

Zeitschrift: Actes de la Société jurassienne d'émulation
Herausgeber: Société jurassienne d'émulation
Band: 120 (2017)

Artikel: Reconstitution et mise en valeur d'un squelette composite d'ours des cavernes, Ursus spelaeus
Autor: Goetschi, Florent
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-772319>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 01.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Reconstitution et mise en valeur d'un squelette composite d'ours des cavernes, *Ursus spelaeus*

FLORENT GOETSCHI ET AL.¹

Une importante collection d'ossements d'ours des cavernes (*Ursus spelaeus*) est conservée au Jurassica Muséum à Porrentruy (Jura, Suisse). Collectés par Frédéric-Édouard Koby, ces os ont été mis en valeur à travers la reconstitution d'un squelette composite d'ours des cavernes, monté sur une structure métallique, dans un but d'exposition. En plus de l'anatomie propre aux os d'ours des cavernes, la forme de l'ours a été déterminée à l'aide de dessins préhistoriques et de photographies d'ours bruns actuels (*Ursus arctos*). Le squelette est composé d'ossements en provenance de quatre grottes différentes, ainsi que de quelques moulages.

Introduction

Connaissances actuelles

L'ours des cavernes (*Ursus spelaeus* Rosenmüller et Heinroth 1794) est un des composants les plus spectaculaires, avec le mammouth, le rhinocéros laineux et l'homme de Néandertal, de la mégafaune nord eurasiatique du Pléistocène supérieur. Son épithète spécifique *spelaeus* fait référence aux restes fossiles de cette espèce qui sont abondamment découverts dans des remplissages de grottes. Elle reflète également son habitude à utiliser régulièrement des grottes comme abris, contrairement aux ours bruns (*Ursus arctos* Linné 1758) qui ne les utilisent que pour la période d'hivernation. Son registre fossile indique des occurrences avérées dès le début du dernier interglaciaire, l'Éémien (équivalent de l'interglaciaire Riss-Würm dans les Alpes), il y a environ 130 000 ans et une large distribution presque exclusivement européenne, allant de la péninsule

Ibérique jusqu'en Roumanie et même au-delà, dans le Caucase. Il disparaît il y a près de 28 000 ans, juste avant le dernier maximum glaciaire (L.G.M., 26 500-19 000 ans B.P. ; Clark *et al.* 2009), en raison probable des chutes de température, provoquant la détérioration de la qualité et de la productivité de la couverture végétale (Pacher & Stuart 2009). Toutefois, l'ours des cavernes a survécu à d'autres périodes glaciaires, la dernière n'étant en aucun point plus intense que les précédentes, et son déclin génétique a probablement commencé 25 000 ans avant son extinction (Stiller *et al.* 2010). De fait, la compétition avec l'homme pour l'occupation des grottes est également une hypothèse vraisemblable pour sa disparition (Stiller *et al.* 2010 ; Torres *et al.* 2007). Par ailleurs, malgré l'abondance de restes fossiles en Europe, le régime alimentaire exact de l'ours des cavernes reste discuté au sein de la communauté scientifique. Certaines études suggèrent un régime essentiellement végétarien (Naito *et al.* 2016), alors que d'autres indiquent un régime alimentaire omnivore, proche de celui de l'ours brun (Peigné *et al.* 2009), soit légèrement plus herbivore que l'ours brun (van Heteren *et al.* 2016), soit légèrement plus carnivore (Pinto-Llona 2013 ; Richards *et al.* 2008).

D'un point de vue phylogénétique, l'ours des cavernes est relativement éloigné de la lignée de l'ours brun, de laquelle il s'est séparé il y a plus de deux millions d'années (Loreille *et al.* 2001). L'espèce la plus proche, considérée par de nombreux auteurs comme son ancêtre, est l'ours de Deninger (*Ursus deningeri* Richenau 1904), espèce de la lignée spéléenne ayant vécu en Eurasie entre 1,7 et 0,1 million d'années (Guérin & Patou-Mathis 1996). Parmi les ours actuels, l'ours brun reste néanmoins son plus proche parent. De grande taille, l'ours des cavernes semblait préférentiellement adapté aux climats tempérés d'Europe centrale, passant l'essentiel de son temps entre les forêts mixtes et les grottes. Cependant, des occurrences signalées au Portugal, dans le Caucase et dans des grottes alpines à plus de 2 500 mètres d'altitude ont démontré qu'il pouvait aussi vivre dans des milieux froids plus ou moins steppiques, ce qui ferait de lui une espèce d'une grande adaptabilité environnementale (Bednarik 1994 ; Guérin & Patou-Mathis 1996 ; Pacher & Stuart 2009). Les conditions hivernales exerçant une forte pression sur ces populations, de nombreux individus parmi les plus faibles moururent dans des cavernes, où leur squelette fut bien conservé. Au cours des millénaires, ce sont ainsi parfois plusieurs dizaines de squelettes qui se sont accumulés dans des grottes et qui ont pu être découverts. Du point de vue morphologique, par comparaison avec l'ours brun, son squelette se distingue par un type anatomique robuste, la présence de bosses frontales et une rupture au niveau du profil

crânien, des prémolaires réduites (formule dentaire 3/3 I, 1/1 C, 1/1 P, 2/3 M), des tubercules supplémentaires sur les P₄, une longueur supérieure et une structure plus complexe des molaires, un zeugopode réduit (radius/ulna et tibia/fibula) par rapport au stylopode (humérus et fémur), une torsion du tibia plus marquée et des métapodes proportionnellement plus courts.

Historique des collections

Frédéric-Édouard Koby (1890-1969), ophtalmologue jurassien passionné de spéléologie et de paléontologie, marqua son époque en devenant l'une des références en matière d'ours des cavernes par sa riche production scientifique (Koby 1936, 1937-1938, 1940-1941, 1941, 1943, 1944, 1949, 1952, 1956). L'étude de nombreuses grottes suisses et françaises le poussa à publier une théorie sur le charriage à sec (Koby 1941, 1943), expliquant l'usure et le polissage naturels des os retrouvés dans les grottes. Il s'opposa ainsi à d'autres scientifiques de son époque (Bächler 1912, 1940, par exemple), défenseurs d'un usage anthropologique des ossements retrouvés. Pour certains aujourd'hui encore, le polissage des os indique l'utilisation de ceux-ci comme outils par les hommes (Le Tensorer 1998). Le Jurassica Muséum conserve dans ses dépôts une importante collection d'ossements issue des travaux de Frédéric-Édouard Koby. La majeure partie de cette collection est constituée de restes d'ours des cavernes. Provenant des grottes de Saint-Brais (Jura, Suisse), de Vaucluse (Doubs, France) ou encore de Gondrenans-les-Moulins (Doubs, France), les ossements appartenaient à de nombreux individus, de taille et de sexe différents. Afin de remettre en valeur ce patrimoine, un travail d'inventaire, de restauration et de sélection des éléments s'imposait. L'objectif étant la reconstitution d'un individu complet à partir d'éléments composites, puis son exposition au grand public. Il fut également nécessaire d'étudier, dans un second temps, la posture des ours actuels ainsi que les peintures rupestres figurant des ours des cavernes, afin de reconstituer la probable silhouette de ces derniers.

Matériel et méthode

La collection d'ossements d'ours des cavernes de Frédéric-Édouard Koby étant constituée d'un grand nombre de restes, un travail de tri puis de sélection était donc impératif. Le tri s'est fait sur plusieurs critères:

la disponibilité des différentes parties du squelette pour aboutir à une reconstitution la plus complète possible ; la préservation des spécimens ; la taille relative des différentes pièces afin d'aboutir à des proportions cohérentes du squelette composite. Ce sont en particulier les éléments rares ou uniques, tel le bassin, qui ont déterminé la taille des autres éléments à sélectionner.

Restauration et préparation

Certaines pièces indispensables pour la reconstruction ont nécessité une restauration. À titre d'exemple, seul un bassin complet était disponible dans les collections, provenant du mont Olivot (1938, France). Toutefois, cette pièce était cassée en plusieurs endroits, recouverte d'un vernis jauni et vitreux, probablement à base de gomme-laque (parfois avec des traces de moisissure), avec des comblements de plastiline détériorés et des collages effectués à la colle animale (fig. 1). Il a donc été nécessaire de nettoyer et retirer les moisissures (éthanol appliqué au coton badigeon), retirer l'ancien vernis (acétone appliquée au pinceau et coton-tige), recoller et consolider les parties cassées (Paraloid B72 dilué à 3 %, 5 %, 7 % dans de l'acétone) et finalement refaire les comblements nécessaires (Balsite W+K avec pigment sec ocre doré clair, correspondant à la couleur de l'os). Un crâne, une omoplate et quelques os longs ont également été restaurés suivant le même protocole. Sur le crâne et l'omoplate (fig. 2), d'anciens collages à base de colle thermofusible ont été retirés à chaud à l'aide d'un pistolet thermique et mécaniquement avec des outils de dentiste. De plus les fissures présentes sur l'omoplate ont pu être corrigées grâce à la chaleur, les différents éléments du spécimen ayant été anatomiquement ajustés. Dans certains cas, l'os étant très fin, il était impossible de procéder à un démontage-recollage comme nous l'aurions fait habituellement. Les fissures et les parties manquantes jugées les plus fragiles du point de vue mécanique ont été comblées avec de la Balsite. Pour la mise en teinte, des pigments ont été insérés dans la préparation comme pour les autres ossements. Du mastic à fenêtre avait également servi initialement de comblement et de consolidation sur différents os longs, l'omoplate et le crâne. Il a été retiré avec un scalpel à ultrasons et remplacé, sur les parties les plus fragiles, par de la Balsite.

À la fin de la sélection, quelques os manquaient pour compléter le squelette. Les éléments lacunaires ont été remplacés par des copies réalisées par moulage à partir d'os provenant de la localité d'Igric (Roumanie) et empruntés au musée d'Histoire naturelle de Bâle (une scapula, un ulna, une fibula, deux côtes et un sternum). Les moules ont été réalisés en

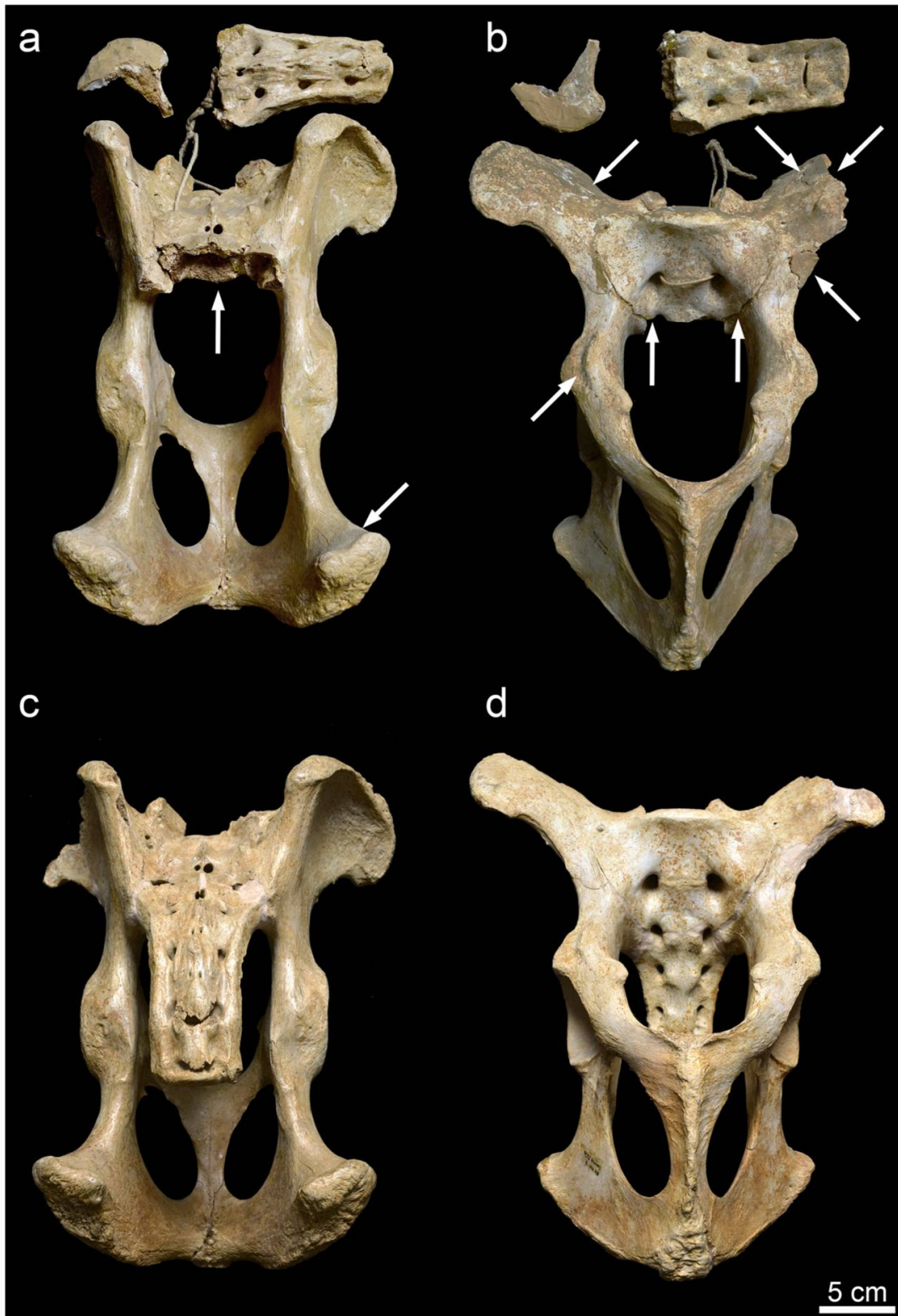


Fig. 1: Bassin d'ours des cavernes provenant du mont Olivot (1938, France). Les photos du haut (a, vue dorsale; b, vue ventrale) montrent le bassin avant restauration. Les flèches indiquent les cassures, dépôts de moisissures et anciens comblements de plastiline détériorés. Les photos du bas (c, vue dorsale; d, vue ventrale) montrent le bassin après restauration.

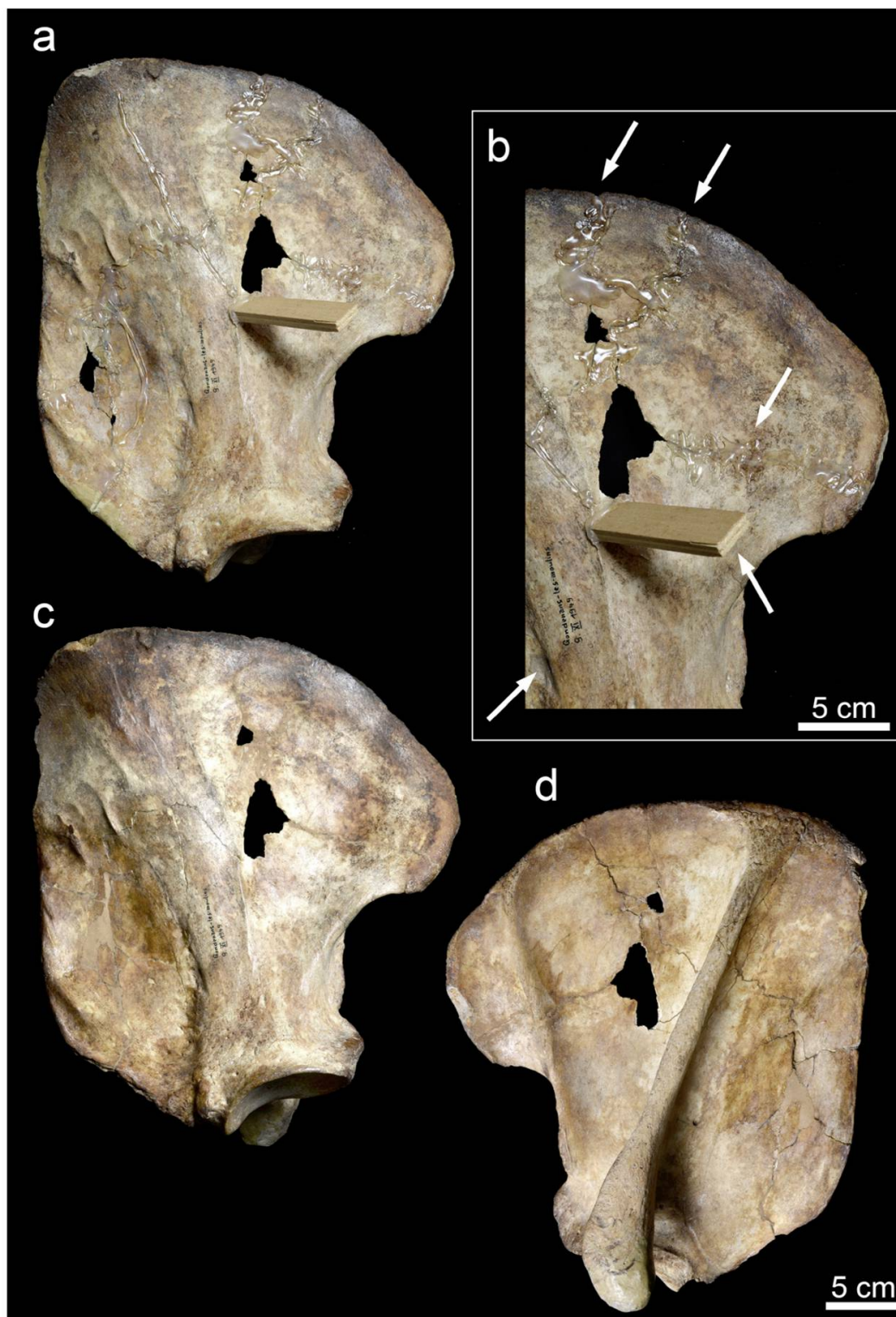


Fig. 2: Omoplate droite d'ours des cavernes provenant de Saint-Brais. Les photos du haut (a, vue médiale; b, vue médiale avec zoom sur la fosse subscapulaire et l'angle inférieur) montrent l'omoplate avant restauration. Les flèches indiquent les cassures, dépôts de moisissures, anciens collages à la colle thermofusible incluant un support en bois. Les photos du bas (c, vue médiale; d, vue latérale) montrent l'omoplate après restauration.

silicone polycondensation (silicone Rhodorsil RTV 3318). Étant donnée la fragilité des divers ossements, il a été impératif de faire un travail de consolidation préalable avec du Paraloid B72 dilué à 3 % dans de l'acétone. D'autre part, certaines cassures qui ne représentaient pas un intérêt majeur pour la reconstitution ont été comblées avec de la plastiline, pour la création des matrices en silicone. Les copies de l'omoplate et des os longs ont été réalisées en résine acrylique (Acrystal Prima). Cela nous a permis, dans le cas de l'omoplate gauche, de la redimensionner par limage afin que sa taille corresponde parfaitement à celle de l'omoplate droite provenant de Saint-Brais. Pour des raisons de solidité, les copies des côtes ont été réalisées en résine polyuréthane (Biresin G27). Enfin, tous ces moulages ont été colorés avec des pigments naturels dilués dans du Mowilith et de l'éthanol, afin d'obtenir une coloration conforme aux ossements originaux.

Taille et réassemblage du squelette

En se basant sur un squelette complet d'un ours brun emprunté au musée d'Histoire naturelle de Bâle, il a été possible de définir la taille relative des os composant le squelette d'ours des cavernes (environ 30 % plus grand que l'ours brun). La compatibilité des os sélectionnés et leur ajustement (notamment articulaire) ont été à chaque fois testés et évalués. Afin de définir la posture du squelette, nous avons réalisé des croquis, puis une maquette, à partir de photographies d'ours brun et de peintures rupestres de la grotte Chauvet (d'après un schéma de réalisation de l'ours 2Do6-1 relevé par Dominique Baffier et Valérie Feruglio, accessible par le portail culture du site internet de la région Rhône-Alpes; fig. 3). Afin de nous aider, nous avons également étudié différentes reconstitutions, soit réalisées dans d'autres musées, soit publiées dans la littérature scientifique (par ex. Pales & Garcia 1981; Germonpré & Sablin 2001; Crégut-Bonnoure *et al.* 2011). La comparaison entre les différentes reconstructions nous a permis de constater une disparité notable dans la posture des squelettes. Dans plusieurs musées, l'ours des cavernes est représenté dans une attitude statique avec les pattes très écartées; pour notre part, nous avons pris l'option de le représenter en déplacement. Compte tenu de la proximité anatomique et écologique des deux espèces, il est vraisemblable que l'ours des cavernes ait eu approximativement la même démarche que l'ours brun, avec une largeur de voie relativement importante, mais des empreintes de pieds tournées très en dedans et se succédant presque sur une ligne droite (Schilling *et al.* 1986; Bang &

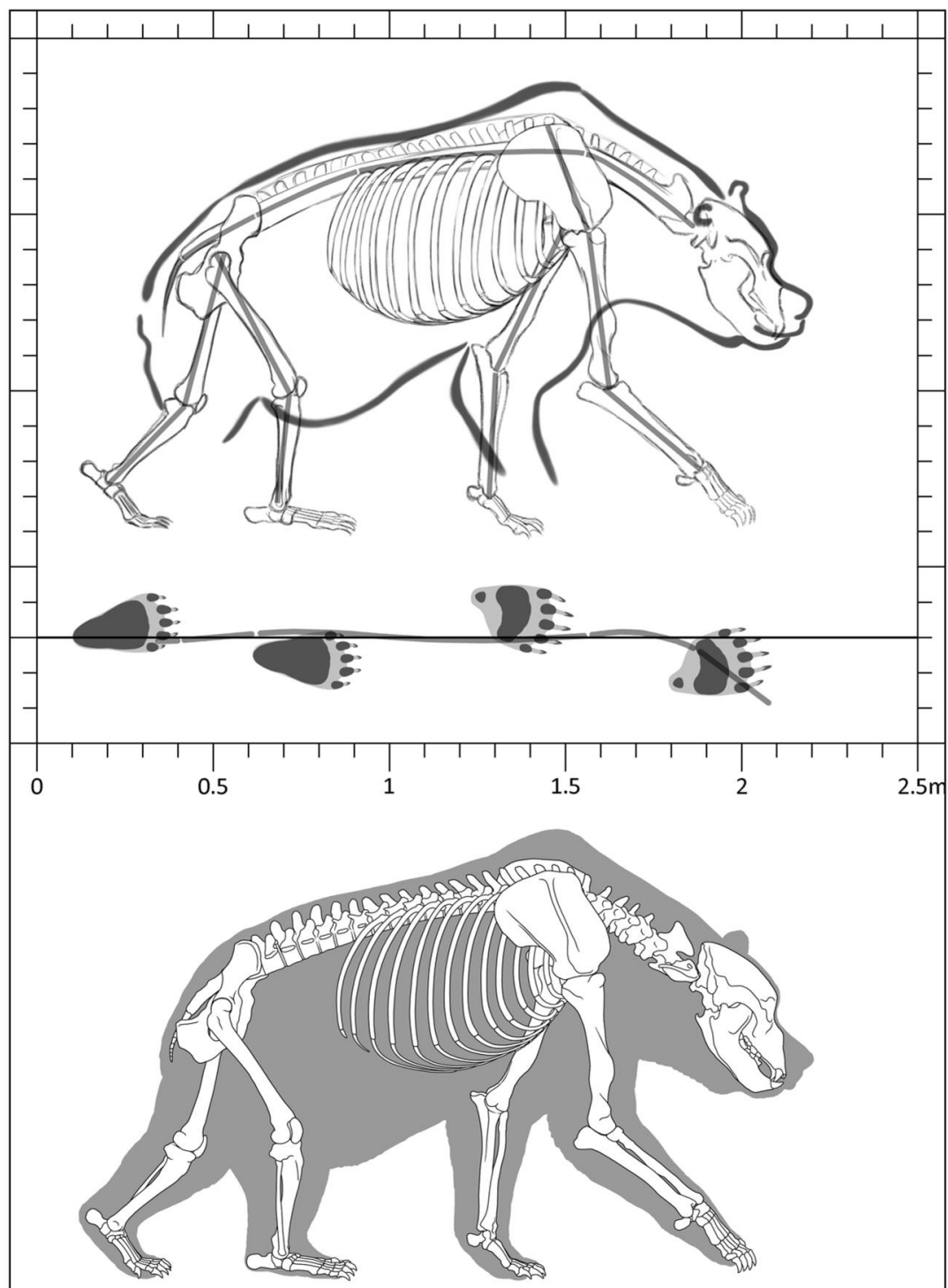


Fig. 3 : Croquis et posture du squelette d'ours des cavernes. Haut: croquis, intégré dans la silhouette d'un ours des cavernes peint sur les parois de la grotte Chauvet, représentant le squelette (inspiré des illustrations de Crégut-Bonnoure *et al.* 2011 et Kurtén 1976) et la longueur relative des os (barrettes grises). La position des pattes est basée sur des empreintes de pas d'ours brun (modifié d'après Schilling *et al.* 1986, Bang & Dahlström 1974 et Hainard 1988); bas: reconstitution finale du squelette et de la silhouette.

Dahlström 1987; Hainard 1988; fig. 3). De plus, certaines attitudes d'ours bruns ou d'ours des cavernes présentées dans d'autres musées nous paraissent parfois peu naturelles, voire excentriques. À titre d'exemple, une représentation d'un ours debout sur ses pattes arrière et menaçant, si elle est bien impressionnante, ne reflète en aucun cas la réalité: les ours ne se lèvent pas pour attaquer, mais pour observer et sentir leur environnement (cette position expose d'ailleurs leur ventre, point sensible de leur anatomie, aux attaques potentielles).

À noter que pour les os hyoïdes (normalement au nombre de neuf), seuls cinq os ont été trouvés dans les collections. Le choix a été fait de ne pas les monter sur le squelette reconstitué, puisqu'il s'agit d'os flottants, que l'appareil hyoïde est incomplet et que leur mise en place s'avérerait délicate.

Structure de support et montage

La structure supportant le squelette monté est composée de barres et de tiges d'acier, pliées par chauffage au chalumeau et assemblées par soudure à l'arc TIG (Tungsten Inert Gas). Le support du squelette axial a été construit en premier par un assemblage de deux barres d'acier de section carrée (5×5 mm), soudées entre elles, sur lesquelles chaque vertèbre possède une place précise définie par un support individualisé et dissociable en feuille de laiton (épaisseur 0,3 mm). Le crâne est maintenu en bout d'axe par une structure composée de barres d'acier de section carrée (5×5 mm). Le squelette appendiculaire est soutenu par quatre barres d'acier de section rectangulaire (10×3 mm) préalablement chauffées et usinées pour faciliter le pliage. Aux extrémités de ces barres, des tiges d'acier rondes (Ø 4 mm) permettent de maintenir les os en position. Enfin, la cage thoracique (très incomplète) est constituée par un support en fil de fer (Ø 2,5 mm) qui représente également la position des côtes manquantes. Les quatre supports du squelette appendiculaire sont fixés au niveau de l'axe de la structure, elle-même soutenue par trois tubes télescopiques (deux de Ø 14 mm sous la colonne vertébrale et un de Ø 10 mm sous la tête) fixés sur une base en bois (211×76 cm; épaisseur 2,5 cm). Enfin, l'ensemble de la structure a été peint en blanc crème (sauf les trois tubes de soutien et la base en bois, en noir) et chaque os du squelette appendiculaire et de la cage thoracique est maintenu par du fil de fer doré pour assurer la stabilité de l'ensemble (fig. 4).

D'un point de vue technique, le montage présenté est totalement réversible. Les os peuvent en effet être enlevés individuellement et étudiés

avant d'être remis en place. Le montage n'a pas nécessité de percer ou d'abîmer les os. Le montage (et le démontage) requiert ainsi de suivre un mode opératoire où chaque os a une place précise, mais le procédé permet en contrepartie de déplacer la structure nue, sans risque pour les fossiles.



Fig. 4: Photos de la reconstruction terminée. Haut: vue latérale droite; bas: vue antérolatérale ($\frac{3}{4}$ droite).

Conclusion

Le squelette composite est formé de 176 os, dont 6 moulages formant un squelette complet à 84 % (considérant un total de 209 os chez l'ours des cavernes, os hyoïdes exclus). Le squelette est long de 177 cm et haut de 114 cm au garrot (fig. 4). La forme générale du squelette monté correspond bien aux peintures rupestres de la grotte Chauvet et à l'anatomie de l'ours brun, avec toutefois deux imperfections. D'une part, malgré la volonté de rapprocher au maximum la position des pattes pour s'approcher au plus près de la posture de l'ours brun, les contraintes techniques du montage n'ont pas permis de représenter parfaitement la posture initialement prévue. D'autre part, les barres métalliques qui supportent la colonne vertébrale sont légèrement trop droites (comparées au plan initial, fig. 3). Cette erreur est principalement due à la difficulté de plier les deux tiges d'acier de support du squelette axial.

Ce projet a été entièrement réalisé, depuis sa conception jusqu'à sa finalisation, par le personnel du Jurassica Muséum. Il a impliqué tous les domaines d'expertise du musée, depuis l'administration jusqu'à la technique, en passant par les équipes de chercheurs, muséographes, préparateurs-restaurateurs et dessinateurs. Au final, le squelette composite a également une valeur patrimoniale régionale, puisque les ossements utilisés proviennent principalement des grottes de Saint-Brais. En complément, seuls quelques os proviennent du mont Olivot (France) et de Vaucluse (France), alors que les ossements moulés sont tous originaires de la localité d'Igric (Roumanie). Ce travail a été l'occasion également d'initier un programme d'inventaire et de restauration de la collection d'ours des cavernes qui se poursuivra courant 2018-2019. Le squelette monté fut dévoilé lors du vernissage de l'exposition « Histoires d'ours » au Jurassica Muséum de Porrentruy, le 31 mars 2017.

Remerciements

Les auteurs tiennent à remercier chaleureusement le musée d'Histoire naturelle de Bâle, en particulier Loïc Costeur, conservateur, et Markus Weip, ancien préparateur, pour avoir mis à disposition leur collection et leur atelier de préparation ainsi que pour leurs conseils avisés.

Florent Goetschi, titulaire d'un master en biologie, est actuellement étudiant à la Haute École pédagogique BEJUNE (Berne, Jura, Neuchâtel).

Les collaborateurs du Jurassica Muséum, Damien Becker, directeur, Gaël Comment et Olivier Maridet, conservateurs, Patrick Röscli, dessinateur scientifique, Renaud Roch et Martine Rochat, préparateurs-conservateurs et Rolf Stouder, collaborateur technique.

BIBLIOGRAPHIE

- Bächler E. 1912 : Das Wildkirchli, die älteste prähistorische Kulturstation der Schweiz und ihre Beziehungen zu den altsteinzeitlichen Niederlassungen des Menschen in Europa. *Schriften des Vereins für Geschichte des Bodensees und seiner Umgebung* 41, 14-38.
- Bächler E. 1940 : *Das alpine Paläolithikum der Schweiz im Wildkirchli, Drachenloch und Wildenmannlisloch. Die ältesten menschlichen Niederlassungen aus der Altsteinzeit des Schweizerlandes.* Birkhäuser, Basel.
- Bang P. & Dahlström P. 1974: *Guides des traces d'animaux.* Delachaux & Niestlé, éditeurs, Neuchâtel, 240 p.
- Bednarik R. G. 1994 : Wall markings of the cave bear. *Studies in speleology*, 9, 51-70.
- Clark P. U., Dyke A. S., Shakun J. D., Carlson A. E., Clark J., Wohlfarth B., Mitrovica J. X., Hostetler S. W. & McCabe A. M. 2009 : The Last Glacial Maximum. *Science*, 325, 710-714.
- Crégut-Bonnoure E., Slimak L., Lewis J. E. & Brochier J. E. 2011. Nouvelles données sur les sites pléistocènes et holocènes à *Ursus arctos* du Vaucluse (Sud-Est de la France). *Quaternaire*, hors-série 4, p. 147-183.
- Germonpré M. & Sablin M. 2001 : The cave bear (*Ursus speleaus*) from Goyet, Belgium. The den bear in chamber B (bone horizon 4). *Bulletin de l'Institut royal des sciences naturelles de Belgique, Sciences de la Terre*, 71, 209-233.
- Guérin C. & Patou-Mathis M. 1996 : *Les grands mammifères plio-pléistocènes d'Europe.* Masson (Préhistoire), Paris.
- Hainard R. 1988 : *Mammifères sauvages d'Europe.* Delachaux & Niestlé, éditeurs, Neuchâtel, 347 p.
- Koby F.-É. 1936 : Sur la présence, en Suisse aux temps préhistoriques, du grand Ours des cavernes. *Actes de la Société jurassienne d'Émulation* 41, 97-112.
- Koby F.-É. 1937-1938 : Une nouvelle station préhistorique (paléolithique, néolithique, âge du bronze) : les cavernes de Saint-Brais. *Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Basel* 49, 138-196.
- Koby F.-É. 1940-1941 : Quels furent les premiers habitants du Jura bernois ? *Actes de la Société jurassienne d'Émulation* 45, 21-35.
- Koby F.-É. 1941 : Le charriage à sec des ossements dans les cavernes. *Eclogae Geologicae Helvetiae* 34, 319-320.
- Koby F.-É. 1943 : Les soi-disant instruments osseux du paléolithique alpin et le charriage à sec des os d'ours des cavernes. *Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Basel* 54, 59-97.
- Koby F.-É. 1944 : Les cavernes du cours moyen du Doubs et leur faune pléistocène. *Actes de la Société jurassienne d'Émulation* 48, 11-55.
- Koby F.-É. 1949 : Le dimorphisme sexuel des canines d'*Ursus arctos* et d'*U. spelaeus*. *Revue suisse de zoologie*, 56, p. 675-687.

Reconstitution d'un squelette d'*Ursus spelaeus*

- Koby, F.-É. 1952 : La dentition lactéale d'*Ursus spelaeus*. *Revue suisse de zoologie*, 59, 511-541.
- Koby, F.-É. 1956 : Une incisive néandertalienne trouvée en Suisse, *Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Basel*, 67, 1-15.
- Kurtén B. 1976 : *The cave bear story: life and death of a vanished animal*. Columbia University Press, New York, 163 p.
- Le Tensorer J.-M. 1998 : *Le paléolithique en Suisse*. Éditions Jérôme Million, Grenoble, collection l'Homme des origines, série préhistoire d'Europe, volume 5.
- Loreille O., Orlando L., Patou-Mathis M., Philippe M., Taberlet P. & Hänni C. 2001 : Ancient DNA analysis reveals divergence of the cave bear, *Ursus spelaeus*, and brown bear, *Ursus arctos*, lineages. *Current Biology* 11 (3), 200-203.
- Naito Y. I., Germonpré M., Chikaraishi Y., Ohkouchi N., Drucker D. G., Hobson K. A., Edwards M. A., Wißing C. & Bocherens H. 2016 : Evidence for herbivorous cave bears (*Ursus spelaeus*) in Goyet Cave, Belgium: implications for palaeodietary reconstruction of fossil bears using amino acid $\delta^{15}\text{N}$ approaches. *Journal of Quaternary Science* 31, 598-606.
- Pacher M. & Stuart A. J. 2009 : Extinction chronology and palaeobiology of the cave bear (*Ursus spelaeus*). *Boreas* 38, 189-206.
- Peigne S., Goillot C., Germonpré M., Blondel C., Bignon O. & Merceron G. 2009 : Predormancy omnivory in European cave bears evidenced by a dental microwear analysis of *Ursus spelaeus* from Goyet, Belgium. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 15390-15393.
- Pinto-Llona A. C. 2013 : Macrowear and occlusal microwear on teeth of cave bears *Ursus spelaeus* and brown bears *Ursus arctos*: Inferences concerning diet. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 370, 41-50.
- Richards M. P., Pacher M., Stiller M., Quiles J., Hofreiter M., Constantin S., Zilhao J. & Trinkaus E. 2008 : Isotopic evidence for omnivory among European cave bears: Late Pleistocene *Ursus spelaeus* from the Pestera cu Oase, Romania. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, 600-604.
- Robu M. 2016 : The assessment of the internal architecture of an MIS 3 cave bear bone assemblage. Case study: Urşilor Cave, Western Carpathians, Romania. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 444, 115-123.
- Schilling D., Singer D. & Diller H. 1986 : *Guide des mammifères d'Europe*. Delachaux & Niestlé, éditeurs, Neuchâtel, 280 p.
- Stiller M., Baryshnikov G., Bocherens H., Grandal d'Anglade A., Hilpert B., Munzel S. C., Pinhasi R., Rabeder G., Rosendahl W., Trinkaus E., Hofreiter M. & Knapp M. 2010 : Withering Away — 25 000 Years of Genetic Decline Preceded Cave Bear Extinction. *Molecular Biology and Evolution*, 27, 975-978.
- Torres T., Ortiz, J. E., Cobo R., de Hoz P., García-Redondo A. & Grün R. 2007 : Hominid exploitation of the environment and cave bear populations. The case of *Ursus spelaeus* Rosenmüller-Heinroth in Amutxate cave (Aralar, Navarra-Spain). *Journal of Human Evolution*, 52, 1-15.
- Van Heteren A. H., MacLarnon A., Soligo C. & Rae T. C. 2016 : Functional morphology of the cave bear (*Ursus spelaeus*) mandible: a 3D geometric morphometric analysis. *Organisms Diversity & Evolution*, 16, 299-314.

NOTE

¹ Sont coauteurs de cet article Damien Becker, Gaël Comment, Olivier Maridet, Renaud Roch, Martine Rochat, Patrick Röschli & Rolf Stouder.

