



## Quaternaire

Revue de l'Association française pour l'étude du Quaternaire

vol. 21/3 | 2010  
Volume 21 Numéro 3

---

# Caractérisation du climat et de la biodiversité au Pléistocène moyen final, d'après les faunes de vertébrés de la grotte du Lazaret (Nice, France)

*Climatic and biodiversity characterization in the late middle pleistocene from the vertebrate fauna of Lazaret cave (Nice, France)*

Constance Hanquet, Patricia Valensi, Salvador Bailon, Emmanuel Desclaux, Khalid El Guennoui, Thierry Roger et Henry De Lumley



### Édition électronique

URL : <http://journals.openedition.org/quaternaire/5579>

DOI : 10.4000/quaternaire.5579

ISSN : 1965-0795

### Éditeur

Association française pour l'étude du quaternaire

### Édition imprimée

Date de publication : 1 septembre 2010

Pagination : 203-214

ISSN : 1142-2904

### Référence électronique

Constance Hanquet, Patricia Valensi, Salvador Bailon, Emmanuel Desclaux, Khalid El Guennoui, Thierry Roger et Henry De Lumley, « Caractérisation du climat et de la biodiversité au Pléistocène moyen final, d'après les faunes de vertébrés de la grotte du Lazaret (Nice, France) », *Quaternaire* [En ligne], vol. 21/3 | 2010, mis en ligne le 01 septembre 2010, consulté le 30 avril 2019. URL : <http://journals.openedition.org/quaternaire/5579> ; DOI : 10.4000/quaternaire.5579

# CARACTÉRISATION DU CLIMAT ET DE LA BIODIVERSITÉ AU PLÉISTOCÈNE MOYEN FINAL, D'APRÈS LES FAUNES DE VERTÉBRÉS DE LA GROTTTE DU LAZARET (NICE, FRANCE)

■  
Constance HANQUET <sup>1,2</sup>, Patricia VALENSI <sup>1</sup>, Salvador BAILON <sup>3</sup>,  
Emmanuel DESCLAUX <sup>1</sup>, Khalid El GUENNOUNI <sup>1</sup>, Thierry ROGER <sup>1</sup>  
& Henry DE LUMLEY <sup>4</sup>

## RÉSUMÉ

La grotte du Lazaret a livré de nombreuses industries acheuléennes, plusieurs restes d'anténéanderthaliens et de très nombreux restes de vertébrés (amphibiens, reptiles, oiseaux et mammifères) reflétant une importante richesse spécifique. Les différentes associations fauniques, ainsi que le degré d'évolution de certaines espèces, permettent d'attribuer les dépôts archéologiques au Pléistocène moyen final (MIS 6), en accord avec les datations radiométriques. L'étude interdisciplinaire des ensembles stratigraphiques CIII et CII supérieur a permis de reconstituer le cadre paléoclimatique et paléoenvironnemental, et de mettre en évidence une certaine variété de paysages continentaux liés à un climat relativement froid, toutefois tempéré par la position méridionale du site. La présence d'espèces de climat froid actuellement disparues du biome méditerranéen implique l'existence de conditions plus fraîches et plus humides qu'aujourd'hui. Des fluctuations sont cependant perceptibles tout au long de la séquence au travers des variations de faunes, au niveau spécifique et quantitatif, montrant une relative intensification du froid et une ouverture progressive du milieu entre les ensembles CII sup. et CIII. Le spectre faunique de la grotte du Lazaret fournit un reflet assez juste de la paléobiodiversité dans le Sud-Est de la France à la fin du Pléistocène moyen (MIS6).

**Mots-clés** : paléobiodiversité, Pléistocène moyen, paléoenvironnement, paléoclimat, Sud-Est de la France, grotte du Lazaret.

## ABSTRACT

### CLIMATIC AND BIODIVERSITY CHARACTERIZATION IN THE LATE MIDDLE PLEISTOCENE FROM THE VERTEBRATE FAUNA OF LAZARET CAVE (NICE, FRANCE)

The Lazaret cave has yielded numerous Acheulean lithic industries and some anteneanderthal remains, but also an abundant vertebrate fauna (amphibians, reptiles, birds and mammals) revealing an important specific richness. The various faunal associations, as well as the evolutionary stage of some species, indicate that the archaeological deposits (Complex C) date from the last glacial period of the Middle Pleistocene (MIS 6). The interdisciplinary study of fauna from subcomplexes CIII and CII sup. suggests a variety of continental landscapes linked to a relatively cold climate that was moderated by the southern position of the site. The presence of cold climate species no longer present in the region implies colder and more humid conditions than at present. Fluctuations are perceptible throughout the sequence, as indicated by variation in species abundance and species. A relative decrease in temperature and a gradual opening of the landscape occurred between subcomplexes CII sup. and CIII. The faunal spectrum of the Lazaret cave provides a relatively accurate reflection of the palaeobiodiversity of southern France at the end of the Middle Pleistocene (MIS 6).

**Keys-words**: palaeobiodiversity, Middle Pleistocene, Palaeoenvironment, Palaeoclimate, South East France, Lazaret cave.

## 1 - INTRODUCTION

La grotte du Lazaret (Nice, Alpes-Maritimes) est une vaste cavité creusée dans les calcaires jurassiques du Mont Boron, s'ouvrant à une altitude de 26 m au-dessus du niveau de la mer. La partie inférieure du remplissage de la grotte est constituée de dépôts marins correspondant à deux phases marines transgressives : le niveau inférieur (plage A), attribué au stade isotopique 9

(Lumley *et al.*, 2004), et le niveau supérieur (plage B), riche en coraux et en mollusques marins, daté d'environ 230 ka (Bahain, 1993 ; Michel & Yokoyama, 2001) et correspondant au stade isotopique 7. Ces dépôts marins sont surmontés d'un remplissage continental (complexe stratigraphique C), d'une épaisseur de 6 mètres, scellé par un plancher stalagmitique daté de 108 ka à 40 ka environ (Shen, 1985 ; données inédites Shen & Turpin *in* Michel *et al.*, 2009). Le complexe C est subdivisé en

<sup>1</sup> Laboratoire Départemental de Préhistoire du Lazaret, 33 bis bd Franck-Pilatte, F-06300 Nice.

Courriel : hanquet@lazaret.unice.fr, valensi@lazaret.unice.fr, khalid@lazaret.unice.fr, manu@lazaret.unice.fr, troger@lazaret.unice.fr.

<sup>2</sup> Université Montpellier III Paul-Valéry, UMR 5140 CNRS, Archéologie des Sociétés Méditerranéennes, 390 av. de Pérols, F-34970 Lattes.

<sup>3</sup> UMR 7194 - UMR 7209 du CNRS. Bâtiment d'Anatomie Comparée, 55, rue Buffon, CP 55, F-75005 Paris. Courriel : sbailon@mnhn.fr

<sup>4</sup> Institut de Paléontologie Humaine, 1 rue René-Panhard, 75013 Paris. Courriel : iph@mnhm.fr

trois ensembles C I (à la base), C II et C III (au sommet) correspondant aux niveaux archéologiques, compris entre 220 000 et 130 000 BP (Michel, 1995 ; Michel *et al.*, 2009) (fig. 1). Ce complexe C renferme une succession de sols d'occupations attribués à des *Homo erectus* européens (ou anténéanderthaliens) dont plusieurs ossements ont été mis au jour, ainsi que de très nombreux restes de faunes (vertébrés et invertébrés), et une industrie lithique riche en bifaces caractéristique de l'Acheuléen final. La richesse et la diversité de la faune mise au jour dans la grotte permettent de mettre en évidence des variations climatiques et environnementales tout au long de la séquence.

## 2 - MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'ensemble de la faune présentée dans cette étude provient des ensembles CIII et CII supérieur, dans lesquels 26 unités archéostratigraphiques (UA) ou niveaux d'occupations anthropiques ont été définies (fig. 1). La plupart des restes de grands mammifères et une partie des restes de lapins et d'oiseaux correspondent à des objets coordonnés sur le sol de fouille, tandis que la grande majorité des restes d'amphibiens, reptiles et micromammifères a été récoltée et triée après le lavage et le tamisage des sédiments (diamètre de la maille des tamis de 5 mm et 0,8 mm). La quantification des taxons

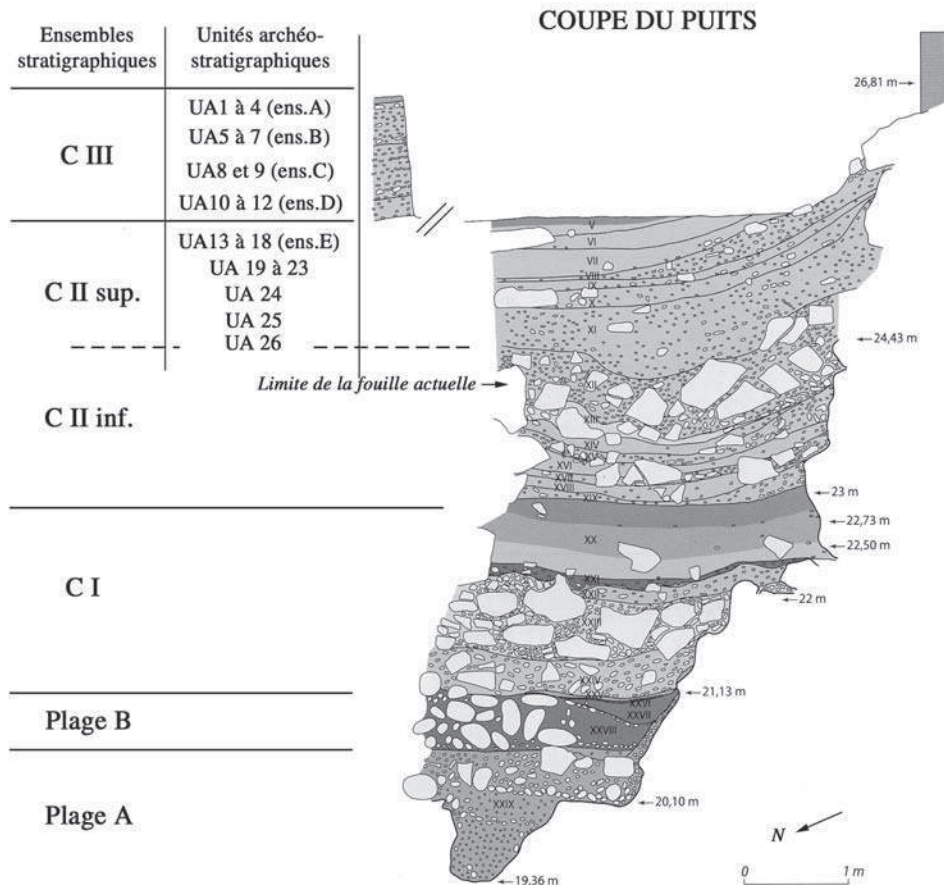
est effectuée en nombre de restes (NR) et en nombre minimal d'individus (NMI) par ensembles archéostratigraphiques A, B, C, D, E à partir du sommet du remplissage (Canals, 1993, *comm. pers.*), regroupant les unités archéostratigraphiques 1 à 18 (fig. 1).

Soulignons qu'une quantification plus fine par unités archéostratigraphiques a été effectuée par ailleurs (Bailon, 1991 ; Abbassi, 1999 ; El Guennoui, 2001 ; Roger, 2004 ; Valensi, 1994 ; Lumley *et al.*, 2004). Cependant pour les grands mammifères, il a été souligné que la meilleure quantification en NMI était obtenue en utilisant les ensembles archéostratigraphiques A à E (Valensi, 1994). Les résultats sont donc synthétisés ici en utilisant ces ensembles, mais restent similaires avec ceux obtenus par unité de quantification plus fine. Différentes méthodes de reconstitution des paléoclimats et paléoenvironnements ont été utilisées en fonction des différents groupes étudiés.

## 3 - LES VERTÉBRÉS DE LA GROTTÉ DU LAZARET

### 3.1 - LES AMPHIBIENS ET LES REPTILES

Les amphibiens sont représentés par 7 taxons tandis que les reptiles sont représentés par au moins 12 espèces (tab. I). Néanmoins, soulignons que la présence de



**Fig. 1 : Coupe stratigraphique à l'entrée de la grotte du Lazaret (puits) et localisation des unités archéostratigraphiques étudiées.**  
Fig. 1: Stratigraphical sequence of Lazaret cave entrance (well) and localization of the studied archaeostratigraphical units.

		Ensemble stratigraphique C III												Ensemble stratigraphique C II supérieur							
		A : UA 1-4		B : UA 5-7		C : UA 8-9		D : UA 10-12		E : UA 13-17		UA 24		UA 25		UA 26					
		NR	NMI	NR	NMI	NR	NMI	NR	NMI	NR	NMI	NR	NMI	NR	NMI	NR	NMI				
Urodela	<i>Triturus cf. alpestris</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	*	*	-	-	1	-				
Anura	<i>Pelobates cultripes</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	*	*	-	-	-	-	3	-				
	<i>Pelodytes punctatus</i>	10	5	12	6	14	6	17	5	59	19	*	*	5	2	82	-				
	<i>Bufo bufo</i>	145	22	85	16	81	11	81	14	151	19	*	*	22	5	444	-				
	<i>Bufo calamita</i>	93	27	74	19	69	14	64	17	106	19	*	*	22	6	306	-				
	<i>Rana (Pelophylax) sp.</i>	1	1	-	-	-	-	2	1	-	-	*	*	-	-	161	-				
	<i>Rana temporaria</i>	54	17	61	14	61	12	60	11	92	15	*	*	28	6	92	-				
Lacertilia	cf. <i>Podarcis</i> + Lacertidae ind.	7	-	12	-	6	-	11	-	38	-	*	*	10	-	107	-				
	<i>Lacerta cf. lepida</i>	11	-	4	-	-	-	2	-	-	-	*	*	-	-	-	-				
	<i>Lacerta cf. viridis</i>	1	-	-	-	1	-	-	-	2	-	*	*	-	-	29	-				
	<i>Anguis fragilis</i>	1	-	3	-	5	-	7	-	20	-	*	*	1	-	40	-				
Serpentes	Colubridae ind.	-	-	2	-	1	-	2	-	14	-	*	*	-	-	78	-				
	<i>Coronella cf. austriaca</i>	-	-	1	-	1	-	1	-	3	-	*	*	2	-	-	-				
	<i>Coronella cf. girondica</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	3	-	*	*	-	-	-	-				
	<i>Elaphe</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	*	*	2	-	-	-				
	<i>Elaphe cf. scalaris</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	*	*	-	-	-	-				
	<i>Coluber viridiflavus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	*	*	-	-	-	-				
	cf. <i>Malpolon</i>	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	*	-	-	-	-				
	<i>Natrix</i>	-	-	1	-	-	-	1	-	-	-	*	*	-	-	2	-				
	<i>Vipera (V. aspis + V. cf. ursinii)</i>	64	-	55	-	66	-	74	-	199	-	*	*	43	-	388	-				
Carnivora	<i>Canis lupus</i>	165	7	123	4	103	4	100	4	56	6	*	*	13	2	*	*				
	<i>Vulpes vulpes</i>	64	3	33	5	42	3	15	3	5	2	*	*	1	1	*	*				
	<i>Panthera (Leo) spelaea</i>	-	-	2	1	-	-	3	1	2	1	*	*	-	-	*	*				
	<i>Panthera pardus</i>	28	2	15	2	17	1	16	1	9	1	*	*	-	-	*	*				
	<i>Lynx spelaea</i>	38	2	32	3	30	2	38	2	18	2	*	*	3	1	*	*				
	<i>Felis silvestris</i>	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	*	*	2	1	*	*				
	<i>Ursus spelaeus</i>	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	*	*	-	-	*	*				
	<i>Ursus arctos</i>	4	1	3	1	5	1	6	1	1	1	*	*	3	1	*	*				
	<i>Meles meles</i>	5	1	4	2	2	1	3	1	1	1	*	*	-	-	*	*				
Artiodactyla	<i>Cervus elaphus</i>	1385	21	1081	15	1183	19	1228	22	725	22	*	*	1069	23	*	*				
	<i>Dama dama</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	*	*	-	-	*	*				
	<i>Rangifer tarandus</i>	9	1	1	1	4	2	1	1	-	-	*	*	-	-	*	*				
	<i>Capreolus capreolus</i>	6	1	5	1	6	1	6	1	5	2	*	*	33	1	*	*				
	<i>Megaloceros giganteus</i>	2	1	1	1	2	1	2	1	3	1	*	*	-	-	*	*				
	<i>Capra ibex</i>	366	8	268	10	297	11	230	5	91	5	*	*	109	6	*	*				
	<i>Bos primigenius</i>	-	-	1	1	1	1	-	-	6	2	*	*	49	3	*	*				
	<i>Bison priscus</i>	1	1	-	-	1	1	1	1	1	1	*	*	-	-	*	*				
	<i>Bos/Bison</i>	24	(+1)	14	(+2)	30	(+1)	18	-	45	-	*	*	-	-	*	*				
	<i>Rupicapra rupicapra</i>	2	1	5	2	2	1	5	2	3	1	*	*	2	1	*	*				
Perissodactyla	<i>Stephanorhinus hemitoechus</i>	8	1	1	1	2	1	3	1	2	1	*	*	-	-	*	*				
	<i>Coelodonta antiquitatis</i>	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	*	*	-	-	*	*				
	<i>Equus caballus cf. taubachensis</i>	20	2	18	2	11	1	18	2	6	1	*	*	-	-	*	*				
Proboscidea	<i>Palaeoloxodon antiquus</i>	-	-	-	-	1	1	1	1	-	-	*	*	2	1	*	*				
Insectivora	<i>Talpa europaea</i>	-	17	-	16	-	19	-	17	-	44	-	3	-	4	-	14				
	<i>Erinaceus cf. davidi</i>	-	-	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-				
	<i>Crocidura sp.</i>	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-				
	<i>Sorex minutus</i>	-	-	-	1	-	1	-	-	-	1	-	2	-	3	-	5				
	<i>Sorex gr. araneus/coronatus</i>	-	1	-	1	-	1	-	2	-	1	-	1	-	3	-	7				
	<i>Neomys gr. fodiens/anomalus</i>	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-				
Chiroptera	<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1				
	<i>Rhinolophus hipposideros</i>	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-				
	<i>Miniopterus schreibersii</i>	-	1	-	-	-	1	-	2	-	1	-	-	-	-	-	-				
	<i>Nyctalus lasiopterus</i>	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-				
	<i>Myotis gr. myotis/blythi</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	-	3				
	<i>Myotis nattereri</i>	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-				
	<i>Barbastella barbastellus</i>	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-				
	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-				
Rodentia	<i>Eliomys quercinus</i>	-	1	-	10	-	14	-	10	-	18	-	1	-	2	-	5				
	<i>Glis glis</i>	-	2	-	2	-	-	-	-	-	5	-	-	-	2	-	6				
	<i>Muscardinus avellanarius</i>	-	2	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1	-	-				
	<i>Cricetus cricetus</i>	-	6	-	2	-	1	-	1	-	2	-	-	-	1	-	-				
	<i>Apodemus sylvaticus</i>	-	82	-	138	-	92	-	125	-	213	-	13	-	42	-	135				
	<i>Microtus agrestis</i>	-	228	-	350	-	298	-	459	-	438	-	57	-	61	-	169				
	<i>Microtus arvalis</i>	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	16	-	1	-	56				
	<i>Microtus (Iberomys) brecciensis</i>	-	2	-	1	-	4	-	4	-	-	-	-	-	-	-	1				
	<i>Microtus (Terricola) multiplex</i>	-	14	-	12	-	24	-	23	-	45	-	5	-	2	-	12				
	<i>Arvicola cantiana</i>	-	65	-	82	-	79	-	82	-	68	-	5	-	6	-	20				
	<i>Pliomys boronensis</i>	-	12	-	17	-	17	-	18	-	14	-	9	-	6	-	35				
	<i>Pliomys lenki</i>	-	-	-	5	-	3	-	5	-	2	-	1	-	-	-	-				
	<i>Marmota marmota</i>	-	8	-	4	-	3	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-				
Lagomorpha	<i>Oryctolagus cuniculus</i>	3702	92	3037	70	2763	58	3332	58	11939	273	596	16	942	25	10560	155				

Tab. 1 : Liste taxonomique des mammifères, amphibiens et reptiles de la grotte du Lazaret. Répartition par ensembles et unités archéostratigraphiques (UA) (\* : études en cours).

Tab. 1: Taxonomic list of Mammals, Amphibians and Reptiles of Lazaret cave. Distribution by archaeostratigraphical complexes and units (UA)(\* : ongoing studies).



*Malpolon monspessulanus* dans les couches du Pléistocène moyen de la grotte du Lazaret reste à confirmer (2 vertèbres dans les UA3 et UA4). En fait, cette espèce est bien représentée dans les couches remaniées, plus récentes, et sa présence dans les niveaux supérieurs de l'ensemble CIII pourrait correspondre à une contamination.

Parmi les taxons représentés, *B. bufo* (680 restes), *R. temporaria* (753 restes) et les représentants du genre *Vipera* (659 restes) constituent environ 50 % du nombre total de restes (fig. 2). Il s'agit de trois taxons à large distribution européenne dont la présence en région méditerranéenne se fait principalement à la faveur des biotopes frais et humides, tels que les zones de montagne et les vallées (Geniez & Cheylan, 1987). Par contre, les taxons à caractère méditerranéen, tels que *T. cf. lepidus*, cf. *M. monspessulanus*, *C. cf. girondica*, *H. viridiflavus* ou *R. cf. scalaris*, ne sont représentés que par un très faible pourcentage (environ 1 % du nombre total de restes).

### 3.2 - LES OISEAUX

L'avifaune est très riche avec plus de 30 000 restes déterminés appartenant à au moins 130 espèces. Parmi ces restes, 93 % sont attribuées aux 6 espèces suivantes : *Columba livia*, le pigeon biset (65 %), *Pyrhacorax*

*graculus*, le chocard à bec jaune (18 %), *Pyrhacorax pyrhoracorax*, le crave à bec rouge (5 %), *Coturnix coturnix*, la caille des blés et *Corvus monedula*, le choucas des tours (2 % chacune), et *Alectoris graeca*, la perdrix bartavelle (1 %). Les autres restes d'oiseaux (7 %) sont attribués aux 124 autres espèces. Une liste plus complète des espèces déterminées au Lazaret peut être trouvée dans les travaux antérieurs (Roger, 2004 ; Vilette, 1993 ; Mourer-Chauviré, 1975).

L'avifaune des complexes CIII et CII supérieur se caractérise par la présence de la perdrix *Perdix palaeoperdix*, signalée exclusivement au Pléistocène moyen (Mourer-Chauviré, 1975), et du chocard à bec jaune, *Pyrhacorax graculus cf. vetus*. *Perdix palaeoperdix* se distingue de *Perdix perdix*, la perdrix grise actuelle, par des dimensions nettement inférieures des os longs. Les mensurations des restes de chocard à bec jaune permet de rapprocher ces restes de la sous-espèce *Pyrhacorax graculus vetus*, forme de petite taille caractéristique du Pléistocène moyen (Mourer-Chauviré, 1975 ; Roger, 2004).

La présence dans les ensembles A et C du gypaète barbu – espèce nicheuse dans les Alpes, disparue à la fin du XIX<sup>e</sup> siècle et réintroduite dans la région à la fin des années 1980 – est remarquable (fig. 3).

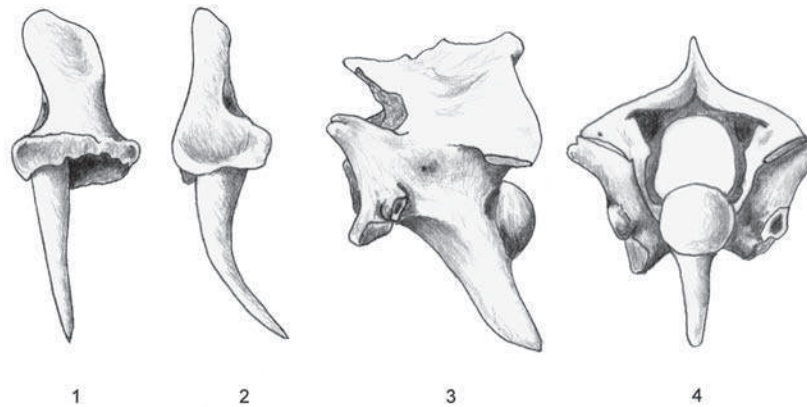


Fig. 2: *Vipera aspis*.

1-2: maxillaire gauche, vues distale et latérale; 3-4 : vertèbre troncale antérieure, vues latérale gauche et postérieure.

Fig. 2: *Vipera aspis*. 1-2: left maxillar, distal and lateral views; 3-4: anterior troncal vertebra, left lateral and posterior views.

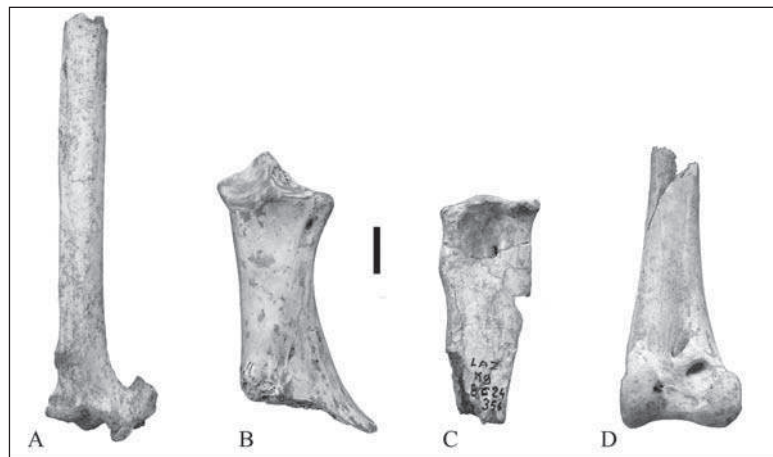


Fig. 3: *Gypaetus barbatus* (Gypaète barbu) de la grotte du Lazaret.

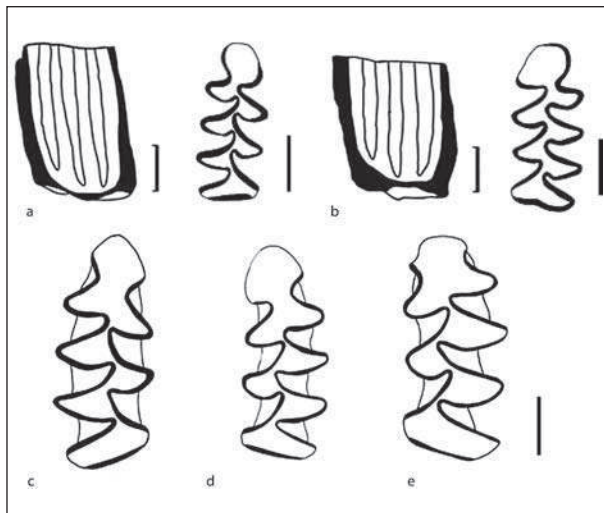
L'échelle représente 1 cm. A: Carpométacarpe gauche; B: Coracoïde gauche; C: Tarsométatarse droit; D: Tibiotarse droit.

Fig. 3: *Gypaetus barbatus* (Bearded Vulture) from Lazaret cave. Scale = 1 cm.

A: Left carpometacarpus; B: Left coracoideum; C: Right tarsometatarsus; D: Right Tibiotarsus.

### 3.3 - LES MICROMAMMIFÈRES

Trente-cinq espèces de rongeurs, insectivores et chiroptères ont été identifiées (Jullien, 1965 ; Chaline, 1969 ; Jullien & Pillard, 1969a ; Valensi & Abbassi, 1998 ; Abbassi, 1999 ; Lumley *et al.*, 2004) (tab. 1). Les communautés de micromammifères représentées sont typiques des associations de faune du Pléistocène moyen (Abbassi *et al.*, 1998 ; Desclaux *et al.*, 2000). Parmi les espèces identifiées, certaines présentent un intérêt biostratigraphique particulier (fig. 4). La morphologie dentaire du lérot du Lazaret présente des caractères proches de la forme archaïque *Eliomys quercinus helleri* Janossy, 1962 (présence d'un mésoconide et d'un mésolophide sur certaines P<sub>4</sub>), largement répandue en Europe occidentale au Pléistocène moyen. Le rat taupier *Arvicola* est représenté au Lazaret par deux morphotypes différenciés par leurs dimensions et la morphologie de la boucle antérieure : *Arvicola* morphotype *cantianus/sapidus* et *Arvicola* morphotype *cantianus/terrestris* (Abbassi & Desclaux, 1996). Les études menées sur l'indice d'épaisseur de l'émail d'*Arvicola* (ou SDQ selon la nomenclature définie par Heinrich, 1978) au Quaternaire



**Fig. 4 : Arvicolidés de la grotte du Lazaret.**

a-b : *Pliomys boronensis* (vues latérale et occlusale) ; c-e : *Arvicola cantiana* gr. *terrestris/sapidus*. Echelle 1 mm.

Fig. 4: Arvicolids from Lazaret cave. a-b : *Pliomys boronensis* (lateral and occlusal views) ; c- : *Arvicola cantiana* gr. *terrestris/sapidus*. Scale 1 mm.

en Europe méditerranéenne (Abbassi *et al.*, 1998 ; Desclaux *et al.*, 2000) permettent de replacer les individus des ensembles C III et C II au sein des communautés du Pléistocène moyen final (N= 55, SDQ = 108.2). Enfin, la présence de *Pliomys boronensis*, Abbassi, 1999, espèce endémique apparentée à *Pliomys episcopalis*, taxon archaïque disparaissant au début du Pléistocène moyen en Europe occidentale, témoigne du rôle de « zone-refuge » qu'a pu tenir la région à cette époque.

### 3.4 - LES LAGOMORPHES

Le site du Lazaret a livré un nombre très important de restes de lagomorphes attribués à *Oryctolagus cuniculus*

(tab. 1). Plusieurs travaux ont été effectués sur les lapins de la grotte : Jullien (1965), Jullien & Pillard (1969b), Patou (1984) et El Guennoui (2001). Son abondance est constante tout au long du remplissage.

### 3.5 - LES GRANDS MAMMIFÈRES

Les grands mammifères sont représentés par 9 taxons attribués aux carnivores et 13 aux ongulés (tab. 1). L'association faunique ainsi que le degré d'évolution de certaines espèces (le loup *Canis lupus*, l'ours des cavernes *Ursus spelaeus* archaïque, le cheval *Equus caballus* cf. *taubachensis*, le bouquetin *Capra ibex*) caractérise la dernière période glaciaire de la fin du Pléistocène moyen (MIS 6). Par exemple, le loup, par ses dimensions dentaires, s'intègre bien parmi d'autres populations de la fin du Pléistocène moyen et du début du Pléistocène supérieur (Valensi, 1994 ; Valensi *in* Lumley *et al.*, 2004) comme celles des Abîmes de la Fage (Noailles, Corrèze) (Martin, 1975), Santenay (Côte d'Or) (Argant, 1991) et l'Observatoire (Monaco) (Cardoso, 1993). Autre exemple : le bouquetin, dont l'examen morphologique des chevilles osseuses, des dents et des éléments osseux permet de rapporter cet animal à la population alpine. Sur la P3 inférieure, le métaconide oblique vers l'arrière et qui ne se développe pas en colonnette caractérisent les *Capra ibex* du Pléistocène moyen (Crégut-Bonnoure, 1995 ; Crégut-Bonnoure & Guérin, 1996) (fig. 5).

Deux espèces prédominent dans l'assemblage : le cerf (70 % en NR, 40 % en NMI) et le bouquetin (20 % à 30 % en NR et 15 % environ en NMI). Contrairement aux carnivores qui sont essentiellement des animaux intrusifs, les ongulés reflètent ici le bestiaire des hommes préhistoriques (Valensi, 2000).



**Fig. 5 : *Capra ibex*. P3 inférieure droite, vue linguale.**

Fig. 5: *Capra ibex*. Right lower P3, lingual view.

## 4 - RECONSTITUTIONS CLIMATIQUES ET ENVIRONNEMENTALES

### 4.1 - AMPHIBIENS/REPTILES

Les taxons et leurs proportions relatives suggèrent qu'au cours de la fin du Pléistocène moyen, le climat de la région était globalement plus frais et plus humide que l'actuel, et très probablement comparable à celui existant actuellement dans l'arrière pays, dans les contreforts des Alpes du Sud (à partir de 700 m d'altitude environ). Le caractère frais du climat se voit renforcé par la présence de taxons à caractère montagnard dans la région (*T. cf. alpestris* et *V. ursinii*). La distribution des espèces d'amphibiens et reptiles reste assez homogène tout au long de la séquence stratigraphique étudiée, indiquant une relative homogénéité climatique. Cependant, quelques fluctuations mineures (légers réchauffements) peuvent être suggérées dans la partie supérieure de l'ensemble C III (si la présence de *M. monspessulanus* et de *T. lepida* est confirmée) ainsi que dans les sols étudiés de l'ensemble C II, dont on observe une plus grande abondance de lacertidés et la présence d'*H. viridiflavus* et peut être de *R. scalaris*. Cet ensemble de taxons indique l'existence d'un paysage mixte : zones humides

(prairies ou bois), favorables au crapaud commun, à la grenouille rousse et à l'orvet; des zones ensoleillées, mais avec un couvert végétal suffisant (garrigue ou lisière de bois) pour permettre le refuge de la vipère aspic, très abondante dans le gisement, et présence de sols meubles (dunes littorales ou arènes sableuses) où pouvaient se trouver le crapaud calamite et le pélogyte ponctué.

### 4.2 - OISEAUX

Dans le remplissage des ensembles C III et C II sup., des espèces sédentaires vivant dans les régions froides (« espèces indicatrices » selon Vilette, 1983, p. 62) sont présentes : *Aegolius funereus* (la chouette de Tengmalm) dans les ensembles A, B, C, D et E; *Bubo scandiaca* (la chouette Harfang) dans les ensembles B, D et E; *Tetrao tetrix* (le tétras lyre) dans l'ensemble A; *Loxia pytyopsittacus* (le bec-croisé perroquet) dans les ensembles A et B.

Les différentes espèces d'oiseaux, regroupées en catégories climato-écologiques définies d'après Vilette (1983), montrent une prédominance des espèces d'environnements ouverts froids, des espèces d'environnements ouverts tempérés ainsi que des espèces de rochers et de montagne (fig. 6A, B & C). La fermeture du milieu

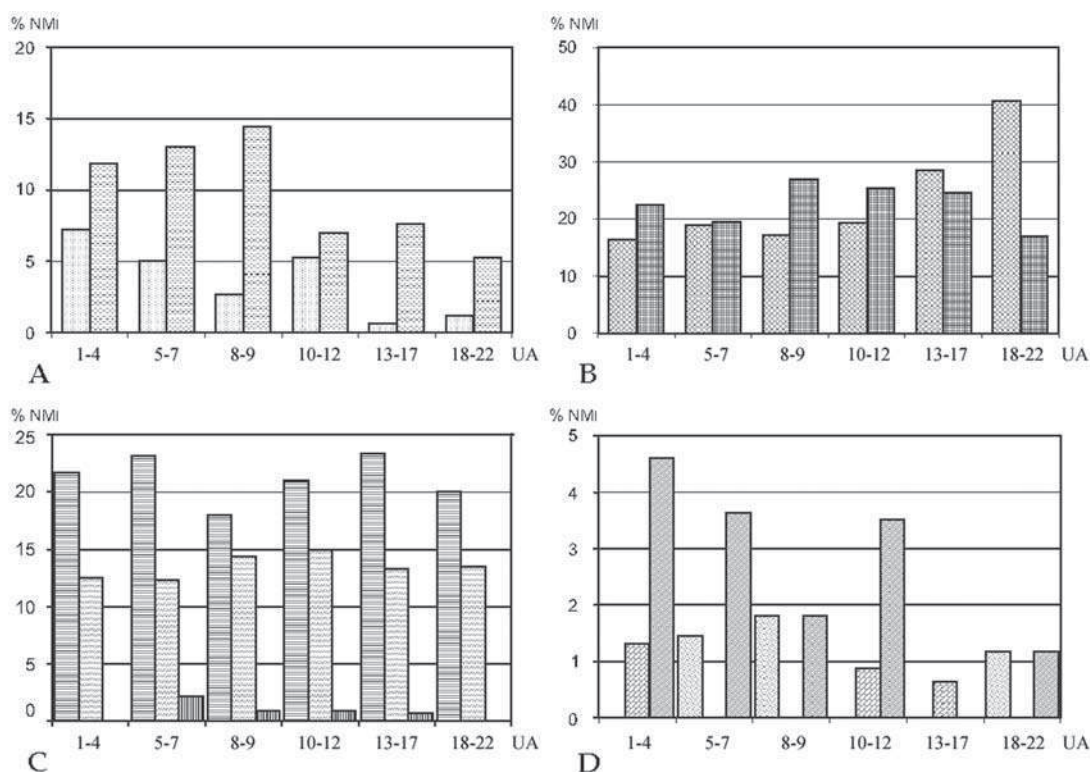


Fig. 6: Climatogrammes à partir des oiseaux (catégories climato-écologiques d'après Vilette, 1983).

A: forêt boréale forêt tempérée  
 B: espaces découverts froids espaces découverts tempérés  
 C: espèces de rochers et montagnes espèces xéromontanes espèces méditerranéennes  
 D: mer bord d'eau eau froide

Fig. 6: Climatograms (climato-ecological categories after Vilette, 1983).

A: boreal forest temperate forest  
 B: cold open habitat temperate open habitat  
 C: rocks and mountains xeromontan species mediterranean species  
 D: sea shore water's edge cold water



entre les complexes CII et CIII est remarquable (fig. 6A & B). Les espèces typiquement méditerranéennes sont très faiblement représentées voire absentes (fig. 6C). Les espèces aquatiques sont très faiblement représentées tout au long du remplissage mais sont légèrement plus abondantes dans l'ensemble CIII que dans l'ensemble CII (fig. 6D).

En résumé, d'après les oiseaux, l'environnement est ouvert sous climat tempéré à tendance méditerranéenne, plus frais que l'actuel. Néanmoins, une fermeture du milieu est notée de l'ensemble CII sup. à l'ensemble CIII.

#### 4.3 - MICROMAMMIFÈRES

Les associations de micromammifères sont relativement homogènes sur l'ensemble des niveaux. L'analyse des proportions relatives des rongeurs montre, sur tous les niveaux, la prédominance d'espaces ouverts humides entrecoupés de zones boisées (fig. 7), due à la forte représentation du campagnol agreste (*Microtus agrestis*) et du mulot (*Apodemus sylvaticus*). Cependant, à la base de l'ensemble C II sup. (unités 24 à 26) les espèces à cachet méditerranéen, comme le campagnol méditerranéen (*M. (I.) brecciensis*), associé au grand rhinolophe (*R. ferrumequinum*) ainsi qu'à certaines crocidures (*Crocidura russula/leucodon*), sont un peu plus abondantes et une légère augmentation de l'aridité est perceptible. Toutefois la présence d'espèces de nos jours disparues du biome méditerranéen (*Cricetus cricetus*, *Sorex araneus/coronatus*) indique des températures plus fraîches qu'actuellement dans la région de Nice. Les niveaux supérieurs (CIII) évoquent un cachet plus continental, froid et humide avec la présence de la marmotte

(*Marmota marmota*), du campagnol des hauteurs (*Microtus gregalis*) et du hamster (*Cricetus cricetus*). La situation méridionale du site tempère néanmoins ce caractère continental, et l'on note encore dans ces niveaux la présence de rongeurs thermophiles. Les résultats d'autres méthodes, comme l'analyse de la diversité spécifique (indices taxonomiques d'habitat), concordent avec ceux obtenus par l'analyse des proportions relatives de rongeurs (Lumley *et al.*, 2004).

#### 4.4 - LAGOMORPHES

Les lapins du Pléistocène moyen et supérieur montrent une grande variation de taille, certainement liée aux variations du climat. La corrélation entre la taille des lapins et certains paramètres climatiques, quantifiés à partir de la méthode de Griggo (1996), a été évaluée par des méthodes statistiques diverses telles que les analyses factorielles ou les régressions simples ou multiples (El Guennouni, 2001). La totalité de ces méthodes montre une très forte corrélation, négative, entre la variation de la taille des lapins et les précipitations annuelles : la taille des lapins diminue avec l'augmentation du taux des précipitations (fig. 8). D'après cette méthode, la taille atteinte par les lapins du Lazaret serait en relation avec un climat plus sec que l'actuel, avec des précipitations moyennes annuelles aux alentours de 690 mm (précipitations moyennes actuelles à Nice = 820 mm).

#### 4.5 - LES GRANDS MAMMIFÈRES

Globalement, l'association faunique de grands mammifères de la grotte du Lazaret présente un cachet tempéré. Les espèces thermophiles sont en effet largement repré-

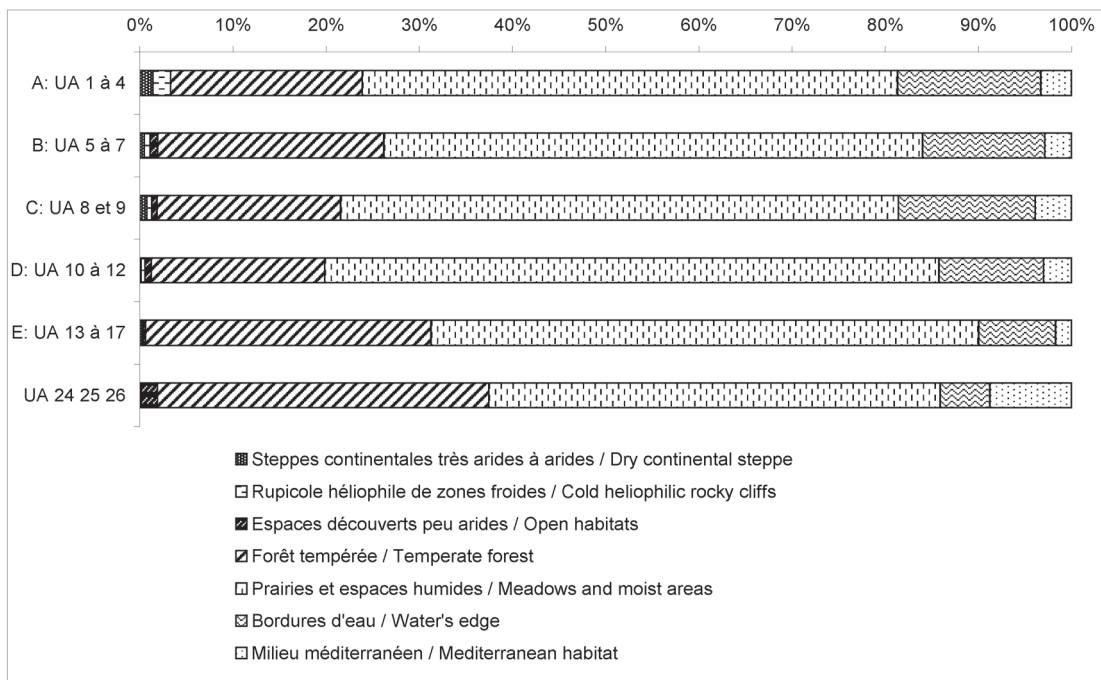
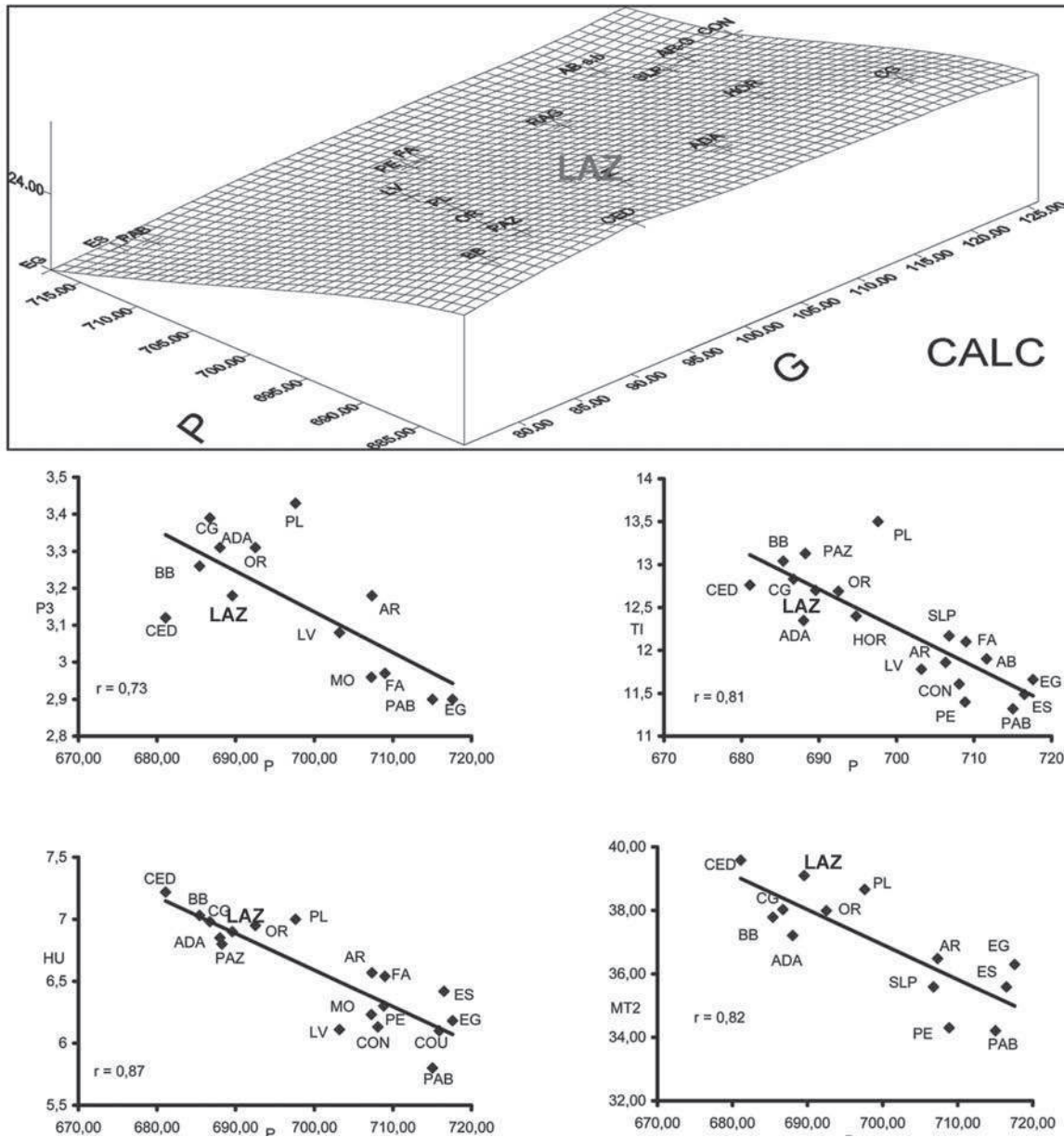


Fig. 7: Climatogrammes obtenus à partir des affinités climato-écologiques des rongeurs de la grotte du Lazaret.  
Fig. 7: Climatograms established from climato-ecological affinities of rodents in Lazaret cave.





**Fig. 8 :** Plan de régression multiple représentant des mesures biométriques d'ossements en fonction des indices de précipitations annuelles (P) et du nombre de jours de gel par an (G).

La mesure prise en considération est la longueur totale du calcaneum. AR: Arago; TA: Terra-Amata; OR: Orgnac3; BB: Baume Bonne; LV: Lunel Viel; FA: Fage; GAV: Gavaudun; PAZ: Pech de l'Azé; LZ: Lazaret; CED: Cèdres; ADA: Adaouste; PL: Pié Lombard; CG: Combe Grenal; HOR: Hortus; SLP: Salpêtre de Pompignan; AB (s.b): Arbreda; COU: la Gare de Couze; ZAF: Zafarraya; PAB: Pont d'Ambon; MO: Morin; RAG: Bois Ragot; EG: El Gay; PE: Pas Estret (salle terminale); ES: Esperit; CON: Conques 3.

*Fig. 8: Multiple regression plan representing bones biometric measurements according to annual precipitations index (P) and number of frost days a year (G). Considering measurements is the total length of calcaneum. AR: Arago; TA: Terra-Amata; OR: Orgnac3; BB: Baume Bonne; LV: Lunel Viel; FA: Fage; GAV: Gavaudun; PAZ: Pech de l'Azé; LZ: Lazaret; CED: Cèdres; ADA: Adaouste; PL: Pié Lombard; CG: Combe Grenal; HOR: Hortus; SLP: Salpêtre de Pompignan; AB (s.b): Arbreda; COU: la Gare de Couze; ZAF: Zafarraya; PAB: Pont d'Ambon; MO: Morin; RAG: Bois Ragot; EG: El Gay; PE: Pas Estret (salle terminale); ES: Esperit; CON: Conques 3.*

sentées : très importante population de cerfs et présence de chevreuils, aurochs, daims et éléphants antiques. Le caractère plus frais du climat n'est souligné que par la présence sporadique de quelques taxons arctiques (*Coelodonta antiquitatis*, *Rangifer tarandus*) mais aussi par la forte taille du renard roux se situant entre les formes actuelles allemandes et polonaises et celles de Scandinavie (Valensi, 1994), et par la présence de *Cervus elaphus* de grande taille, aux dents morphologiquement complexes caractérisant des populations de climat frais (Valensi *et al.*, 2004).

L'abondance des espèces thermophiles au cours de la période glaciaire du MIS6 est une des caractéristiques des sites paléolithiques de la région (Valensi & Psathi, 2004). Plusieurs auteurs ont déjà souligné les spécificités structurales et climatiques de l'Europe méditerranéenne et leurs conséquences sur les distributions des communautés animales au cours du Quaternaire (Agustí & Moyá-Solá, 1992; Turner, 1995; Bonifay & Brugal, 1996; Cuenca-Bescós *et al.*, 2005; Sommer & Nadaschowski, 2006; Cuenca-Bescós *et al.*, 2009). La forte

représentation des espèces thermophiles s'explique par le fait qu'en période glaciaire, ces taxons viennent se réfugier en Europe méditerranéenne, créant ainsi d'importants réservoirs de faunes qui se redéplacent vers le Nord lors de phases climatiques plus clémentes.

Les grands mammifères concourent à définir différents domaines bioclimatiques pouvant être représentés sous forme d'un climatogramme : domaine arctique, montagnard, steppique, de prairie et domaine forestier thermophile (fig. 9). Ce dernier restant ainsi le mieux représenté, du fait de la position géographique du site. Le climat apparaît dans l'ensemble plus frais que le climat actuel, et notamment dans certains niveaux de l'ensemble stratigraphique C III (ensembles B et C).

#### 4.5 - ANALYSE DE LA DIVERSITÉ

Afin d'appréhender l'évolution de la structure des différentes communautés animales, l'un des indices de diversité les plus fréquemment usité en écologie, l'indice de Shannon, a été calculé pour chacun des groupes de vertébrés étudiés (fig. 10). Il se calcule de la façon suivante :

$$H = - \sum \frac{ni}{N} \times \log_2 \frac{ni}{N}, \text{ avec } ni : \text{ nombre d'individus}$$

de l'espèce i, et N : nombre total d'individus.

L'indice de diversité, calculé sur les ongulés, est particulièrement faible et homogène et traduit la dominance du cerf tout au long de la séquence stratigraphique. Ceci implique que les données paléoenvironnementales et paléoécologiques pourraient être en partie biaisées par le choix humain.

Pour les rongeurs, l'indice est faible du fait de la dominance de *M. agrestis* (prairies et espaces humides) et d'*A. sylvaticus* (milieu forestier tempéré). D'après les analyses taphonomiques effectuées, il semble que cette dominance ne soit pas induite par des biais de prédation (Desclaux, *in* Lumley *et al.*, 2004).

Chez les oiseaux, malgré l'abondance du pigeon biset dans l'ensemble des couches, l'indice de diversité est nettement plus élevé que celui des autres groupes de vertébrés, du fait de la richesse spécifique. Il augmente graduellement vers les couches supérieures : minimal en C II sup. (H=3,28) et maximal dans l'ensemble B (H=4,75) où la richesse spécifique est la plus abondante.

Les valeurs de l'indice de diversité obtenues pour les amphibiens et reptiles sont faibles et restent assez stable le long de la séquence stratigraphique. Elles traduisent la forte représentation de certains taxons (*B. bufo*, *B. calamita* et *R. temporaria* pour les amphibiens et *Vipera* pour les reptiles), très probablement liée aux facteurs climatiques.

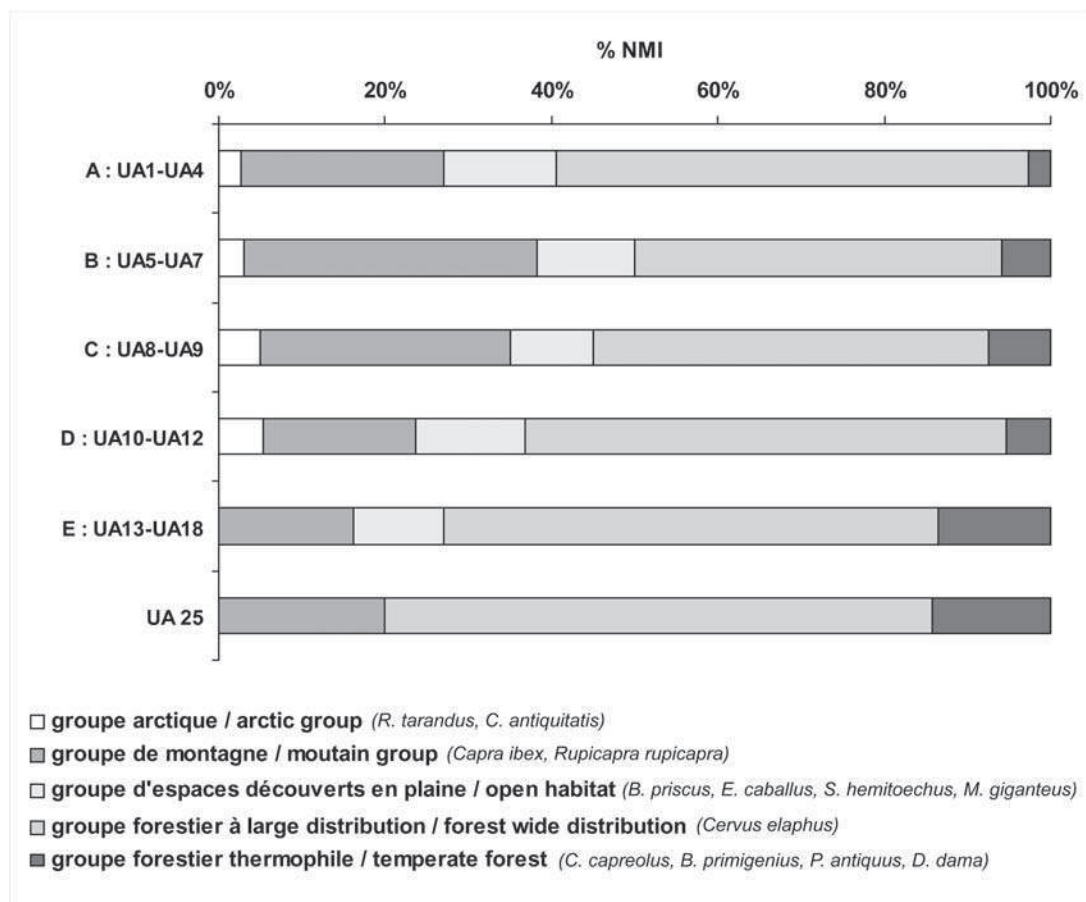


Fig. 9 : Climatogrammes obtenus à partir des affinités climato-écologiques des grands mammifères de la grotte du Lazaret.  
 Fig. 9: Climatograms established from climato-ecological affinities of large mammals in Lazaret cave.

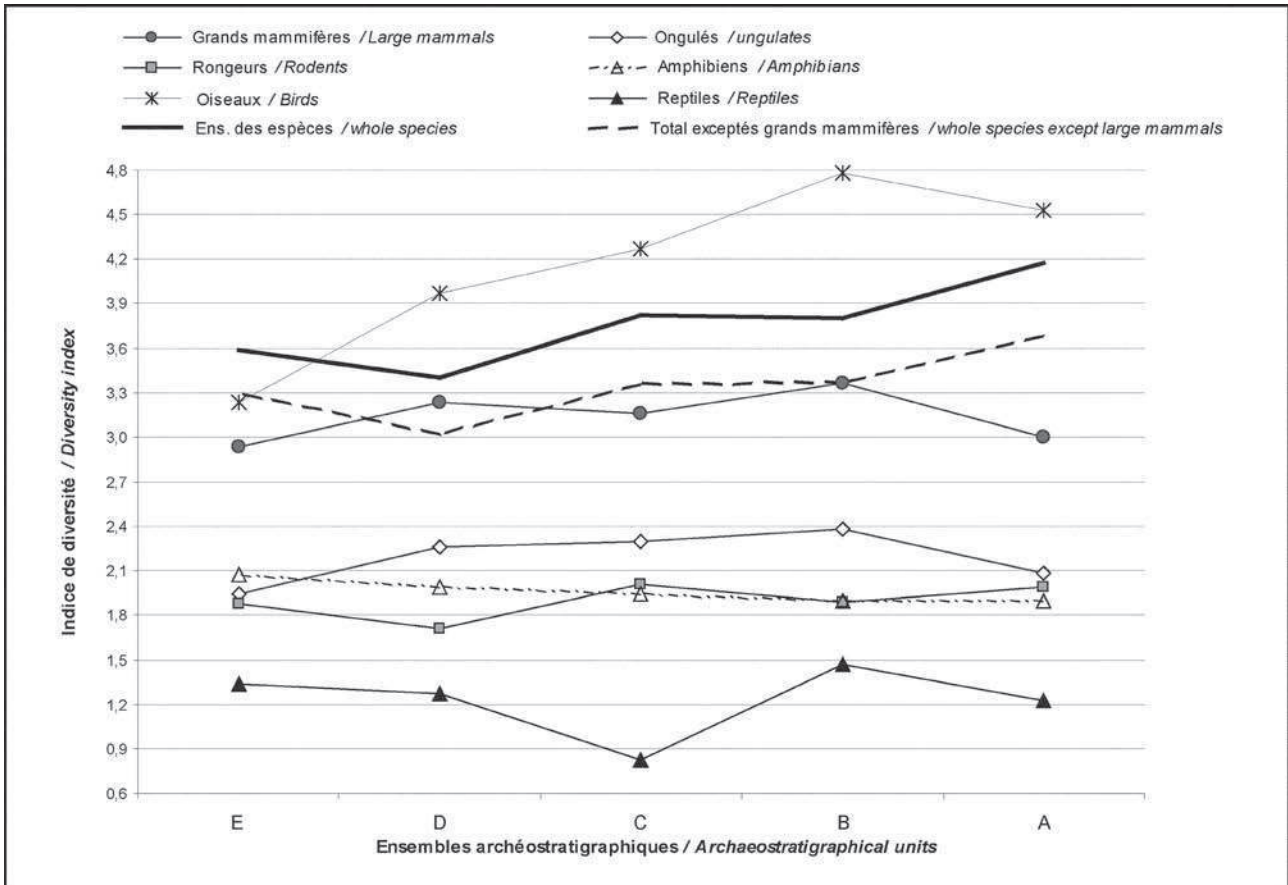


Fig. 10 : Indice de diversité de Shannon ( $-\sum[(ni/N)\log_2(ni/N)]$ ) calculé à partir des différents groupes taxinomiques par ensembles archéostratigraphiques.

Fig. 10: Shannon diversity index ( $-\sum[(ni/N)\log_2(ni/N)]$ ) calculated from different taxonomical categories per archaeostratigraphical complexes.

## 5 - DISCUSSION

Environ 206 taxons de vertébrés (amphibiens, reptiles, oiseaux et mammifères) ont été déterminés dans les sédiments d'origine continentale de la grotte du Lazaret (ensembles C III et C II sup.). La présence de certaines associations fauniques de mammifères, ainsi que l'état évolutif de quelques espèces, permettent d'inférer un âge Pléistocène moyen final (MIS 6) à l'ensemble des couches étudiées, en concordance avec les datations radiométriques connues.

L'ensemble de la faune des vertébrés de la grotte du Lazaret est caractérisé d'une part, par la prédominance de taxons à large distribution européenne et par la rareté de taxons méditerranéens et d'autre part, la présence de taxons à caractère montagnard et de taxons à distribution actuelle arctique. Notons que pour une partie des taxons à large distribution en Europe, leur présence en région méditerranéenne actuelle se fait à la faveur des biotopes les plus frais. Ces considérations bioclimatiques et chronologiques, tout comme la relative homogénéité de la distribution des taxons, nous permettent d'avancer l'existence d'un climat plus froid que l'actuel, dans l'ensemble des dépôts continentaux étudiés dans ce travail. Certains groupes de vertébrés (amphibiens, reptiles et

micromammifères) indiquent également un climat humide (probablement plus humide que l'actuel), exception faite des lapins.

Dans ce contexte général, climat plus frais et plus humide que l'actuel, l'ensemble C II sup. semble correspondre à une période plus tempérée que l'ensemble sus-jacent C III. On note en effet en C II sup., la présence ou une meilleure représentation de taxons thermophiles à caractère méditerranéen (cas des reptiles et des mammifères en général).

La présence d'espèces tempérées est la conséquence du retrait de celles-ci au cours des périodes glaciaires, vers les régions méridionales, qui ont constitué des zones refuges et favorisé la colonisation postérieure vers le Nord lors d'un retour à des conditions climatiques plus favorables.

La grande variété de biotopes représentés indique donc un paysage en mosaïque à proximité de la grotte avec une prédominance des espaces ouverts, plus ou moins entrecoupés par des zones boisées et rocheuses.

La biodiversité de l'ensemble des vertébrés, estimée par l'indice de Shannon, est relativement élevée. Cependant, elle est fortement biaisée par l'indice élevé obtenu pour les oiseaux, tandis que chez les amphibiens, reptiles et mammifères, elle est relativement faible, très proba-



blement comme conséquence des conditions climatiques (climat plus froid) et environnementale (prédominance des espaces ouverts humides) (cas des amphibiens, reptiles et micromammifères) et de la pression anthropique exercée principalement sur les grands mammifères.

## 6 - CONCLUSION

L'étude des faunes de vertébrés de la grotte du Lazaret permet de mettre en évidence les variations climatiques et environnementales enregistrées dans la séquence stratigraphique du site, à la fin du Pléistocène moyen dans le Sud-Est de la France (MIS 6). L'amplitude des refroidissements perçus est toujours modérée en raison de la localisation du gisement (position méridionale, proximité de la mer et de la montagne), et les cortèges de faunes ne sont jamais entièrement renouvelés, permettant ainsi un certain maintien de la biodiversité locale.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABBASSI M., 1999** - *Les rongeurs du Sud-Est de la France et de Ligurie: Implications systématiques, biostratigraphiques et paléoenvironnementales*. Thèse de Doctorat, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 230 p.
- ABBASSI M., & DESCLAUX E., 1996** - *Arvicola* Lacépède, 1799 (*Rodentia, Mammalia*) de quatre séquences du Sud-Est de la France et de Ligurie datant de la fin du Pléistocène moyen et du début du Pléistocène supérieur. *Quaternaire*, 7 (1), 29-37.
- ABBASSI M., DESCLAUX E., MARQUET J.-C., & CHALINE J., 1998** - Répartition et évolution des *Arvicola* Lacépède, 1799 (*Rodentia, Mammalia*) au cours du Pléistocène moyen et supérieur en France et en Ligurie. *Quaternaire*, 9 (2), 105-116.
- AGUSTÍ J., & MOYÁ-SOLÁ S., 1992** - Mammalian dispersal events in the Spanish Pleistocene. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 153, 69-77.
- ARGANT A., 1991** - *Carnivores quaternaires de Bourgogne*. Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon, 115, 301 p.
- BAHAIN J.-J., 1993** - *Datation par résonance de spin électronique (ESR) de carbonates et d'émail dentaire quaternaires: potentiel et problèmes*. Thèse de Doctorat, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 114 p.
- BAILON S., 1991** - *Amphibiens et reptiles du Pliocène et du Quaternaire de France et d'Espagne: mise en place et évolution des faunes*. Thèse de Doctorat, Université Paris VII, 499 p.
- BALLELIO R., 1979** - Le gisement pléistocène supérieur de la grotte de Jaurens à Nespoules, Corrèze, France: les carnivores (*Mammalia, Carnivora*). I. *Canidae & Hyaenidae*. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon*, 17, 25-55.
- 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. *PALEO*, 8, 19-30.
- CANALS A., 1993** - *Méthode et techniques archéo-stratigraphiques pour l'étude des gisements archéologiques en sédiment homogène: Application au complexe CIII de la grotte du Lazaret, Nice (Alpes-Maritimes)*. Thèse de Doctorat., Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 124 p.
- CARDOSO, J.-L., 1993** - *Contribuição para o conhecimento dos grandes mamíferos do Plistocénico superior de Portugal*. Câmara municipal de Oeiras, 567 p.
- CHALINE J., 1969** - Les rongeurs découverts sur le sol de la cabane acheuléenne du Lazaret. In H. de Lumley (dir.), *Une cabane acheuléenne dans la grotte du Lazaret (Nice)*. Mémoires de la Société Préhistorique Française, 7, 85-93.
- CRÉGUT-BONNOURE E., 1995** - Les grands mammifères. In A. Defleur & E. Crégut (eds.), *Le gisement paléolithique moyen de la grotte des Cèdres (Le Plan-d'Aups, Var)*. Documents d'Archéologie Française, 49, 54-147.
- CRÉGUT-BONNOURE E., & GUERIN C., 1996** - V. Famille des *Bovidae*. In C. Guérin & M. Patou-Mathis (eds.), *Les grands mammifères plio-pléistocènes d'Europe*. Masson, Paris, 62-106.
- CUENCA-BESCÓS G., ROFES J., & GARCÍA-PIMIEN J.C., 2005** - Early Europeans and environmental change across the Early-Middle Pleistocene transition: small mammalian evidence from Trinchera Dolina cave, Atapuerca, Spain. In M.J. Head & P.L. Gibbard (eds.), *Early Middle Pleistocene transitions: The Land-Ocean Evidence*. Journal of the Geological Society, Geological Society London, Special Publications, 247, 277-286.
- CUENCA-BESCÓS G., STRAUS L.G., GONZÁLEZ MORALES M.R., & GARCÍA PIMIEN J.C., 2009** - The reconstruction of past environments through small mammals: from the Mousterian to the Bronze Age in El Mirón Cave (Cantabria, Spain). *Journal of Archaeological Science*, 36, 947-955.
- DESCLAUX E., ABBASSI M., MARQUET J.-C., CHALINE J., & KOLFSCHOTEN T. VAN, 2000** - Distribution and evolution of *Arvicola* Lacépède, 1799 (*Rodentia, Mammalia*) in France and Liguria (Italy) during the middle and the upper Pleistocene. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 43 (1-2), 107-125.
- EL GUENNOUNI K., 2001** - *Les lapins du Pléistocène moyen et supérieur de quelques sites préhistoriques de l'Europe méditerranéenne: Terra-Amata, Orgnac 3, Baume-Bonne, Grotte du Lazaret, Grotte du Boquete de Zafarraya, Arma del Manie. Etude paléontologique, taphonomique et archéozoologique*. Thèse de Doctorat, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 403 p.
- GRIGGO C., 1996** - Etablissement de courbes climatiques quantifiées à partir des communautés animales pléistocènes suivi d'une application aux gisements de l'abri Suard (Charente) et la grotte de Bois-Ragot. *Paléo*, 8, 81-97.
- GENIEZ P., & CHEYLAN M., 1987** - *Atlas de distribution des reptiles et amphibiens du Languedoc-Roussillon*. Première édition, EPHE/GRIVE, Montpellier, 114 p.
- JULLIEN R., 1965** - Micromammifères de la grotte du Lazaret, Locust VIII, Nice (A.-M.). *Bulletin du Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco*, 12, 103-114.
- JULLIEN R., & PILLARD B., 1969a** - Les insectivores et les chiroptères découverts sur le sol de la cabane acheuléenne du Lazaret. In H. de Lumley (dir.), *Une cabane acheuléenne dans la grotte du Lazaret (Nice)*. Mémoires de la Société Préhistorique Française, 7, 95.
- JULLIEN R., & PILLARD B., 1969b** - Les lagomorphes découverts sur le sol de la cabane acheuléenne du Lazaret. In H. de Lumley (dir.), *Une cabane acheuléenne dans la grotte du Lazaret (Nice)*. Mémoires de la Société Préhistorique Française, 7, 247-265.
- LUMLEY H. de, ÉCHASSOUX A., BAILON S., CAUCHE D., MARCHI M.-P. de, DESCLAUX E., EL GUENNOUNI K., KHATIB S., LACOMBAT F., ROGER T., & VALENSI P., 2004** - *Le sol d'occupation acheuléenne de l'unité archéostratigraphique UA 25 de la grotte du Lazaret, Nice, Alpes-Maritimes*. Édusud, Aix-en-Provence, 494 p.
- MARTIN R., 1975** - Les canidés (*Mammalia, Carnivora*) du gisement pléistocène moyen des Abîmes de la Fage à Noailles (Corrèze). *Nouvelles Archives du Musée d'Histoire Naturelle de Lyon*, 13, 17-20.
- MICHEL V., 1995** - *Etude des influences des processus de fossilisation sur le fondement de la datation radiométrique. Application à la datation U-Th et ESR de mâchoires (os, dent) de Cervus elaphus des niveaux archéologiques de la grotte du Lazaret*. Thèse du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 240 p.
- MICHEL V., & YOKOYAMA Y., 2001** - Méthodes U-Th/ESR en Préhistoire et problèmes d'altération des matériaux: exemple de la datation des carbonates et apatites de la grotte du Lazaret. In J.-N. Barrandon, P. Guibert & V. Michel (dir.), *Datation*. Actes des XXI<sup>e</sup> Rencontres internationales d'archéologie et d'histoire d'Antibes, 19-21 octobre 2000, APDCA, Antibes, 187-205.
- MICHEL V., SHEN, G., VALENSI P., & LUMLEY H. de, 2009** - ESR dating of dental enamel from Middle Palaeolithic levels at Lazaret Cave, France. *Quaternary Geochronology*, 4, 233-240.
- MOURER-CHAUVIRE C., 1975** - *Les oiseaux du Pléistocène moyen et supérieur de France*. Documents du Laboratoire de géologie de la faculté de Lyon, 64 (1-2), 624 p.
- PATOU M., 1984** - *Contribution à l'étude des Mammifères des couches supérieures de la grotte du Lazaret (Nice, A.-M.)*. Thèse de Doctorat, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 396 p.
- ROGER T., 2004** - *L'avifaune du Pléistocène moyen et supérieur du bord de la Méditerranée européenne: Orgnac 3, Lazaret (France), Caverne delle Fate, Arma delle Manie (Italie), Kalamakia (Grèce), Karain E (Turquie)*. Paléontologie, Taphonomie et Paléoécologie. Thèse de Doctorat, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 371 p.



- SHEN G., 1985** - *Datation des planchers stalagmitiques de sites acheuléens en Europe par les méthodes des déséquilibres des familles de l'uranium et contribution méthodologique*. Thèse d'Etat, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 162 p.
- SOMMER R.S., & NADACHOWSKI A., 2006** - Glacial refugia of mammals in Europe: evidence from fossil records. *Mammal Review*, **36**, 251-265.
- TURNER A., 1995** - Plio-Pleistocene correlations between climatic change and evolution in terrestrial mammals: the 2.5 mya event in Africa and Europe. *Acta Zoologica Cracoviensia, Kraków*, **38** (1), 45-58.
- VALENSI P., 1994** - *Les grands mammifères de la grotte du Lazaret, Nice. Etude paléontologique et biostratigraphique des carnivores. Archéozoologie des grands faunes*. Thèse de Doctorat, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 2 tomes, 500 p.
- VALENSI P., & ABBASSI M., 1998** - Reconstitution de paléoenvironnements quaternaires par l'utilisation de diverses méthodes sur une communauté de mammifères. Application à la grotte du Lazaret. *Quaternaire*, **9** (4), 291-302.
- VALENSI P., 2000** - Archaeozoology of Lazaret cave faunal remains (Nice, France). *International Journal of Osteoarchaeology*, **10** (5), 357-367.
- VALENSI P., & PSATHI E., 2004** - Faunal exploitation during the Middle Palaeolithic in South-eastern France and North-western Italy. *International Journal of Osteoarchaeology*, **14**, 256-272.
- VALENSI P., PSATHI E., & LACOMBAT F., 2004** - Le cerf élaphe dans les sites du Paléolithique moyen du Sud-Est de la France et de Ligurie. Intérêts biostratigraphique, environnemental et taphonomique. *British Archaeological Reports International Series*, **1271**, 97-106.
- VILETTE P., 1983** - Avifaunes du Pléistocène moyen de la grotte du Lazaret (Nice, Alpes-Maritimes). *Atacina*, **11**, 1-190.
- VILETTE P., 1993** - La paléoavifaune du Pléistocène moyen de la grotte du Lazaret (Nice, Alpes-Maritimes). *Bulletin du Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco*, **36**, 15-29.