

ETUDE COMPARATIVE DES DEUX PREMIERES VERTEBRES CERVICALES DE TROIS BOVINI
FOSSILES : *BOS PRIMIGENIUS*, *BISON PRISCUS* et *PELOROVIS ANTIQUUS*

par

Frédéric SERRE

et

Djillali HADJOUIS

*Laboratoire de Préhistoire, Muséum National d'Histoire Naturelle, Institut de Paléontologie Humaine, 1 rue
René Panhard, 75013 Paris, France*

MOTS CLES

Vertèbres cervicales, bovini, paléontologie, anatomie fonctionnelle, Atlas, Axis.

KEY WORDS

Cervical vertebrae, bovini, paleontology, functional anatomy, atlas, axis.

RESUME

A partir d'une série d'Atlas et d'Axis de trois bovini fossiles provenant de plusieurs gisements pléistocènes, une étude comparative a été menée afin de mettre en évidence les caractéristiques morphologiques et biométriques de ces deux éléments anatomiques pour ces trois espèces.

Cette étude nous a conduit à aborder le problème de l'anatomie fonctionnelle de la région cervicale.

ABSTRACT

A study comparing the first two cervical vertebrae of three fossil bovini : *Bos primigenius*, *Bison priscus* and *Pelorovis antiquus*. - Using a collection of atlas and axis bones of three fossil bovini collected from several Pleistocene sites, a comparative study has been carried out in order to illustrate the morphological and biometric characters of these two anatomical elements for the three mentioned species.

This study has led us to treat the question of functional anatomy for the cervical area.

INTRODUCTION

La présence de *Bos primigenius* et de *Bison priscus* dans de nombreux gisements préhistoriques européens fait souvent l'objet d'études très détaillées sur leurs caractéristiques morphologiques et biométriques. Ces études mettent tout particulièrement l'accent sur les critères permettant la distinction de ces deux espèces; en effet leur ressemblance amène fréquemment à les confondre.

Mais ces travaux ne traitent que de quelques composantes anatomiques, notamment le squelette céphalique et les métapodes; ainsi en ce qui concerne le rachis, l'insuffisance de données, due peut-être à la faiblesse des échantillons disponibles, entraîne de nombreuses méprises dans la détermination. Il existe cependant quelques auteurs qui tentent de combler cette lacune, tel LEHMANN (1949) et OLSEN (1960). Ces publications font référence aujourd'hui dans ce domaine, mais nous paraissent limitées dans leurs applications. Depuis quelques années l'un d'entre nous (F. S.) s'est intéressé à établir des critères distinctifs pour les vertèbres des grands mammifères, ainsi que les relations existant entre la forme générale de la colonne vertébrale, la morphologie des vertèbres et les caractéristiques écologiques (locomotion, biotope ...) et anatomiques (port de la tête, présence et développement d'appendices frontaux ...) de ces animaux.

A propos des genres *Bos* et *Bison*, les différences morphologiques du rachis et des vertèbres, en particulier de l'Atlas et de l'Axis, sont difficiles à interpréter si on se limite à la comparaison uniquement de ces deux bovins.

L'étude des Atlas et Axis du Buffle antique qu'a entreprise HADJOUIS (1985) sur le matériel du site des Phacochères (Algérie), amène de nouvelles données, qui comparativement aux hypothèses émises avec les travaux sur *Bos* et *Bison*, permettent d'approcher le problème des relations entre la morphologie des deux premières vertèbres cervicales, le port de la tête, le développement des appendices frontaux et la locomotion chez ces trois bovini fossiles, *Bos primigenius*, *Bison priscus* et *Pelorovis antiquus*.

MATERIEL ET METHODE

Le matériel fossile (*Bos primigenius*, *Bison priscus* et *Pelorovis antiquus*) provient de 12 gisements européens et d'un gisement maghrébin. Ils se répartissent chronologiquement comme suit :

Pléistocène moyen :

Lunel Viel (France) : BONIFAY, 1971; BRUGAL, 1983

Arago (France) : CREGUT, 1979

Fontéchevade (France) : ARAMBOURG, 1958

Saint Acheul (France) : BOURDIER, 1976

Observatoire (Monaco) : BOULE et de VILLENEUVE, 1927

Biache-Saint-Vaast (France) : TUFFREAU, 1978;

Pléistocène supérieur :

Grotte du Prince (Grimaldi, Italie) : BOULE, 1910'

Le Placard (France)

Ilford (Grande-Bretagne) : STUART, 1976

Barrington (Grande-Bretagne) : STUART, 1982

Gisement des Phacochères (Algérie) : BALOUT, 1962; HADJOUIS, 1985

Gargas (France) : BOUCHUD, 1958

Malarnaud (France)

Ces collections sont entreposées à l'Institut de Paléontologie Humaine (Paris), au C.R.A.P.E. (Centre de Recherches Anthropologiques, Préhistoriques et Ethnographiques, Alger), ainsi qu'au Musée du Bardo (Alger).

L'établissement des critères distinctifs des vertèbres, en particulier de l'Atlas et de l'Axis, demande des observations approfondies de plusieurs collections fossiles et actuelles. En effet les variations individuelles de cette région sont fort importantes. Nous avons sélectionné les caractères génériques les plus significatifs. L'étude du rachis des bovini actuels, *Bos taurus*, *Bison bison*, *Bison bonasus*, *Syncerus caffer* et *Bubalus arnee*, provenant des laboratoires cités et du laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum National d'Histoire Naturelle, a confirmé nos choix.

La description des vertèbres s'est effectuée à l'aide du Traité d'anatomie comparée des Mammifères domestiques de BARONE (1976).

Biométrie

Les mesures ont été établies à partir des données de LEHMANN (1949), JEQUIER, BOESSNECK et STAMPFLI (1963) et von den DRIESCH (1976). Sept mesures pour l'Atlas et cinq pour l'Axis ont été retenues (Fig. 1 à 4). La facilité et la signification des différentes mesures effectuées ont guidé notre choix.

Les mesures 2 et 4 ne peuvent être prises sur la totalité des Atlas fossiles dont nous disposons, en raison de leur état souvent fragmentaire. Elles ne sont données qu'à titre indicatif.

La mesure 7 de l'Atlas, correspondant à la largeur de l'arc ventral, ne peut être prise sur les Atlas de *Bison*, en raison de l'absence de délimitation nette de cet arc. Elle est déterminée uniquement sur les Atlas de *Bos primigenius* et de *Pelorovis antiquus*.

L'analyse des données biométriques a été effectuée à l'aide de la méthode des "Ratio-diagrams" (SIMPSON, 1941). Cette technique permet de comparer la taille et la proportion des différentes parties de ces deux vertèbres cervicales.

Une population, constituée par les deux espèces de Bisons actuels (*Bison bison* et *Bison bonasus*) représente la base de référence. La comparaison des valeurs par le test de Student-Fischer (pour $\alpha = 0,95$) a montré que l'on pouvait les regrouper en un seul lot. Le choix de ces deux espèces comme référence a été contraint par l'absence de série de vertèbres de *Bos taurus*, de *Syncerus caffer* et de *Bubalus arnee*.

Fig. 1 : Atlas de Bison, vue ventrale.

- 1 : largeur des surfaces articulaires crâniiales
- 2 : longueur totale
- 4 : largeur maximale de l'Atlas
- 5 : largeur entre les trous alaires
- 6 : longueur de l'arc ventral.

Fig. 1 : Atlas of Bison, ventral view

- 1 : breadth of the Facies articularis cranialis
- 2 : greatest length
- 4 : greatest breadth
- 5 : breadth across the foramen alare
- 6 : length of the arcus ventralis

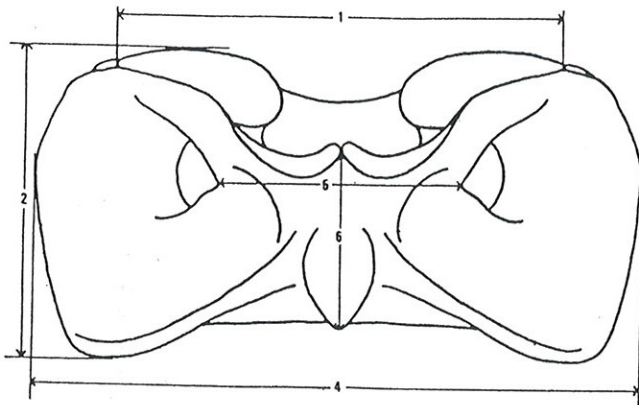


Fig. 3 : Axis de Bison, vue crâniale

- 3 : largeur des surfaces articulaires crâniiales
- 4 : largeur de l'apophyse odontoïde

Fig. 3 : Axis of Bison, cranial view

- 3 : breadth of the Facies articularis cranialis
- 4 : breadth of Dens

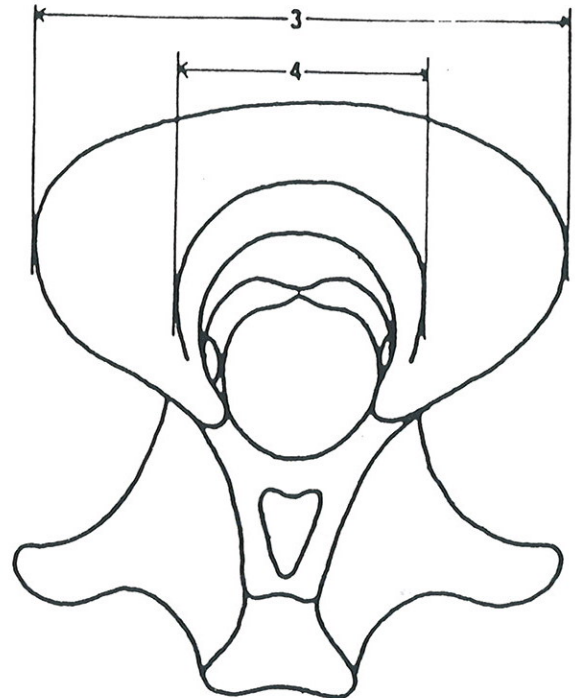


Fig. 2 : Atlas de Bison, vue caudale

- 3 : largeur des surfaces articulaires caudales
- 4 : largeur maximale

Fig. 2 : Atlas of Bison, caudal view

- 3 : breadth of the Facies articularis caudalis
- 4 : greatest breadth

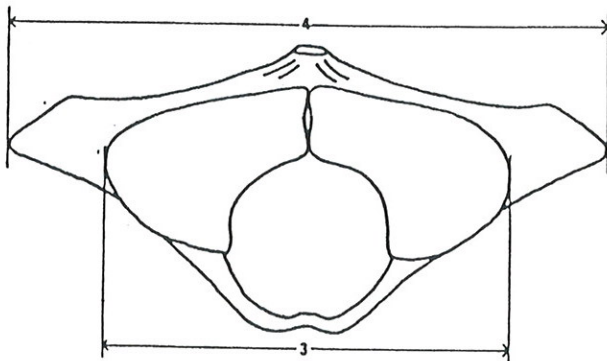
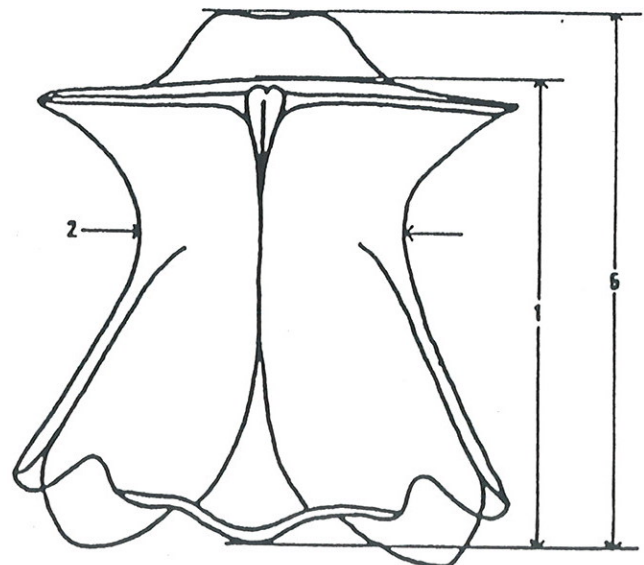


Fig. 4 : Axis de Bison, vue ventrale

- 1 : longueur du corps vertébral
- 2 : largeur minimale du corps
- 5 : longueur totale

Fig. 4 : Axis of Bison, ventral view

- 1 : length of the Corpus vertebrae
- 2 : smallest breadth of the vertebra
- 5 : length of the region of the Corpus including the Dens



SYSTEMATIQUE

Nous avons utilisé la classification des Bovinés employée par GENTRY (1978) pour les espèces africaines et celle de GROVES (1981) pour celles d'Eurasie.

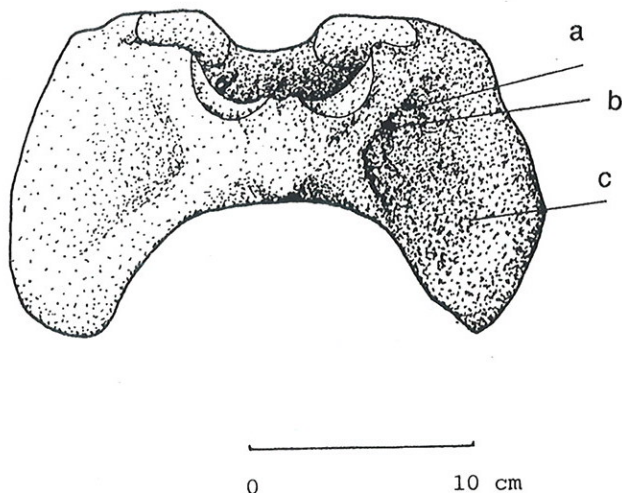
DESCRIPTION

1. Atlas

L'Atlas se caractérise par l'absence de corps vertébral, remplacé par un arc ventral épais, le développement considérable des apophyses transverses en ailes (*Ala atlantis*) et la présence de trous alaires (*Foramen alare*) et de trous intervertébraux (*Foramen intervertebrae*). Contrairement à certaines familles (Equidae, Suidae, Felidae, Canidae ...), les Atlas de Bovidae, comme ceux de certains autres Artiodactyles, ne possèdent pas de trous transversaires (*Foramen transversarium*) (Fig. 5).

Fig. 5 : Atlas de *Bubalus arnee*, vue ventrale
a. foramen alare
b. foramen intervertebrae
c. ala atlantis

Fig. 5 : Atlas of *bubalus arnee*, ventral view
a. foramen alare
b. foramen intervertebrae
c. ala atlantis



a. Aspect général

En vue ventrale, les Atlas de Bisons et d'Aurochs ont une forme rectangulaire ou légèrement trapézoïdale. Chez *Bos primigenius*, comme chez *Bison priscus*, les tubercules caudaux des ailes dépassent le plan formé par les surfaces articulaires caudales. Ce développement des ailes ne s'observe pas, par contre, sur les Atlas de *Bos taurus*.

Comme l'a remarqué POMEL (1884), sur les Atlas de Buffles antiques de Djelfa (Algérie), la première vertèbre cervicale des Buffles (*Pelorovis antiquus*, *Syncerus*

caffer en Afrique et *Bubalus arnee* en Asie) a une forme trapézoïdale fort marquée. Les bords des ailes divergent caudalement et descendent sous le plan constitué par les surfaces articulaires caudales (Fig. 6a).

b) Critères morphologiques

Dans son article sur les caractères anatomiques des Boeufs et des Bisons actuels, OLSEN (1960) mentionne trois critères permettant la diagnose des Atlas :

- la forme de l'échancrure cranio-dorsale
- la forme des tubercules caudaux des ailes
- la forme du trou vertébral en vue craniale.

Pour le premier caractère, qu'HILTZEIMER (1919) observe aussi à propos des Atlas d'Aurochs et de Bison des steppes, nous avons constaté une grande variation. En effet, la morphologie de cette échancrure ne semble pas, sur les Atlas de Bovinés fossiles que nous avons étudiés, ni sur ceux des Bovinés actuels, être un caractère générique indiscutable. LEHMANN (1949) observe de plus qu'un Atlas de *Bison priscus* de Steinheimer ne répond pas à ce caractère.

La grande variabilité de la forme du trou vertébral, en vue caudale comme en vue craniale, ne permet pas, comme le fait OLSEN, de caractériser les Atlas de *Bos* et *Bison*. Nous avons noté que la forme circulaire que l'auteur attribue au genre *Bos* se retrouve sur certains Atlas de *Bison* (Le Placard, Arago).

La nature souvent fragmentée des Atlas fossiles étudiés ne nous a pas permis de vérifier le deuxième critère retenu par OLSEN.

Ces trois caractères, établis sur *Bos taurus*, *Bos indicus* et *Bison bison*, ne constituent donc pas, de manière générale, des critères satisfaisants pour la distinction des Atlas des Bovini fossiles.

L'observation de nos collections nous a permis de retenir trois critères pouvant aboutir à la diagnose des Atlas des trois bovini fossiles étudiés. Ces critères sont les suivants :

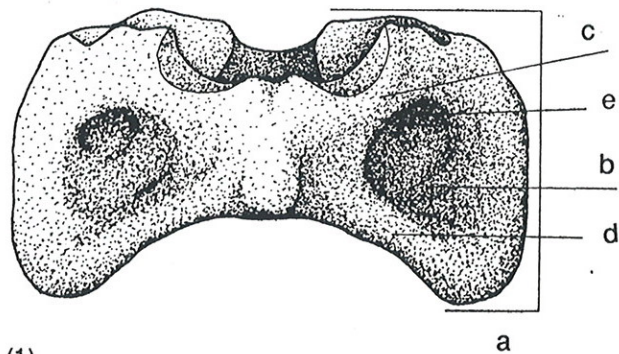
- Forme des fosses atloïdiennes
Elles se situent de part et d'autre de l'arc ventral. Chez *Bison*, ces fosses se délimitent mal au niveau de l'arc. Cependant, cette fosse peut se développer, mais de manière plus faible que chez *Bos* et *Pelorovis*. Nous avons observé cette variation sur un Atlas de *Bison priscus* provenant de la Grotte du Prince (Grimaldi) (Fig. 6b).

Sur les Atlas de *Bos primigenius* et de *Pelorovis antiquus* les fosses, bien marquées, se différencient par leurs orientations. Elles sont convergentes par rapport à l'axe crânio-caudal chez les Boeufs, alors qu'elles sont divergentes chez les Buffles (Fig. 6b). L'inégalité dans le développement des fosses atloïdiennes entre *Bos* et *Pelorovis* d'une part et *Bison* d'autre part entraîne une conformation différente des bords crâniens de ces fosses. Ils sont présents chez *Bos* et *Pelorovis* alors qu'ils sont diffus et parfois absents chez *Bison* (Fig. 6c).

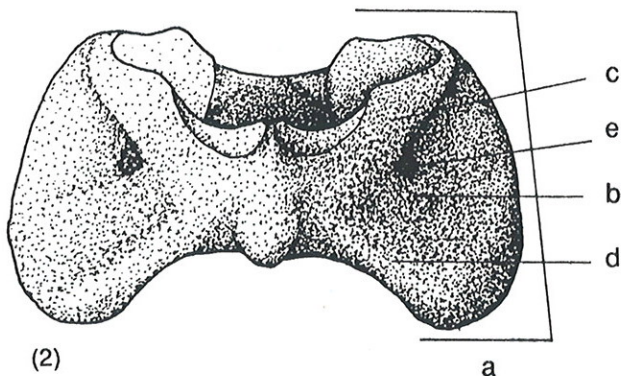
La partie caudale de ces fosses présente un méplat qui est constitué par un prolongement du tubercule caudal en direction de l'arc ventral. Ce méplat est

Fig. 6 : Schéma comparatif montrant :
 a. l'aspect général
 b. la forme de la fosse atloïdienne
 c. le développement du bord crânial de la fosse atloïdienne
 d. le développement du bord caudal de la fosse atloïdienne
 e. la position des trous alaires
 sur les Atlas de *Bos primigenius* (1), *Bison priscus* (2) et *Pelorovis antiquus* (3), vue ventrale.

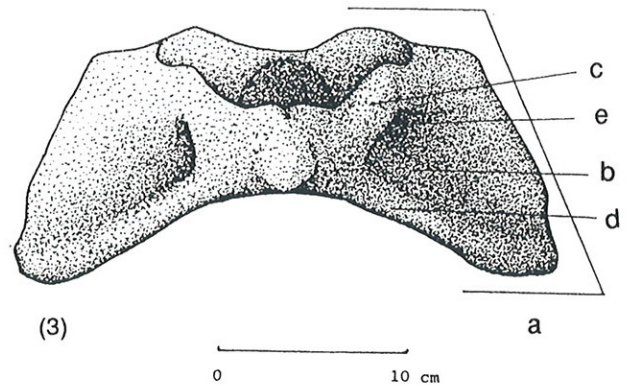
Fig. 6 : Figure comparing :
 a. the general aspect
 b. the shape of the fossa atlantis
 c. the development of the cranial edge of the fossa atlantis
 d. the development of the caudal edge of the fossa atlantis
 e. the location of the Foramen alare.
 on the Atlases of *Bos primigenius* (1), *Bison priscus* (2) and *Pelorovis antiquus* (3), ventral view.



(1).



(2)



épais sur les Atlas d'Aurochs, 'mince sur ceux de Buffles. Chez le Bison ce prolongement ne forme pas de méplat mais est très marqué dans la région centrale de l'Atlas. LEHMANN ainsi qu'HILTZEIMER avaient noté que ce prolongement était généralement aigu chez l'Aurochs et inexistant chez le Bison, bien que certains Atlas de cette espèce présentent une arête proche morphologiquement de ceux de *Bos* (Fig. 6d).

- Position des trous alaires

Ils sont situés dans la partie crâniale de la vertèbre. Chez l'Aurochs et le Bison, ces trous alaires sont visibles lorsqu'on se place dans l'axe ventro-dorsal de la vertèbre (en vue ventrale). Chez les Buffles antiques, ils s'ouvrent plus profondément et ne sont par ce fait que peu visibles (Fig. 6e).

- Extension ventrale des surfaces articulaires caudales

Les surfaces articulaires s'étendent sur les trois quarts de la face caudale en se rejoignant dans la partie ventrale. Les Atlas de *Bos* et *Pelorovis* se différencient de ceux de *Bison* par le développement plus important dans la partie ventrale. Chez l'Aurochs et le Buffle antique, elles atteignent le bord ventral de cette face; par contre ces surfaces se limitent toujours en deçà chez le Bison (Fig. 7a).

Les extrémités dorsales de ces surfaces sont, sur les Atlas de *Bison*, surélevées par rapport au bord dorsal. Elles sont au même niveau sur ceux de *Bos* et *Pelorovis*.

L'échancrure dorsale est profonde chez *Bos* et *Bison*, superficielle chez les Buffles (Fig. 7b).

Le tableau I résume les différents critères distinctifs que nous avons retenus pour la diagnose des Atlas des trois Bovini étudiés.

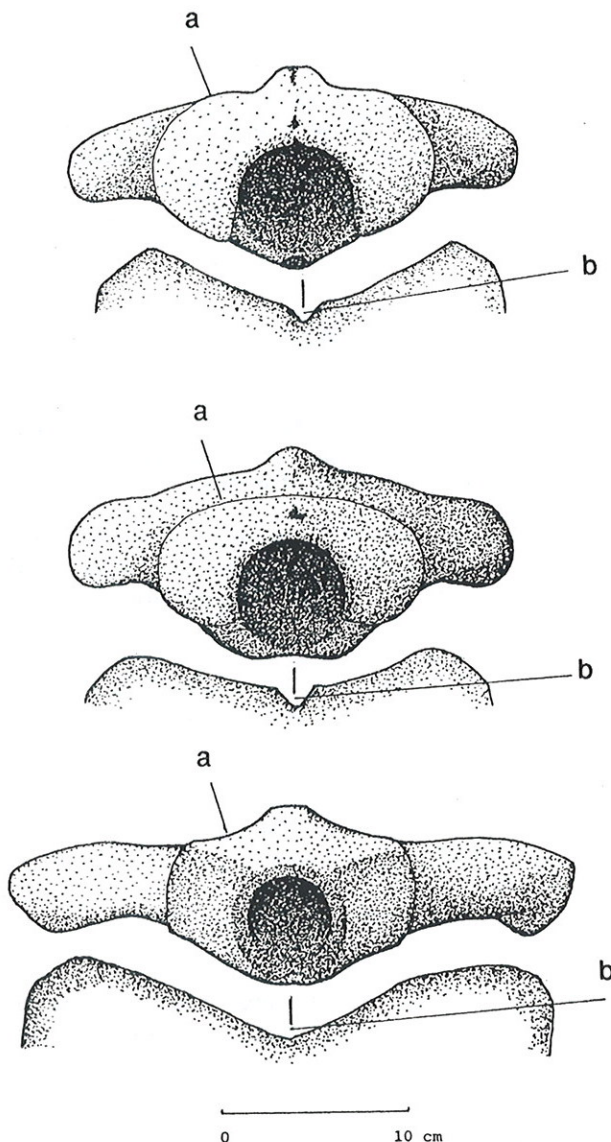
c) Critères biométriques (tabl. III à VI)

Le ratio-diagram (graphique 1) montre de nombreuses différences entre les Atlas des trois Bovini, dans la proportion des composantes anatomiques. Les trois types d'Atlas présentent chacun un développement en largeur et en longueur caractéristique.

Les Atlas de *Pelorovis antiquus* se distinguent par un

Fig. 7 : Schéma comparatif montrant :
 a. le développement du bord dorsal de la surface articulaire caudale (vue caudale)
 b. la forme du bord caudal de l'arc dorsal (vue dorsale)
 sur les Atlas de *Bos primigenius* (1), *Bison priscus* (2) et *Pelorovis antiquus* (3).

Fig. 7 : Figure comparing :
 a. the development of the dorsal edge of the Facies articularis caudalis (caudal view)
 b. the shape of the caudal edge fo the Arcus dorsalis (dorsal view)
 on the Atlases of *Bos primigenius* (1), *Bison priscus* (2) et *Pelorovis antiquus* (3).



important développement en largeur (mesure 4) et par une nette régression de la longueur de l'arc ventral (mesure 6) par rapport aux Bisons actuels. L'Aurochs, par contre, possède un Atlas bien développé en largeur et en longueur. Comme pour le Buffle antique, la longueur des Atlas de *Bison priscus* est nettement inférieure à celle des Bisons actuels; ils sont par contre supérieurs dans leur largeur. Mais si pour le Bison des steppes et le Buffle antique la longueur de l'arc ventral est faible comparativement à la population de référence, on observe que la longueur totale (mesure 2) est plus importante que celle des Bisons actuels. Ceci montre que les tubercules caudaux des ailes ainsi que les surfaces articulaires crânielles sont mieux développés chez les Bovini fossiles.

Le développement en largeur de ces trois Atlas n'est pas rigoureusement identique. La mesure 5 montre que l'Aurochs présente le plus important développement de l'arc ventral dans sa partie crâniale. Pour la partie caudale la mesure 6 montre au contraire un développement plus important de l'arc chez *Pelorovis antiquus* par rapport à *Bos primigenius* (96,91 pour *Pelorovis antiquus* et 75,96 pour *Bos primigenius*). Ceci est confirmé par la mesure des surfaces articulaires caudales (mesure 3). Les Atlas de *Bison priscus* présentent un développement en largeur crâniale proportionnel au développement de la partie caudale.

2) Axis

L'Axis se caractérise par la présence d'une apophyse articulaire crâniale en forme de dent (*Processus odontoïde*) et un fort développement en longueur de l'apophyse épineuse (*Processus spinosus*). La partie caudale de cette vertèbre est identique à celle des cinq vertèbres cervicales suivantes. La présence du trou transversaire (*Foramen transversarium*) sur les apophyses transverses (*Processus transversus*) permet de différencier les Axis de Bovidae de ceux de Cervidae. Chez les premiers, les trous transversaires n'existent pas comme pour l'Atlas. Par contre sur les Axis de Cervidae, ils se divisent dans la partie crâniale pour s'ouvrir d'une part sur la lame vertébrale et d'autre part sur la face ventrale de l'apophyse transverse. Ils suivent le corps vertébral et se retrouvent dans la partie caudale de la vertèbre (Fig. 8).

a) Critères morphologiques

Les quatre caractères que nous avons retenus pour distinguer les Axis de *Pelorovis antiquus*, *Bos primigenius* et *Bison priscus* sont mentionnés dans la plupart des travaux traitant de ce sujet (RUTIMEYER, 1865; POMEL, 1884; HILTZHEIMER, 1909; LEHMANN, 1969; OLSEN 1960). Il s'agit de la forme des apophyses transverses et de la crête ventrale, de la forme du trou vertébral, de la forme de l'apophyse odontoïde et de la forme de l'apophyse épineuse.

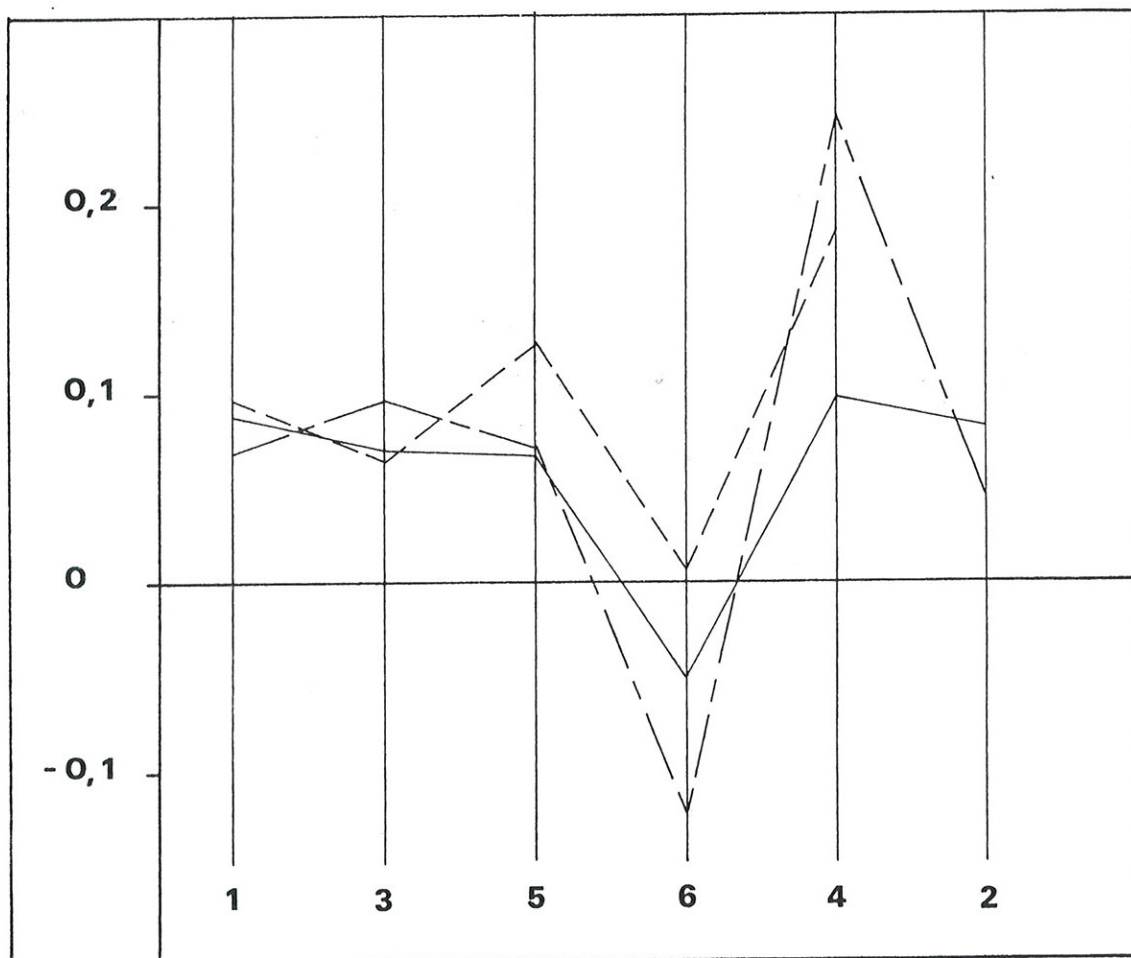
- Forme de la crête ventrale et des apophyses transverses

Tableau I : Critères distinctifs des Atlas des trois bovini étudiés

Table I : Significant characteristics of the Atlases of the three studies bovines

Espèces Critères distinctifs	Bison priscus	Bos primigenius	Pelorovis antiquus
Aspect général	rectangulaire	rectangulaire	trapézoïdal
Fosses atloïdiennes - orientation - bord caudal	absentes - -	présentes convergentes méplat épais	présentes divergentes méplat mince
Trous alaires (vue centrale)	visibles	visibles	peu visibles
Surfaces art. caudales - extension par rapport au bord ventral - extrémités dorsales par rapport au bord dorsal - échancrure dorsale	en deça du bord surélevées profonde	adjacent au bord au même niveau profonde	adjacent au bord au même niveau superficielle

Graphique 1 : "Ratio-diagrams" des Atlas des trois populations de bovini fossiles par rapport aux Bisons actuels. *
 Graphic 1 : Ratio-diagrams of the Atlases belonging to three populations of the fossils bovines as compared with present Bison.

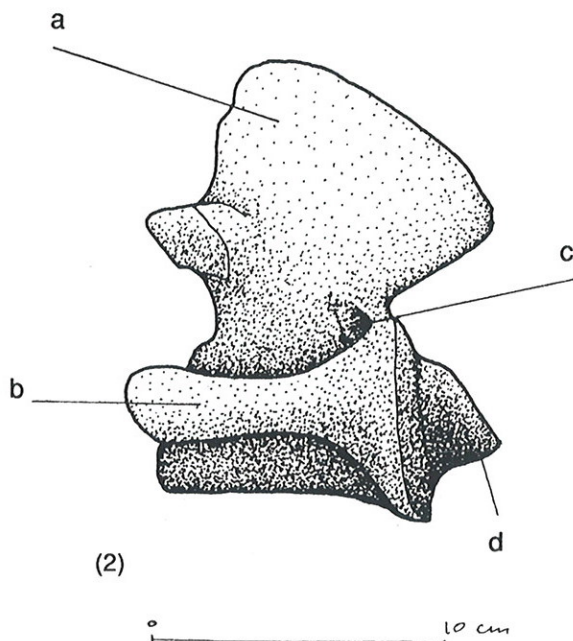
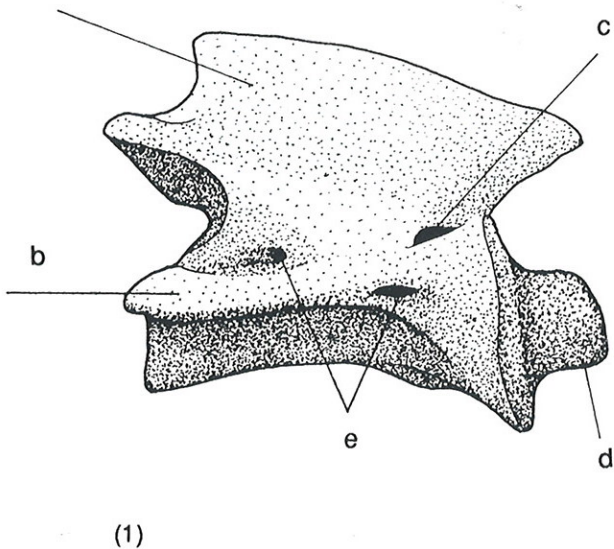


- - - - - **P. antiquus**
 - . - . - **B. primigenius**
 ——— **B. priscus**

Fig. 8 : Axis of *Cervus elaphus* (1) et de *Bison priscus* (2), vue latérale

- a. Apophyse épineuse
- b. Apophyse transverse
- c. Incisive crâniale transformée en trou (trou intervertébral)
- d. Apophyse odontoïde
- e. Trou transversaire

Fig. 8 : Axis of *Cervus elaphus* (1) and *Bison priscus* (2), lateral view



Les Axis de *Bos* et *Bison* ne présentent pas de différence au niveau de la crête ventrale et des apophyses transverses. La crête ventrale est saillante et occupe la totalité du corps vertébral. Par contre, l'expansion partielle de cette crête chez les Buffles permet de distinguer leur Axis. Elle ne débute qu'au niveau de la plus faible largeur du corps de la vertèbre (Fig. 9a). Les apophyses transverses des Axis de *Pelorovis antiquus* et des Buffles actuels sont plus longues et plus obliques que celles des Axis d'Aurochs et de Bison. L'angle entre le corps vertébral et les apophyses transverses est inférieur à 90° chez les Buffles, par contre chez *Bos* et *Bison* cet angle est droit ou supérieur à 90° (Fig. 10). En vue dorsale, l'angle formé par l'axe dorso-ventral et l'axe passant par les apophyses articulaires caudales et les tubercules caudaux des apophyses transverses est nettement supérieur sur les Axis de Buffles.

- Forme du trou vertébral

En vue crâniale, la forme du trou vertébral est différente sur les Axis des bovini étudiés. Chez l'Aurochs, le trou vertébral apparaît quadrangulaire, alors que chez le Buffle antique il tend vers une forme ovoïde. Chez le Bison il est triangulaire (Fig. 11b). Dans la partie dorsale du trou vertébral, les Axis de *Bos* et *Bison* présentent une petite fossette. Par contre, pour les Axis de Buffles, cette fossette n'existe pas, les lames vertébrales se rejoignent au niveau du tubercule crânial de l'apophyse épineuse (Fig. 11a).

- Forme de l'apophyse odontoïde

Comme l'ont remarqué OLSEN sur les Axis de *Bos* et *Bison* actuels, LEHMANN, RUTIMEYER et HILTZHEIMER sur des collections fossiles, l'apophyse odontoïde présente des morphologies différentes entre *Bos* et *Bison*.

En vue latérale, les extrémités dorsales de cette apophyse forment un angle droit chez les Axis d'Aurochs. Il en est de même pour ceux de Buffles. Chez le Bison, les bords latéraux forment une pente régulière. Cette apophyse prend une forme de "cuillère" (Fig. 9b).

- Forme de l'apophyse épineuse

Ce dernier caractère, également signalé par les précédents auteurs, permet de distinguer les Axis de *Bos* de ceux de *Pelorovis* et *Bison*.

En vue latérale, le tubercule crânial de l'apophyse épineuse atteint l'extrémité crâniale de l'apophyse odontoïde chez le Bison et le Buffle antique. Chez l'Aurochs, il n'atteint jamais ce niveau (Fig. 9c).

L'extrémité caudale de l'apophyse épineuse est très proche des apophyses articulaires caudales chez le Bison. Par contre chez *Pelorovis antiquus* et *Bos primigenius* elle est très éloignée de ces faces articulaires, et placée plus haut.

Fig. 9 : Schéma comparatif montrant :
 a. l'expansion de la crête ventrale
 b. la forme de l'apophyse odontoïde
 c. le développement de l'extrémité crâniale de l'apophyse épineuse
 d. le développement de l'extrémité caudale de l'apophyse épineuse
 sur les Axis de *Bos primigenius* (1), *Bison priscus* (2) et *Pelorovis antiquus* (3), vue latérale

Fig. 9 : Figure comparing :
 a. the expansion of the Crista ventralis
 b. the shape of the Dens
 c. the development of the cranial end of the Processus spinosus
 d. the development of the caudal end of the Processus spinosus
 on the Axis of *Bos primigenius* (1), *Bison priscus* (2) and *Pelorovis antiquus* (3), lateral view

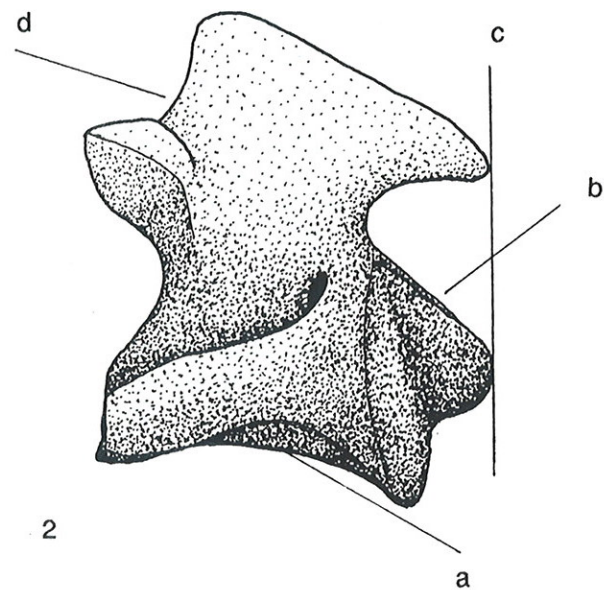
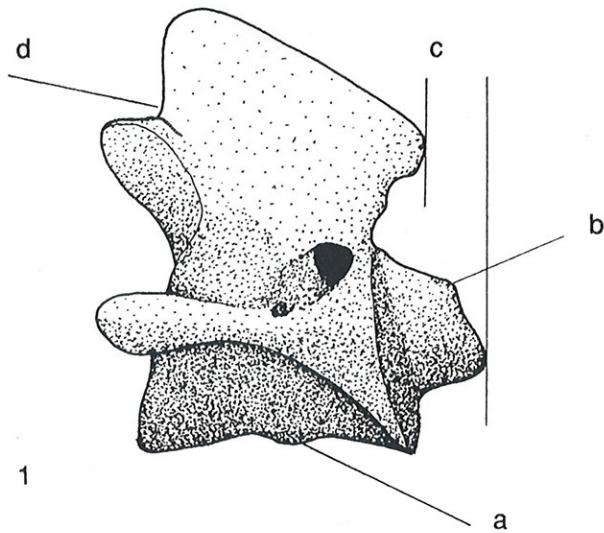
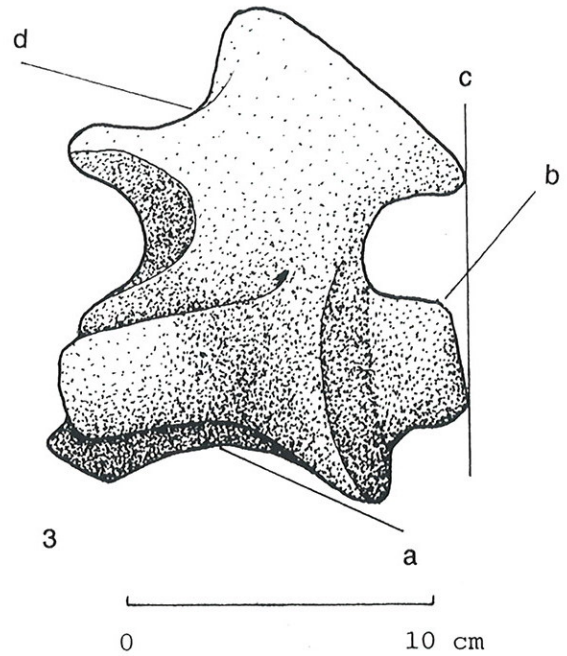
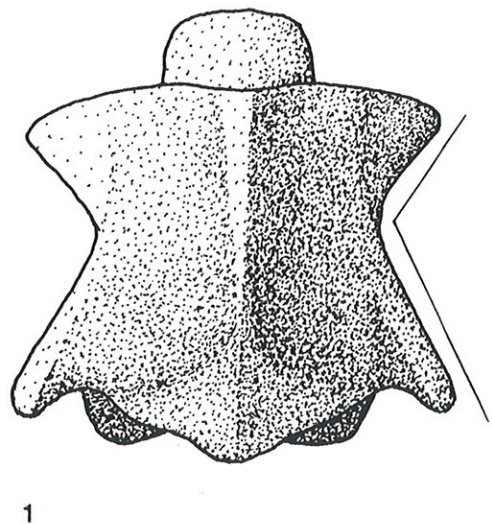


Fig. 10 : Schéma comparatif montrant l'angle entre les apophyses transverses et le corps vertébral sur les Axis de *Bos primigenius* (1), *Bison priscus* (2) et *Pelorovis antiquus* (3), vue ventrale

Fig. 10 : Figure comparing the angle between the Processus transversus and the Corpus vertebrae on the Axis of *Bos primigenius* (1), *Bison priscus* (2) and *Pelorovis antiquus* (3), ventral view



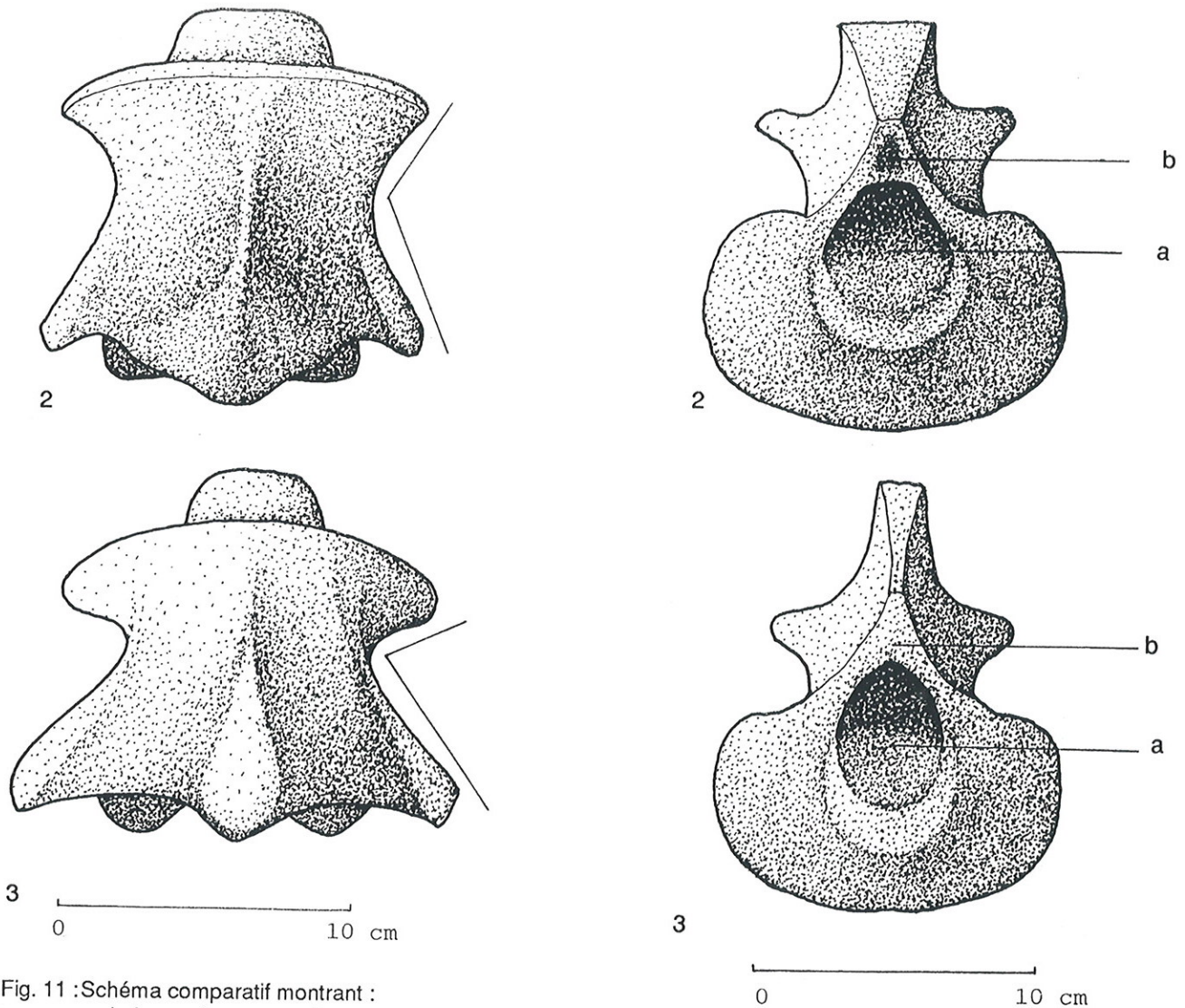


Fig. 11 :Schéma comparatif montrant :
 a. la forme du trou vertébral
 b. la forme de l'extrémité crâniale de l'arc dorsal
 sur les Axis de *Bos primigenius* (1), *Bison priscus* (2) et *Pelorovis antiquus* (3), vue crâniale

Fig. 11 :Figure comparing :
 a. the shape of the Foramen vertebrae
 b. the shape of the cranial end of the Arcus dorsalis
 on the Axis of *Bos primigenius* (1), *Bison priscus* (2) and *Pelorovis antiquus* (3), cranial view

En ce qui concerne le troisième caractère distinctif retenu par OLSEN, concernant les surfaces articulaires crânielles, la différence d'angle entre ces surfaces et le corps vertébral chez *Bos taurus* et *Bison bison* ne s'observe pas de façon régulière sur nos spécimens.

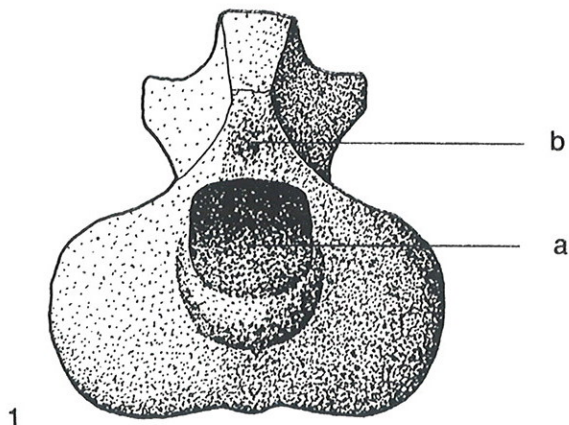
Le tableau II présente les différentes morphologies des quatre critères distinctifs que nous avons repérés sur les Axis de *Pelorovis antiquus*, *Bos primigenius* et *Bison priscus*.

b) Critères biométriques (Tab. VII à X)

Le graphique 2 représente la différence des logarithmes des moyennes calculées sur les trois types d'Axis fossiles par rapport à la population de référence constituée par les deux espèces de Bisons actuels.

Les cinq mesures que nous avons effectuées sur les Axis montrent d'importants intervalles d'intersections entre les populations fossiles. Seul le Buffle antique s'individualise nettement du lot des Aurochs et des Bisons des steppes. L'axis se distingue par une plus faible longueur, ce qui donne à ce type de vertèbre un aspect trapu.

Les Axis de *Bos primigenius* et du *Bison priscus* paraissent plus élancés. Ils se différencient entre eux par leurs longueurs, plus importantes chez l'Aurochs. La



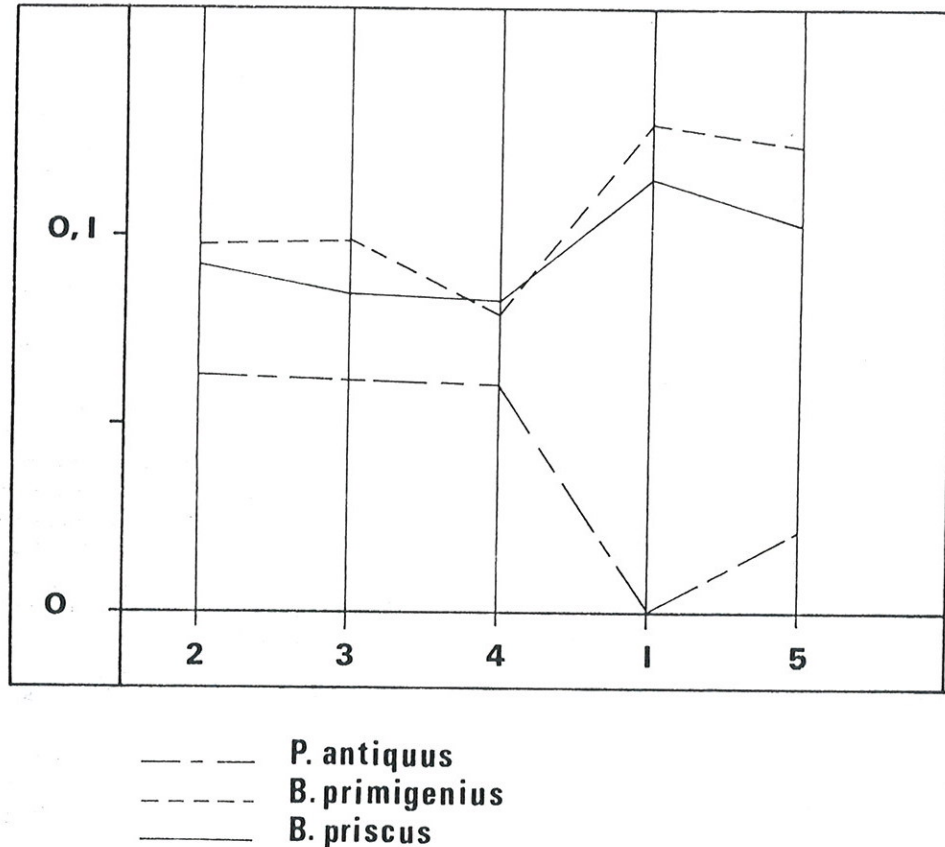
1

Tableau II : Critères distinctifs des Axis des trois bovini étudiés

Table II : Significant characteristics of the Axes of the three studies bovines

Espèces Critères distinctifs	Bison priscus	Bos primigenius	Pelorovis antiquus
Forme de la crête ventrale	totale	totale	partielle
Forme des apophyses transverses - angle avec le corps vertébral (vue ventrale) Forme du trou vertébral (vue crâniale) - talus dorsal	supérieur ou égal à 90° triangulaire présent	supérieur ou égal à 90° quadrangulaire présent	inférieur à 90° ovoïde absent
Forme de l'apophyse odontoïde - bords latéraux (vue latérale)	pente régulière	angle droit	angle droit
Forme de l'apophyse épineuse - par rapport à l'apophyse odontoïde (vue latérale)	au même niveau	surbaissée	au même niveau

Graphique 2 : "Ratio-diagrams" des Axis des trois populations de bovini fossiles par rapport aux Bisons actuels.
 Graphic 2 : Ratio-diagrams of the Axis belonging to three populations of the fossils bovines as compared with present Bison



comparaison des mesures 1 et 5 montre que la partie correspondante à l'apophyse odontoïde est plus développée chez *Pelorovis antiquus*, par contre cette apophyse est moins longue chez *Bison priscus* et *Bos primigenius* (mesure 5).

Ces trois Axis ont un développement en largeur (mesures 2, 3 et 4) supérieur à celui des Bisons actuels. Mais l'Axis de *Bos primigenius* ne présente pas, comme pour les deux autres genres, une augmentation en largeur identique pour les trois éléments anatomiques mesurés. En effet la dénivellation entre les mesures 3 et 4 montre un élargissement plus important des surfaces articulaires crânielles par rapport à l'apophyse odontoïde (mesure 4) et au corps vertébral (mesure 2).

CONCLUSION

L'analyse morphologique et biométrique des deux premières vertèbres cervicales de *Pelorovis antiquus*, *Bos primigenius* et *Bison priscus* permet de mettre en évidence les relations entre le développement en largeur et en longueur de ces deux vertèbres et la locomotion, l'extension des appendices frontaux et le port de la tête.

1. Locomotion

L'étude de l'ensemble des vertèbres des Ongulés montre que chez les animaux adaptés à la course, on observe un développement important en longueur de la région cervicale. C'est le cas des Equidae, des Antilopinae et de certains Cervidae. Parmi les trois Bovini étudiés, on constate que *Bos primigenius* est l'animal le mieux adapté à la course; en effet il présente des vertèbres cervicales relativement développées par rapport aux deux autres espèces.

L'adaptation à la course de ces Bovini ne semble pas liée au poids relatif de la tête, ni à l'encombrement dû aux appendices frontaux. En effet, le Bison des steppes présente à la fois des cornes moins volumineuses et un Atlas et un Axis moins élancés que l'Aurochs.

L'allongement des vertèbres cervicales, témoin d'une adaptation à la course, peut être mis en relation avec la morphologie des métacarpes et la position du centre de gravité du corps (HADJOUIS, 1985). Chez *Pelorovis antiquus* et *Bison priscus* les métacarpes sont relativement courts et présentent des extrémités distales larges. Par contre chez *Bos primigenius* les

métacarpes sont plus élancés et les extrémités distales ont une largeur proportionnelle à la longueur de l'os. La première disposition caractérise une locomotion sur des terrains meubles, alors que la réduction des extrémités et l'élancement des métacarpes témoignent plutôt d'une adaptation à des terrains durs (HADJOUIS, 1985).

La position du garrot par rapport à la croupe montre une meilleure assise du train avant chez le Buffle antique et le Bison des steppes qui possèdent un centre de gravité positionné vers l'avant du corps. Chez l'Aurochs, le garrot est au même niveau que la croupe, ce qui amène le centre de gravité au milieu du corps (HADJOUIS, 1985).

Cette morphologie des métacarpes ainsi que la disposition médiane du centre de gravité chez l'Aurochs sont des facteurs susceptibles d'occasionner une meilleure adaptation à la course, entraînant de ce fait un développement en longueur des vertèbres cervicales.

2. Extension des appendices frontaux

L'aspect trapu des vertèbres cervicales est en relation soit :

- avec la station bipède, c'est le cas pour les Hominidae;
- avec l'activité de fouisseur comme les Tapiridae;
- avec l'adaptation à des biotopes escarpés. Les animaux rupicoles (*Rupicapra rupicapra*, *Capra ibex* et *Capra pyrenaica*) présentent des vertèbres cervicales fortement comprimées;
- avec le poids de la tête. C'est le cas des Bovinae dont la tête est alourdie par les appendices frontaux, mais aussi des Proboscidiens avec le développement des défenses et des Cervidae avec la présence de bois périodiques chez le mâle.

L'influence des appendices frontaux sur le développement en largeur de l'Atlas est nettement visible chez certains Cervidae (JEQUIER, BOESSNECK et STAMPFLI, 1963). Ces auteurs ont montré que le port périodique des bois chez *Cervus elaphus* mâle entraîne un accroissement en largeur des Atlas par rapport aux femelles. Ce développement semble, de plus, être secondaire puisque sur des populations de jeunes un tel dimorphisme sexuel n'existe pas.

L'important développement des deux premières vertèbres cervicales chez les Bovini étudiés par rapport aux autres Mammifères est étroitement lié à la présence et à l'extension des cornes.

a) L'accroissement en largeur des Atlas est marqué par un important développement des ailes sous l'influence des muscles obliques crâniens de la tête, positionnés sur la face ventrale de la vertèbre et rattachés à l'occipital et aux pariétaux, des muscles scalènes : Splenius, Omo-transversaires et Longs intertransversaires, localisés en bordure d'aile et qui se retrouvent sur les apophyses transverses de l'Axis.

Ce développement des ailes est proportionnel à la longueur des cornes. C'est le Buffle antique qui présente l'Atlas le plus large. Pour l'Axis le poids de la tête provoque un développement en largeur moindre par rapport à l'Atlas. C'est au niveau des apophyses transverses que l'influence des cornes

est plus marquée. Chez *Pelorovis antiquus* ces apophyses sont plus obliques, ceci montre le rôle important de ces muscles scalènes.

C'est donc par l'intermédiaire de l'Atlas que les appendices frontaux conditionnent le développement en largeur de l'Axis.

- b) Mais si le poids de la tête dû aux cornes provoque une augmentation de la largeur de l'Atlas et de l'Axis, on constate que ce développement n'est pas uniforme sur toute la longueur des vertèbres. L'orientation et l'implantation de ces cornes sont les deux autres facteurs qui influencent l'évolution en largeur de ces vertèbres cervicales. La position des cornes vers l'avant par rapport à l'axe transversal et vers le haut par rapport au plan horizontal chez l'Aurochs entraîne, en plus de la partie caudale, un élargissement de la partie crâniale. Le Buffle antique possède un Atlas et un Axis peu développés dans la partie crâniale; ceci est dû à la position en arrière et vers le bas de ses cornes. Les vertèbres cervicales du Bison des steppes se rapprochent de la morphologie de celles de l'Aurochs, mais la partie crâniale est moins large; ses cornes se disposent dans l'axe transversal. Cet élargissement de la partie crâniale est sous l'influence des muscles obliques caudaux de la tête, rattachés à la crête ventrale de l'Axis.

3. Position et mouvements de la tête

L'élargissement de la partie crâniale de l'Axis semble lié à l'amplitude des mouvements de rotation du complexe "Occipital-Atlas" autour de l'axe formé par l'apophyse odontoïde. L'Aurochs paraît donc présenter une meilleure adaptation aux mouvements latéraux de la tête. L'alourdissement du crâne provoque, en plus du développement des ailes et de l'arc ventral, une augmentation en largeur des surfaces articulaires caudales de l'Atlas. Cet accroissement permet une meilleure assise entre les deux premières vertèbres cervicales; c'est le cas pour *Pelorovis antiquus*.

Ces trois éléments entraînent un meilleur maintien de l'ensemble "Occipital-Atlas-Axis".

Le développement des fosses atloïdiennes ne paraît pas être lié à la présence d'appendices frontaux. En effet, le Bison des steppes comme le Renne et le Bouquetin ne présentent pas de fosses bien individualisées, par contre les Equidae présentent des fosses profondes. Au niveau de ces fosses se trouvent les muscles droits latéraux de la tête qui se rattachent à la face interne des apophyses jugulaires. Ces muscles participent aux mouvements de flexion de la tête. L'amplitude de ces mouvements est plus importante chez *Pelorovis antiquus* et *Bos primigenius* que chez *Bison priscus*.

La forme de l'apophyse épineuse de l'Axis sur laquelle se rattachent les muscles obliques caudaux de la tête venant de l'Atlas, montre une extension différente chez l'Aurochs d'une part et le Buffle antique et le Bison des steppes d'autre part. Cette morphologie est à corrélérer avec la possibilité de relèvement de la tête, plus importante chez l'Aurochs.

En conclusion, l'Aurochs est, parmi les trois bovini

étudiés, l'animal qui présente la meilleure adaptation à la course. La longueur, l'implantation et l'orientation des cornes entraînent un développement différent de l'Atlas et de l'Axis chez ces trois bovini fossiles. Les mouvements de la tête (rotation latérale, relèvement et flexion) ne sont pas directement sous l'influence des cornes. L'amplitude de ces mouvements est plus importante chez *Bos primigenius* que chez *Bison priscus* et *Pelorovis antiquus*.

REMERCIEMENTS

Nos remerciements vont à Monsieur Yves COPPENS, Professeur au Collège de France, pour l'attention qu'il a bien voulu prêter à ce travail, ainsi qu'aux directeurs et conservateurs des musées et laboratoires qui nous ont permis d'étudier leur collection, en particulier Monsieur Henry de LUMLEY, Professeur au Muséum National d'Histoire Naturelle. Nous remercions vivement A. LISTER qui nous a communiqué toutes ses données. Les illustrations ont été réalisées par Madame S. Vanden BRINCK-LONG et par Monsieur S. SERRE.

REFERENCES

- ALIMEN, H., C. ARAMBOURG et A. SCHREUDER (1958) -
La grotte de Fontéchevade. Troisième partie : Géologie et Paléontologie. Archives Institut de Paléontologie Humaine, Paris, vol. 29.
- BALOUT, L. (1962) -
Fouilles préhistoriques à Alger. Revue africaine. T. XVI, 1er et 2ème trimestre, p. 470-471.
- BARONE, R. (1976) -
Anatomie comparée de Mammifères domestiques, 1, Ostéologie (vol. 2). Lab. Anat. Ecol. Vét., Lyon, 811 p.
- BOULE, M. (1910) -
Les grottes de Grimaldi. Géologie et Paléontologie. Archives Institut de Paléontologie Humaine, Paris 1, p. 75-156.
- BOULE, M. et L. VILLENEUVE (1927) -
La grotte de l'Observatoire à Monaco. Archives Institut de Paléontologie Humaine, Paris (1).
- BONIFAY, M.-F. (1971) -
Les Carnivores quaternaires du Sud-Est de la France. Mémoire Muséum National d'Histoire Naturelle Paris, série C, vol. 21, No 2, 377 p., fig., tabl.
- BOURDIER, F. (1976) -
Les industries paléolithiques anté-würmiennes dans le Nord-Ouest de la France. In de LUMLEY, H. (dir.), La Préhistoire Française, 1 : Les civilisations paléolithiques et mésolithiques de la France. 9ème Congrès U.I.S.P.P., Nice, 13-18 septembre 1976, (C.N.R.S.), Paris, p. 956-963.
- BRUGAL, J.P. (1983) -
Applications des analyses multidimensionnelles à l'étude du squelette des membres des grands Bovidés pléistocènes (grotte de Lunel-Viel, Hérault). Perspectives évolutives. Thèse 3ème cycle, Université Aix-Marseille II, Faculté des Sciences de Luminy, 449 p.
- CREGUT, E. (1979) -
La faune de Mammifères du Pléistocène moyen de la Caune de l'Arago à Tautavel, Pyrénées-Orientales. Thèse de 3ème cycle, Université de Provence, 2 vol., 381 p.
- DRIESCH, A. von den (1976) -
A guide to the measurement of animal bones from archaeological sites. Peabody Museum Bull., 1, Peabody Museum Archaeology and Ethnology, Harvard University ed.
- GENTRY, A.W. (1978) -
I. Bovidae. In : MAGLIO, V.J. and H.B.S. COOKE (Eds) : Evolution of African Mammals. Cambridge, Harvard University Press, p. 540-572.
- GROVES, C.P. (1981) -
Systematic relationship in the Bovini (Artiodactyla, Bovidae). Z. Zool. Syst. Evolution fos. Sch., vol. 19/4, p. 264-278.
- HADJOUIS, D. (1985) -
Les Bovidés du gisement Atérien des Phacochères (Alger). Contribution à l'étude des Bovidés du Pléistocène moyen et supérieur du Maghreb. Thèse de 3ème cycle, Université Paris 6, Muséum National d'Histoire naturelle, 329 p.
- HADJOUIS, D. (1985) -
Les Bovidés (Artiodactyla, Mammalia) du gisement Atérien des Phacochères (Alger). Interprétations paléoécologiques et phylogénétiques. C.R. Acad. Sc., Paris, vol. 301, série II, (17), p. 1251-1254.
- HILTZEIMER, M. (1919) -
Wisent und Ur. Jahresber. Ver. vaterl. Naturk., Wurt 65.
- JEQUIER, J.P., J. BOESSNECK und H. STAMPFLI (1963) -
Seeberg Bürgaschisee-Süd. Bern, Teil 3, Die Tierreste, Acta Bernensia II, p. 117-196.
- LEHMANN, U. (1949) -
Der Ur im Diluvium Deutschlands und seine Verbreitung. N. Jahrb. F. Miner., Geol. Paleont., Stuttgart, Bd 90 (2), p. 173-180.

- LONNBERG, E. (1933) -
Description of a fossil Buffalo from east Africa.
Arkiv. Zool. Stockholm, 25A, (17), p. 1-32.
- OLSEN, S.J. (1960) -
Skeletal characters of Bison and Bos. Peabody
Museum Bull. XXXV, Peabody Museum
Archaeology Ethnology, Havard University ed., (4),
p. 7-10.
- POMEL, A. (1884) -
Le buffle antique [*Bubalis (arni) antiquus*,
DUVERNOY]. Carte géologique de l'Algérie,
Paléontologie, Monographie des Vertébrés (1), p.
1-94.
- REQUATE, H. (1957) -
Zur Naturschichte des Ures (*Bos primigenius*,
BOJANUS 1827). Nach Schadel und Skelett funden
in schlewwig Holstein. Z. Tierzuchtug Zuchtungs
Biologie, vol. 70 (4), p. 297-338.
- RUTIMEYER, L. (1865) -
Beiträge zu einer Paläontologischen Geschichte
des Wiederkäuer, zunachst zu Linnes genus *Bos*.
Berh. Naturf. Ges. Basel, vol. 4, 229 p.
- SERRE, F. (1987) -
Contribution à l'étude des grands Mammifères du
site du Pléistocène Moyen de Terra Amata
(Nice-Alpes Maritimes) - Paléontologie, Taphonomie
et Paléo-éthnologie. Mem. DEA. Quaternaire :
Géologie, Paléontologie Humaine, Préhistoire.
Muséum National d'Histoire Naturelle, 237 p.
- SIMPSON, G.G. (1941) -
The principles of classification and a classification
of Mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 85,
350 p.
- STUART, A.J. (1982) -
Pleistocene vertebrates in the British Isles.
University Cambridge. Longman, London and
New-York, p. 1-211.
- SUTCLIFFE, A.J. and K. KOWALSKI (1976) -
Pleistocene Rodents of the British Isles. Bull. Brit.
Mus. Nat. Hist. (Geol.), vol. 27, p. 33-147.

ANNEXES

Tableau III : Mesures des Atlas de *Bison priscus*
 Table III : Measurement of the *Bison priscus*' Atlases

Mesures						
Sites n°	1	2	3	4	5	6
Barrington D28736	123,0	-	-	-	88,0	52,0
D28734	152,0	-	138,0	-	108,0	66,0
D30925	133,0	-	131,0	-	95,0	66,0
D30924	133,0	-	129,0	-	86,0	53,0
D30923	136,0	-	136,0	-	108,0	56,0
D30922	145,0	-	137,0	-	91,0	59,0
D29950	145,0	-	133,0	-	99,0	60,0
D28741	-	-	134,0	-	87,0	62,0
D29433	142,0	-	130,0	-	93,0	62,0
D28733	147,0	-	136,0	-	88,0	52,0
B4	131,0	-	117,0	210,0	96,0	57,0
B5	142,0	-	134,0	-	80,0	57,0
Le Placard	150,1	142,9	126,9	232,5	112,0	58,7
Saint Acheul	136,4	135,7	-	-	98,0	63,2
Grimaldi (gr. du Prince) 557	135,8	-	128,3	-	97,2	55,1
558	140,8	-	131,7	-	110,0	71,1
561	124,8	-	110,3	-	96,3	48,0
Arago D16 DQY8 5587	132,0	-	124,8	-	99,8	58,5
Effectifs N	17	2	16	2	18	18
Moyennes X	138,17	139,30	129,81	221,25	96,23	55,36
Variances V	69,14	25,92	55,13	253,12	80,46	181,82
Ecart-types On-1	8,31	5,09	7,42	15,90	8,97	13,48

Tableau IV : Mesures des Atlas de *Bison primigenius*
 Table IV : Measurement of the *Bison primigenius*' Atlases

Mesures							
Sites n°	1	2	3	4	5	6	7
Gisement des Phacochères 421	140,2	-	137,7	-	108,6	59,4	77,0
120	143,3	-	148,5	-	114,6	62,2	75,5
1313	137,3	-	124,8	-	104,0	62,2	77,5
1376	-	-	124,4	-	-	59,6	77,0
1018	-	-	-	-	-	60,5	75,3
Biache-St-Vaast 81 D	-	-	-	-	-	73,0	73,0
79 47H D3	-	-	-	-	-	73,7	73,5
Fontéchevade F DIV 54	135,5	-	136,0	-	112,0	63,5	79,0
id.	-	-	78,6	-	109,4	61,3	77,5
id.	-	-	135,0	-	108,3	65,5	77,3
Ilford 48046	145,0	-	140,0	287,0	-	55,0	79,0
45507	144,0	-	134,0	267,0	-	59,0	71,0
45508	141,0	-	128,0	258,0	-	62,0	75,0
Effectifs N	7	-	10	3	6	13	13
Moyennes X	140,90	-	128,70	270,66	109,48	62,83	75,96
Variances V	12,46	-	362,52	220,33	12,95	28,04	5,68
Ecart-types σ_{n-1}	3,53	-	19,04	14,84	3,59	5,29	2,38

Tableau V : Mesures des Atlas de *Pelorovis antiquus*
 Table V : Measurement of the *Pelorovis antiquus*' Atlases

Mesures							
Sites n°							
Gisement des Phacochères 18	137,7	134,0	138,0	306,0	96,2	46,0	95,9
154	135,4	-	145,4	-	105,3	46,0	101,4
1441	124,5	120,7	142,4	-	104,0	39,5	104,0
1542	136,7	-	-	-	108,7	50,5	108,0
1789	-	-	127,5	-	87,5	49,5	87,4
2117	-	-	-	-	95,5	48,2	95,9
429	125,0	-	-	-	85,4	42,5	86,0
2486	134,6	-	-	-	100,6	49,5	97,6
Effectifs N	6	2	4	1	8	8	8
Moyennes X	132,31	127,35	138,32	306,0	97,90	46,46	96,91
Variances V	35,50	88,44	61,31	-	68,85	14,62	58,29
Ecart-types σ_{n-1}	5,95	9,40	7,83	-	8,35	3,82	7,63

Tableau VI : Calculs effectués sur les Atlas de quatre populations de bovini pour établir le "ratio-diagrams" 1
 Table VI : Calculation made on the Atlases of the four bovine populations to obtain the ratio-diagrams 1

Mesures						
Variables	1	2	3	4	5	6
<u>Population de référence</u> <u>Bison bison et</u> <u>Bison bonasus</u>						
Effectifs N	12	12	12	12	12	12
Moyennes X réf.	112,57	114,85	110,14	175,83	82,47	61,69
Ecart-types On-1	6,95	11,97	13,93	22,68	7,94	7,45
Log. X réf.	2,051	2,060	2,042	2,245	1,916	1,790
<u>Bison priscus</u>						
Effectifs N	17	2	16	2	18	18
Moyennes X	138,17	139,30	129,81	221,25	96,23	55,36
Log. X	2,140	2,144	2,113	2,345	1,983	1,743
Log. X - log. X réf.	0,089	0,084	0,071	0,099	0,067	-0,046
<u>Bos primigenius</u>						
Effectifs N	7	-	10	3	6	13
Moyennes X	140,90	-	128,70	270,66	109,48	62,83
Log. X	2,149	-	2,109	2,432	2,039	1,798
Log. X - log. X réf.	0,098	-	0,067	0,187	0,123	0,008
<u>Pelorovis antiquus</u>						
Effectifs N	6	2	4	1	8	8
Moyennes X	132,31	127,35	138,32	306,00	97,90	46,46
Log. X	2,121	2,105	2,141	2,486	1,990	1,667
Log. X - log. X réf.	0,070	0,044	0,099	0,241	0,075	-0,123

Tableau VII : Mesures des Axis de *Bison priscus*
 Table VII : Measurement of the *Bison priscus*' Axes

Mesures					
Sites n°	1	2	3	4	5
Malarnaud	117,7	88,2	134,6	67,1	140,6
Arago D16 DQ8 5586	131,5	-	139,9	-	115,3
Barrington CEG 1902	123,0	86,0	128,0	56,0	-
CEG 1900	139,0	91,0	135,0	60,0	170,0
D 28758	143,0	88,0	136,0	61,0	176,0
D 29951	120,0	86,0	127,0	59,0	147,0
D 28740	125,0	87,0	132,0	60,0	152,0
D 30929	109,0	71,0	113,0	52,0	131,0
D 28761	-	81,0	119,0	55,0	-
D 28760	-	75,0	126,0	58,0	-
D 28759	-	83,0	133,0	59,0	-
D 28763	-	87,0	128,0	59,0	-
Effectifs N	8	11	12	11	7
Moyennes \bar{X}	126,03	83,92	129,29	58,74	147,41
Variances V	127,45	36,86	57,29	14,58	449,27
Ecart-types σ_{n-1}	11,29	6,07	7,57	3,82	21,20

Tableau VIII : Mesures des Axis de *Bison primigenius*
 Table VIII : Measurement of the *Bison primigenius*' Axes

Mesures	1	2	3	4	5
Sites n°					
Fontéchevade F DIV 51	98,9	74,0	119,8	55,4	118,0
id.	-	81,5	128,2	56,0	-
id.	-	-	-	56,6	-
Biache-St-Vaast 49K D6	-	-	128,2	55,6	-
ss n°	119,4	87,6	138,6	64,7	147,0
Gargas	149,5	81,4	138,3	58,6	175,8
Gisement des Phacochères 155	111,2	87,5	132,0	59,5	139,4
242	-	82,0	125,0	60,0	-
1153bis	-	-	128,0	58,8	-
ss n°	-	-	-	58,4	-
Ilford 45513	-	85,0	131,0	58,0	-
48047	134,0	90,0	139,0	59,0	163,0
1606	133,0	81,0	136,0	52,0	165,0
45512	145,0	99,0	135,0	53,0	174,0
45511	-	89,0	134,0	59,0	-
Barrington B 16	-	73,0	124,0	48,0	-
X 17270 138 c	130,0	82,0	146,0	64,6	-
X 17291 2	127,5	77,6	128,0	60,7	-
Lunel Viel LVI 16475	143,3	93,0	146,8	63,4	-
LVI 16674	138,4	100,4	151,4	65,0	-
Effectifs N	11	16	18	20	7
Moyennes \bar{X}	130,02	85,25	133,85	58,32	154,60
Variances V	231,69	61,94	71,46	18,99	438,81
Ecart-types σ_{n-1}	15,22	7,87	8,45	4,36	20,95

Tableau IX : Mesures des Axis de *Pelorovis antiquus*
 Table IX : Measurement of the *Pelorovis antiquus*' Axes

Mesures						
Sites n°		1	2	3	4	5
Gisement des Phacochères	2485	-	-	-	59,6	131,5
	1153	-	-	110,5	52,0	-
	1152	81,0	79,5	123,3	53,6	-
	143	100,0	77,2	128,6	52,2	114,0
	31	111,0	76,0	127,4	56,0	137,0
	2115	95,0	87,4	125,0	60,2	121,0
	2114	92,0	79,0	121,5	57,5	111,0
	272	100,2	72,6	-	55,0	121,0
Effectifs N		6	6	6	8	6
Moyennes \bar{X}		96,53	78,62	122,72	55,76	122,58
Variances V		99,78	24,62	42,56	9,94	100,04
Ecart-types σ_{n-1}		9,99	4,96	6,52	3,15	10,00

Tableau X : Calculs effectués sur les Axes de quatre populations de bovini pour établir le "ratio-diagrams" 2
 Table X : Calculation made on the Axes of the four bovines populations to obtain the ratio-diagrams 2

Mesures					
Variables	1	2	3	4	5
<u>Populations de référence</u>					
<u>Bison bison et Bison bonasus</u>					
Effectifs N	8	8	8	8	8
Moyennes X réf.	96,36	67,98	106,50	48,50	116,01
Variances V réf.	49,12	37,26	32,61	8,89	71,31
Ecart-types On-1	7,01	6,10	5,71	2,98	8,44
Log. X réf.	1,904	1,832	2,027	1,686	2,065
<u>Bison priscus</u>					
Effectifs N	8	11	12	11	7
Moyennes X	126,03	83,92	129,29	58,74	147,41
Log. X	2,100	1,924	2,116	1,769	2,168
Log. X - log. X réf.	0,116	0,092	0,085	0,083	0,104
<u>Bos primigenius</u>					
Effectifs N	11	16	18	20	7
Moyennes X	130,02	85,25	133,85	58,32	154,60
Log. X	2,114	1,931	2,127	1,766	2,189
Log. X - log. X réf.	0,130	0,098	0,099	0,080	0,124
<u>Pelorovis antiquus</u>					
Effectifs N	6	6	6	6	6
Moyennes X	96,53	78,62	122,72	55,76	122,58
Log. X	1,985	1,895	2,089	1,746	2,088
Log. X - log. X réf.	0,001	0,063	0,062	0,060	0,023