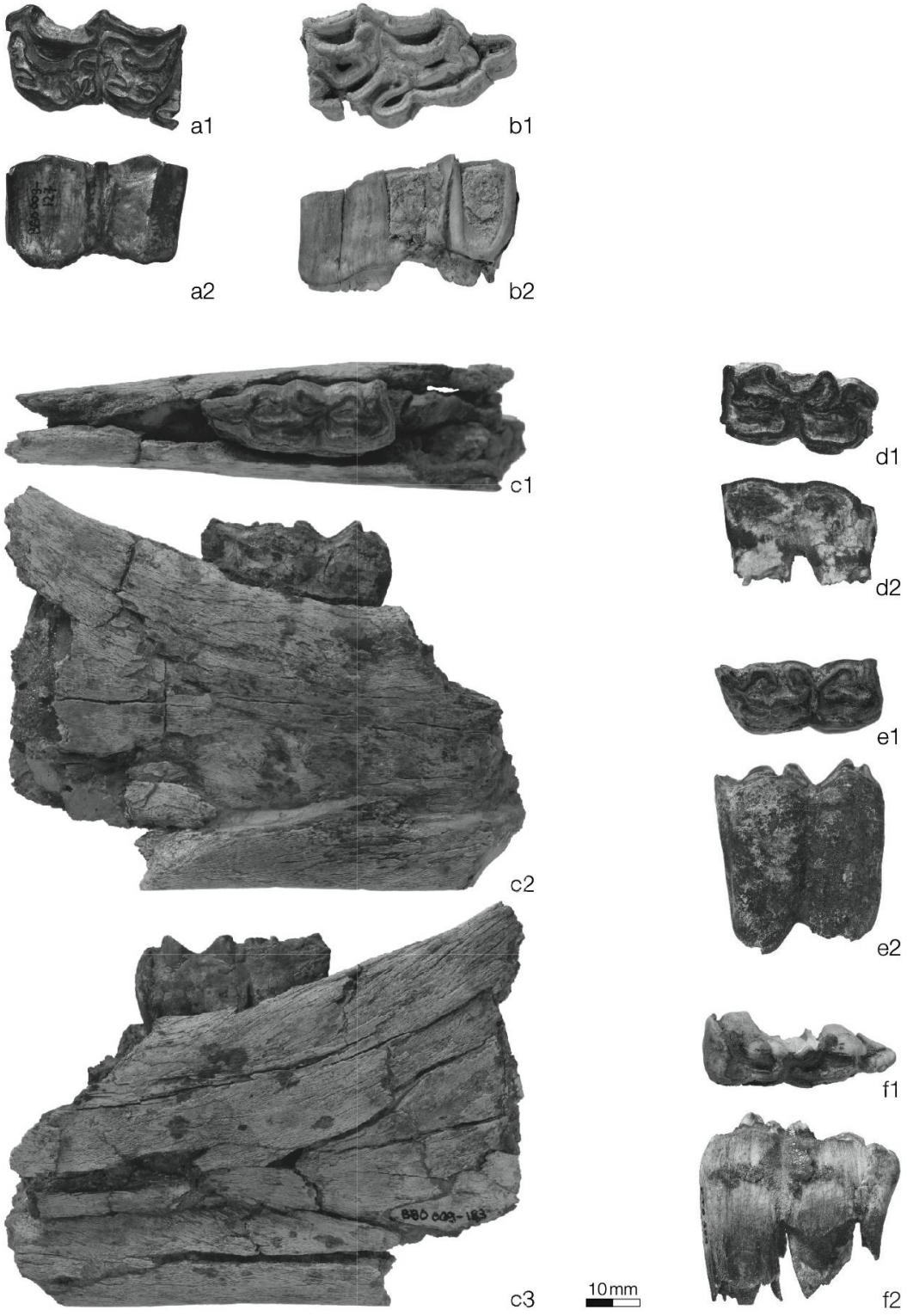


Planche 2 : Prémolaires déciduales inférieures et supérieures d'*Equus germanicus*, en vues occlusale (1) et labiale (2) ainsi que linguale (3) pour le fossile c : **a**, DP2 dext. (VTA011-21) ; **b**, DP3/DP4 sin. (BBO009-127) ; **c**, dp3/dp4 sin. (BBO009-194) ; **d**, dp3 dext. (BBO009-1385) ; **e**, dp4 dext. (BBO009-183) ; **f**, dp4 sin. (VTA999-249).

Prémolaires déciduales inférieures et supérieures

Les quatre dp3/dp4 sont rectangulaires et à couronne courte, très usée. Elles sont sensiblement plus allongées que les prémolaires définitives. Le linguaflexide varie d'une forme de V à une forme de U, mais reste très évasé. La face distale du métastylide est plane, tandis que le métaconide est arrondi. L'ectoflexide pénètre l'isthme, sauf sur un spécimen (BBO009-183), où il s'arrête bien en dessous de son niveau. Le pli caballinide est simple, sans pli anté-caballinide. L'unique DP2 (VTA011-21) présente dans les dolines ajoulotes est triangulaire, moins massive et plus étroite comparée à une P2 définitive. La couronne est très usée et l'arrangement des racines, dirigées vers l'extérieur pour laisser la place à la prémolaire définitive, est typique pour une prémolaire de lait. Il existe un îlot d'émail isolé en arrière de l'antérostyle. Les pré- et postfossettes sont fermées et ne communiquent pas entre elles, avec de nombreux plis d'émail sur leurs murs antérieurs et postérieurs. Le pli caballin est double. L'unique DP3/DP4 (BBO009-127) est fragmentée, seule la moitié labiale de la dent est présente. La couronne est très courte, très usée. Les pré- et postfossettes sont fermées et ne communiquent pas entre elles et leurs plis d'émail sont nombreux.

Jugales définitives inférieures

p2 (n = 3) : Les p2 sont triangulaires, allongées et étroites, avec un paraconide bien développé antérieurement. La racine antérieure est triangulaire et étroite et la racine postérieure, unique également, présente une forme de croissant. La forme de la double boucle se rapproche de la forme 1 illustrée par Eisenmann et al. ([16]; fig. 8A, p. 29). En effet, si le métaconide est relativement arrondi, le métastylide présente des surfaces droites sur ses côtés labial et distal. Le linguaflexide est arrondi et évasé, peu profond. L'ectostylide n'est pas profond et ne pénètre pas du tout l'isthme, arrivant bien au-dessous de son niveau. Il existe, de plus, un pli caballinide bien développé mais aucun pli anté-caballinide. Le protostylide, issu d'un pli de l'émail et non isolé, est également bien marqué.

p3/p3 (n = 5) : Les p3/p4 sont rectangulaires, la largeur étant plus courte que la longueur. La couronne est droite et la surface occlusale perpendiculaire. La forme du linguaflexide varie entre un V et un U, mais reste bien évasée sur tous les spécimens. Si le métaconide est arrondi, le métastylide, quant à lui, présente une face postérieure plane. La forme de la double boucle se rapproche de la forme 5 décrite par Eisenmann et al. ([16]; fig. 8A, p. 29). L'ectoflexide ne pénètre pas l'isthme, mais reste assez profond, s'arrêtant au niveau de son ouverture. Il existe un pli caballinide, mais aucun pli anté-caballinide.

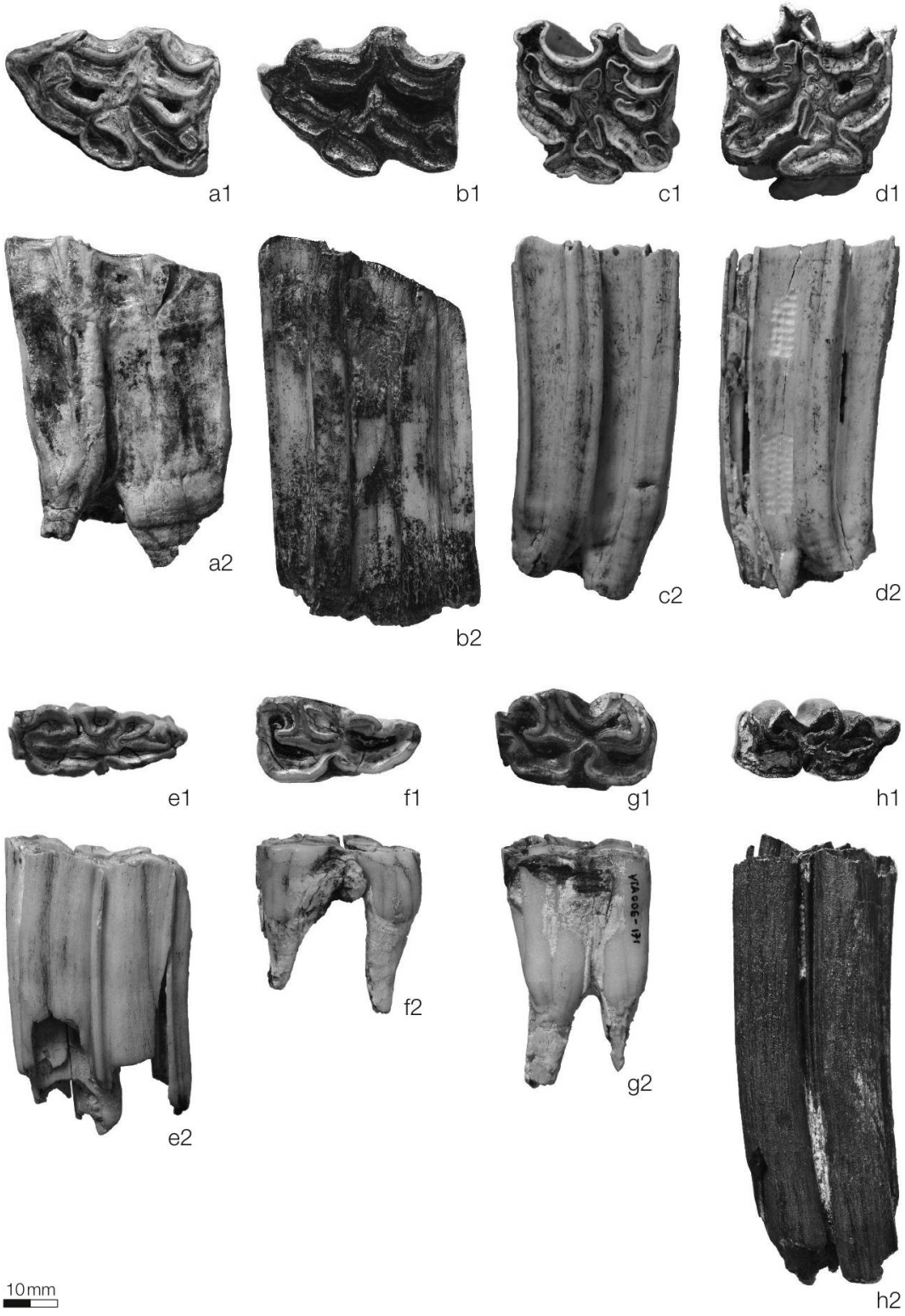


Planche 3 : Prémolaires définitives inférieures et supérieures d'*Equus germanicus*, en vues occlusale (1) et labiale (2) : **a**, P2 sin. (BBO009-130) ; **b**, P2 sin. (BBO009-163) ; **c**, P3/P4 dext. (VTA007-62) ; **d**, P3/P4 dext. (VTA007-66) ; **e**, p2 dext. (VTA006-154) ; **f**, p2 dext. (VTA006-165) ; **g**, p3/p4 dext. (VTA006-171) ; **h**, p3/p4 sin. (SY000-15089).

m1/m2 (n = 6) : Les m1/m2 sont également rectangulaires, mais plus étroites que les prémolaires. La racine antérieure forme un huit, tandis que la postérieure est en forme de croissant. La couronne, quant à elle, est très légèrement incurvée vers l'arrière, mais pas autant que sur les m3. Le linguaflexide est arrondi et évasé, en forme de U. La forme de la double boucle correspond à la forme 3 illustrée par Eisenmann et al. ([16]; fig. 8A, p. 29), avec un métastylide très haut. L'ectoflexide est profond mais ne pénètre pas l'isthme complètement. Le pli caballinide est simple, sans aucun pli anté-caballinide.

m3 (n = 4) : Les m3 sont étroites et allongées, avec un hypoconulide séparé de l'entoconide et de l'hypoconide par une constriction bien marquée. La courbure de la couronne est prononcée, dirigée distalement. Le linguaflexide est arrondi et évasé, en forme de U, et la double boucle présente une morphologie proche de la forme 5 décrite par Eisenmann et al. ([16]; fig. 8A, p. 29). L'ectoflexide est étroit et profond, mais ne pénètre l'isthme que sur un spécimen où il est également légèrement plus évasé (VTA006-95), alors qu'il s'arrête au-dessous de son niveau sur les trois autres dents. Le pli caballinide est simple mais bien marqué, et il n'existe aucun pli anté-caballinide. Par contre, il y a un hypostylide non isolé, présent sur toute la hauteur de la couronne.

Jugales définitives supérieures

P2 (n = 3) : Les P2 sont massives et de forme triangulaire, avec un antérostyle bien développé. La table dentaire est oblique par rapport à la couronne ; effectivement, replacée dans une rangée dentaire, la couronne des P2 est normalement orientée vers l'avant de la mâchoire. Le pli caballin est présent, relativement bien développé selon le degré d'usure de la dent, et de nombreux plis d'émail peuvent être observés sur les murs antérieurs et postérieurs des pré- et postfossettes. Lesdites fossettes ne communiquent pas entre elles et sont fermées, aussi bien antérieurement que postérieurement. Le protocône forme un ovale légèrement allongé, correspondant à la forme 2 décrite par Eisenmann et al. ([16]; fig. 6A, p. 23). L'hypocône présente une légère constriction. De plus, un îlot d'émail formé à partir de l'hypoglyphe est visible sur le spécimen BBO009-130. Le mésostyle est marqué dans sa hauteur par une rainure bien accentuée.

P3/P4 (n = 4) : Les P3/P4 sont massives et généralement rectangulaires, la largeur étant généralement plus courte que la longueur. Elles se distinguent des M1/M2 par une corne postérieure de la préfossette labialement en retrait par rapport à la corne antérieure de la postfossette, qui, elle, pénètre le mésostyle. La surface occlusale est légèrement incurvée vers l'avant. Le pli caballin est bien développé, présent sur toutes les

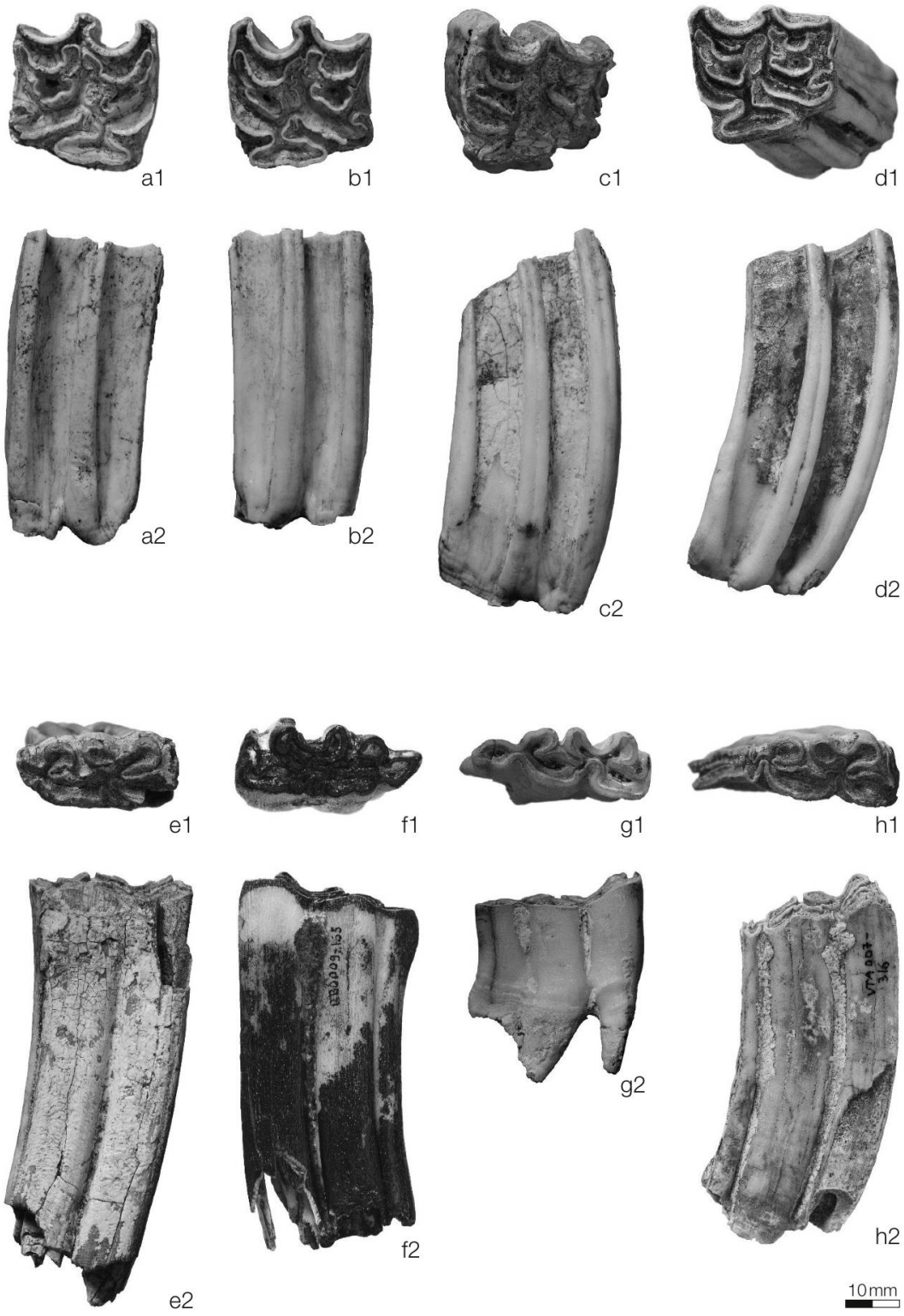


Planche 4 : Molaires définitives inférieures et supérieures d'*Equus germanicus*, en vues occlusale (1) et labiale (2) : **a**, M1/M2 dext. (VTA007-67) ; **b**, M1/M2 sin. (VTA007-63) ; **c**, M3 sin. (VTA007-72) ; **d**, M3 sin. (BBO009-129) ; **e**, m1/m2 dext. (VTA007-312) ; **f**, m1/m2 sin. (BBO009-165) ; **g**, m3 dext. (VTA006-95) ; **h**, m3 dext. (VTA007-316).

prémolaires. Les pré- et postfossettes sont fermées et ne communiquent pas entre elles, leurs plis d'émail sur les murs antérieurs et postérieurs sont variables mais généralement multiples. Le protocône est allongé et plat, avec une gouttière linguale et un lobe postérieur plus long que l'antérieur. Il correspond aux formes 4-5 illustrées par Eisenmann et al. ([16]; fig. 6A, p. 23). L'hypocône présente une légère constriction antérieurement, mais aucun spécimen ne porte d'îlots d'émail isolés. Parastyles et mésostyles présentent tous deux une rainure bien marquée sur toute leur hauteur.

M1/M2 (n = 10) : Les M1/M2 sont plus petites que les P3/P4 et de forme quadratique. La surface occlusale est, quant à elle, faiblement mais perceptiblement incurvée vers l'arrière. Généralement, la largeur mésiale est légèrement plus courte que la largeur distale. La corne postérieure de la préfossette et la corne antérieure de la postfossette atteignent labialement le même niveau, sans pénétrer le mésostyle. Le pli caballin est présent sur toutes les molaires, plus ou moins développé selon le stade d'usure de chaque dent. Les pré- et postfossettes sont fermées et ne communiquent pas entre elles. Leurs plis d'émail sont, tout comme sur les autres jugales supérieures, multiples et variables. La forme du protocône est légèrement variable selon les spécimens ; il est relativement allongé et plat, avec une, voire deux gouttières linguales et un lobe postérieure généralement plus long que l'antérieur. Il correspond aux formes 5-6 décrites par Eisenmann et al. ([16]; fig. 6A, p. 23). L'hypocône présente une légère constriction antérieure, mais aucune molaire ne porte d'îlots d'émail isolés. Sur les dents à usure faible à moyenne, le mésostyle comporte une rainure bien marquée sur toute sa hauteur. Par contre, sur trois spécimens, le parastyle est lisse, sans aucun sillon (VTA007-419, VTA010-108, -126).

M3 (n = 5) : Les M3 sont facilement reconnaissables de par la courbure de leur couronne et l'allongement et l'obliquité de leur surface occlusale. Les cornes postérieures et antérieures des pré- et postfossettes, respectivement, sont au même niveau labialement et ne pénètrent pas du tout le mésostyle. Le pli caballin est présent sur toutes les molaires et variablement développé selon l'usure dentaire. Les pré- et postfossettes ne communiquent pas entre elles et sont pratiquement toujours fermées, sauf pour deux spécimens où cette dernière est ouverte postérieurement (VTA006-164, VTA007-70). Leurs plis d'émail sont variables, mais toujours multiples sur des dents dont l'usure n'est pas très prononcée. Le protocône est très allongé et plat, avec une ou plusieurs gouttières linguales et parfois une ou deux constrictions labiales. Il correspond aux formes 5-6 illustrées par Eisenmann et al. ([16]; fig. 6A, p. 23). La constriction de l'hypocône est légère mais toujours présente ; par contre, aucun îlot d'émail n'est isolé.

Parastyles et mésostyles présentent tous deux un sillon bien marqué sur toute leur hauteur, sans aucune exception.

Discussion

Les dents examinées dans cette étude présentent des caractères typiquement caballins, comme définis par Eisenmann[7]: les jugales supérieures possèdent un protocône long à gouttière linguale, des faces interstylaires concaves, et une rainure marquée sur le mésostyle. Les jugales inférieures, quant à elles, présentent un linguaflexide peu profond et généralement évasé, plat, ou dans quelques rares cas plus aigu, ainsi qu'une double boucle asymétriques. De plus, aucun hypostylide n'est observé sur les dents de lait inférieures, ni aucun protostyle sur les déciduales supérieures. Cela exclut donc la présence d'un cheval sténonien des dolines ajoulotes avec certitude.

Le petit *Equus hydruntinus* possède, sur les M3, un hypocône qui avance distalement bien au-delà du métastyle, ainsi qu'un protocône plus allongé que sur les autres molaires supérieures. Ce n'est pas le cas pour les spécimens de cette étude. L'absence de ce petit asinien dans les dolines d'Ajoie est également confirmée par des indices protoconiques atteignant, pour cette étude, des valeurs moyennes comprises entre 47.70 pour les P3/P4 et 52.61 pour les M3, beaucoup trop élevées comparées aux valeurs obtenues par Prat [6] pour *Equus hydruntinus* (IP moyen = 43.09).

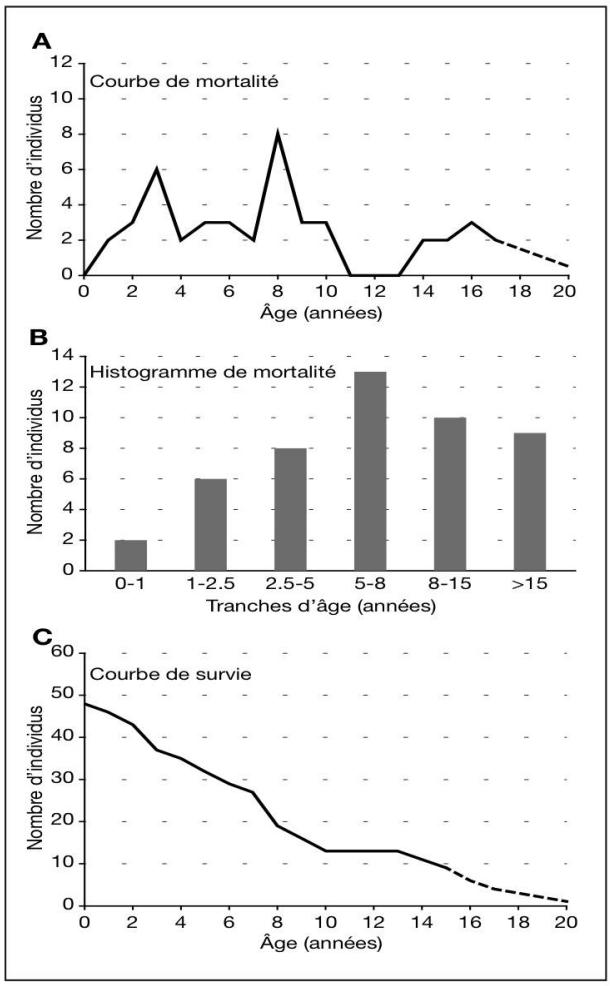
Par contre, les indices protoconiques et flexidiques (tableaux 1 et 2) entrent dans les intervalles calculés pour *Equus germanicus*, cheval caballin de type I et de taille moyenne, selon Eisenmann[7], et excluent les autres espèces caballines, telles que *E. mosbachensis* ou *E. gallicus*. Ce cheval est généralement associé au complexe faunique *Mammuthus primigenius-Coelodonta antiquitatis*[8]. La plupart des espèces de ce biome ont également été découvertes dans les dolines d'Ajoie, en compagnie des chevaux étudiés ici. L'âge pléistocène supérieur des dépôts quaternaires coïncide également avec la répartition stratigraphique d'*Equus germanicus*, et ne contredit donc pas l'identification des restes dentaires présentés dans cet article.

Estimation des âges et profil de mortalité

Les âges des chevaux pléistocènes d'Ajoie ont pu être estimés avec plus ou moins de précision. Les âges estimés sur les jugales inférieures et supérieures sont donnés dans les tableaux 1 et 2 et sont majoritairement

basés sur la hauteur des couronnes dentaires, d'après la méthode de Fernandez & Legendre[17]. Cinq âges ont pu être estimés d'après les incisives en les comparant avec la collection du Laboratoire d'archéozoologie de l'Université de Neuchâtel. Un spécimen était âgé d'environ dix-huit mois lorsqu'il est mort (BBO009-164), un individu avait entre cinq et six ans (VTA007-314), deux avaient plus de treize ans (VTA006-206, -240) et un, plus de quatorze ans (VTA006-234).

Sur les soixante-huit dents répertoriées dans cette étude, sept n'ont pu donner d'indication tant leur état est fragmentaire et les âges de onze individus n'ont pu être déterminés suffisamment précisément pour pouvoir être utilisés pour construire le profil de mortalité (fig. 3). Sur ces cinquante dents restantes, quatre dents ont pu être identifiées comme appartenant à deux individus seulement. En effet, les surfaces mésiales et distales des dents VTA007-68 et -70 correspondent et c'est également le cas des surfaces des dents BBO009-1385 et -183. Afin d'établir la courbe de mortalité, seules les dolines d'âge contemporain ont été prises en compte (Courtedoux-Vâ Tche Tchâ, -Sylleux, et -Béchat Bovais); la doline de Grand Combe étant plus vieille que les autres (~80 ka BP), l'unique dent trouvée là-bas a donc été sortie de l'analyse.



La courbe de mortalité (fig. 3A) illustre le nombre d'individus morts par année d'âge; l'histogramme de mortalité (fig. 3B) fait état du nombre d'individus par classe d'âge; la courbe de survie (fig. 3C), quant à elle, désigne le nombre d'individus survivants par année. Malgré la faible taille de l'échantillon (seulement quarante-huit individus), les résultats obtenus restent tout de même cohérents.

Fig. 3: Analyse de mortalité des chevaux de la vallée d'Ajoie (nombre total d'individus recensés = 48). **A**, Courbe de mortalité illustrant le nombre d'individus morts à chaque âge; **B**, histogramme de mortalité regroupant les morts par tranches d'âge (en années); **C**, courbe de survie illustrant le nombre d'individus restants à chaque âge (en années).

Les quelques morts enregistrées sur des individus en bas âge sont expliquées par le fait que les jeunes individus sont naturellement plus fragiles et plus vulnérables face aux maladies et aux prédateurs que les adultes. A partir d'un âge d'une huitaine d'années, le nombre d'individus morts augmente progressivement, ce qui peut caractériser une mort due aux maladies, aux accidents, puis à la sénilité pour les individus de plus de douze à quinze ans. En aucun cas la pente douce de la courbe de survie (fig. 3C) n'indique une chasse intensive par l'homme dans la région à cette période, malgré le fait qu'il est attesté que l'homme, probablement *Homo neanderthalensis*, était installé dans la région, avec notamment la découverte d'une industrie lithique moustérienne contemporaine à Alle-Noir Bois, à quelques kilomètres au sud-est des dolines de Courtedoux[18]. Dans le cas des fossiles des dolines d'Ajoie, les chevaux sont morts naturellement, certains à un âge respectable qui plus est, et ont été ensuite
piégés dans les dépressions karstiques du paysage. Cela coïncide notamment avec les résultats obtenus par Rothen et al.[12] sur les restes dentaires de *Mammuthus primigenius* et avec l'hypothèse proposée par Becker et al.[9] sur le transport et l'accumulation des fossiles dans les remplissages quaternaires ajoulots.

Conclusion

Les restes dentaires des chevaux découverts en Ajoie sont attribués à une seule espèce, *Equus germanicus*. En effet, tous les fossiles présentent des caractères fortement caballins et entrent dans les intervalles biométriques régis par cette espèce. Cela coïncide avec la découverte d'une faune appartenant au complexe *Mammuthus primigenius – Coelodonta antiquitatis*. Certaines variabilités de la morphologie des jugales, tant supérieures qu'inférieures, sont mises en évidence, telles que la forme protocône ou de la double boucle. De plus, l'analyse de mortalité des chevaux ajoulots ne permet pas de mettre en évidence une chasse intensive par l'homme, mais présente au contraire un schéma classique de morts naturelles et non catastrophiques.

Remerciements

Les auteurs dédient cet article au Prof. Jean-Pierre Berger, décédé subitement le 18 janvier 2012. Nous tenons à poursuivre ici son désir de former un groupe de travail actif sur la paléontologie des mammifères suisses. Nous remercions les collaborateurs de la Paléontologie A16

(Office de la culture, Porrentruy), et spécialement Isabelle Groux pour la mise à disposition du matériel, Olivier Noaillon pour la réalisation des photos, Tayfun Yilmaz pour l'harmonisation des figures, Aude-Laurence Pfister et Martine Rochat pour les travaux de préparation. Nous remercions également très chaleureusement Werner Müller (Laboratoire d'archéozoologie de l'Université de Neuchâtel) d'avoir partagé ses connaissances sur les restes dentaires des chevaux et pour ses commentaires très pertinents après relecture de cet article, ainsi que Silvia Spezzaferri pour l'encadrement du travail de Bachelor de J. Savoy. Cette étude a bénéficié du soutien financier de la Section d'archéologie et paléontologie et du projet cantonal Paléojura (Office de la culture, Porrentruy), ainsi que de l'Office fédéral des routes (OFROU).

Jane Savoy est étudiante en Sciences de la Terre à l'Université de Fribourg. Elle est titulaire d'un bachelor, dont le sujet d'étude, réalisé en collaboration avec la Paléontologie A16 et le projet Paléojura de l'Office de la culture du canton du Jura, était l'analyse des restes dentaires des chevaux ajoulots.

E-mail : janesavoy@gmail.com

Laureline Scherler, docteure en paléontologie et géologie, est responsable scientifique a. i. des projets cénozoïques à la Section d'archéologie et paléontologie de l'Office de la culture du canton du Jura. Elle est également médiatrice culturelle pour la Fondation Papiliorama (Kerzers) et membre du groupe de traduction de l'association suisse des géologues (CH-GEOL).

E-mail : laureline.scherler@jura.ch

Damien Becker, docteur en paléontologie et géologie, est conservateur a. i. au Musée jurassien des sciences naturelles de Porrentruy et responsable du développement de l'axe scientifique du projet Paléojura de l'Office de la culture du Canton du Jura. Il est également membre du comité de la Société Paléontologique Suisse et du comité de l'école doctorale Earth Surface Processes & Paleobiosphere (ESPP) de la Conférence Universitaire de Suisse Occidentale (CUSO).

E-mail : damien.becker@jura.ch

NOTES

[1] Guadelli J.-L. (1987). Contribution à l'étude des zoocénoses préhistoriques en Aquitaine (Würm ancien et interstade würmien). Thèse de 3e cycle (inédite), Université de Bordeaux, 568 pp.

[2] MacFadden B. J. (1992). Fossil horses : systematics, paleobiology and evolution of the family Equidae. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom, 369 pp.

[3] Eisenmann V. (1992). Origins, dispersals and migrations of *Equus* (Mammalia, Perissodactyla). In : Koenigswald, W. & Werdelin, L. (éds.). Mammalian migration and dispersal events in the European Quaternary. Courier Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt am Main, 153, p. 161-170.

[4] Fernandez P. (2006). Etude paléontologique des ongulés du gisement moustérien du Bau de l'Aubesier (Vaucluse, France) : morphométrie et contexte biochronologique. Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon 161, 209 pp.

[5] Nehring A. (1884). Fossile Pferde aus deutschen Diluvial-Ablagerungen und ihre Beziehungen zu den lebenden Pferden. Landwirtschaftlicher Jahrbuch 13, p- 81-160.

[6] Prat F. (1968). Recherche sur les équidés pléistocènes en France. Thèse de doctorat (inédite), Université de Bordeaux, 662 pp.

[7] Eisenmann V. (1991). Les chevaux quaternaires européens (Mammalia, Perissodactyla). Taille, typologie, biostratigraphie et taxonomie. Géobios 24, p. 747-759.

[8] Kahlke R.-D. (1999). The history of the origin, evolution and dispersal of the Late Pleistocene *Mammuthus-Coelodonta* faunal complex in Eurasia (large mammals). Fenske Companies, Rapid City, SD, 219 pp.

[9] Becker D., Aubry D. & Detrey J. (2009). Les dolines du pléistocène supérieur de la Combe de Vâ Tche Tchâ (Ajoie, Suisse) : un piège à restes de mammifères et artefacts lithiques. Quaternaire 20, p. 123-137.

[10] Becker D., Oppliger J., Thew N., Scherler L., Aubry D. & Braillard L. (in press). Climat et écologie en Ajoie durant la seconde partie du pléniglaciaire moyen weichsélien : apport des remplissages des dolines de Courtedoux-Vâ Tche Tchâ (Jura, Suisse). Annales littéraires de l'Université de Franche-Comté et Cahiers d'archéologie jurassienne, 12 pp.

[11] Savoy J. (2012). Variabilité morphologique des restes dentaires d'*Equus germanicus* des remplissages pléistocènes des dolines d'Ajoie (Jura, Suisse). Travail de bachelor (inédit), Université de Fribourg, 27 pp.

[12] Rothen J., Becker D. & Berger J.-P. (2011). Morphométrie des dents jugales du mammouth laineux (*Mammuthus primigenius*) découvertes dans les remplissages pléistocènes de dolines d'Ajoie (Jura, Suisse). Actes de la Société jurassienne d'Emulation 2011, p. 17-36.

[13] Oppliger J. & Becker D. (2010). Morphometrical analyses of Northern Birch Mice (*Sicista betulina* Pallas, 1779 ; Mammalia ; Rodentia) discovered in a rich locality from the Late Pleistocene of northwestern Switzerland. Comptes Rendus Palevol 9, p. 113-120.

[14] Eisenmann V. (1980). Les chevaux (*Equus* sensu lato) fossiles et actuels : crânes et dents jugales supérieures. Cahiers de Paléontologie, CNRS (éd.), Paris, 186 pp.

[15] Eisenmann V. (1981). Etude des dents jugales inférieures des *Equus* (Mammalia, Perissodactyla) actuels et fossiles. Palaeovertebrata 10 (3-4), p. 127-226.

[16] Eisenmann V., Alberdi M. T., De Giuli C & Staesche U. (1988). Studying fossil horses. Collected papers after the « New York International Hipparion Conference, 1981 », Volume I : Methodology, p. 1-78.

[17] Fernandez P. & Legendre S. (2003). Mortality curves for horses from the Middle Palaeolithic site of Bau de l'Aubesier (Vaucluse, France) : methodological, palaeoethnological, and palaeoecological approaches. Journal of archaeological sciences 30 (12), p. 1577-1598.

[18] Aubry D., Guélat M., Detrey J & Othenin-Girard B. (2000). Dernier cycle glaciaire et occupations paléolithiques à Alle, Noir Bois. Cahiers d'archéologie jurassienne 10, 175 pp.