

LE RHINOCÉROS ACHEULÉEN DE LA GROTTTE DE KOUDARO I  
(GÉORGIE, URSS) ET LE PROBLÈME DES ESPÈCES RELICTES DU  
PLÉISTOCÈNE DU CAUCASE

par

CLAUDE GUÉRIN \* & GENNADYI F. BARYCHNIKOV \*\*

RÉSUMÉ

L'âge des niveaux acheuléens du gisement géorgien de Koudaro I a été très discuté. L'attribution à *Dicerorhinus etruscus brachycephalus* des restes de rhinocéros qu'ils contiennent permet de proposer deux hypothèses : Pléistocène moyen médian, zone 22, ou Pléistocène moyen récent. La seconde est renforcée par la détermination de la même forme dans les niveaux moustériens d'une autre grotte du Caucase. Ceci pose le problème du rôle de ce massif comme zone refuge pendant le Quaternaire.

ABSTRACT

About 18 rhinoceros remains of the Koudaro I Cave (Georgia, USSR) which were found in the Acheulean levels of this site, belong to *Dicerorhinus etruscus brachycephalus*. Such a determination allow us to propose two hypothesis for the age of these levels, which is hardly discussed : medium or upper part of the Middle Pleistocene. It is possible that this species could survive in the Caucasus Mountains much more lengthily than in the other parts of Europe, and this is confirmed by the determination of the same rhino in another Caucasian cave of Mousterian age.

MOTS-CLÉS : MAMMALIA, PERISSODACTYLA, *DICERORHINUS ETRUSCUS BRACHYCEPHALUS*, EUROPE, CAUCASE MAJEUR, PLÉISTOCÈNE, ZONE REFUGE, ESPÈCES RELICTES.

KEY-WORDS : MAMMALIA, PERISSODACTYLA, *DICERORHINUS ETRUSCUS BRACHYCEPHALUS*, REFUGE ZONE, RELIC SPECIES, EUROPE, CAUCASUS MOUNTAINS, PLEISTOCENE.

\* Centre de Paléontologie stratigraphique et Paléoécologie associé au CNRS (UA 11), Centre des Sciences de la Terre, Université Claude Bernard-Lyon I, 43 bd du 11 Novembre 1918, 69622 Villeurbanne Cedex France.

\*\* Institut de Zoologie de l'Académie des Sciences de l'URSS, Léninegrad 199164, URSS.

## GÉNÉRALITÉS

Le massif du Caucase qui se situe à la limite de plusieurs régions zoogéographiques recèle actuellement une riche faune de mammifères comptant des espèces relictives témoins de peuplements plus anciens. Il semble que la région ait aussi joué ce rôle de zone refuge au cours du Pléistocène. D'assez nombreuses faunes quaternaires y ont été recueillies et plusieurs d'entre elles posent des problèmes de datation. Parmi ces faunes figurent des restes de rhinocéros jamais très abondants et qui n'ont pas en général fait jusqu'à présent l'objet d'une étude détaillée.

Les restes de rhinocéros proviennent de gisements de deux types : préhistoriques et purement paléontologiques (fig. 1).

Les gisements paléolithiques se situent en Géorgie (Koudaro I, Tsona, Tzoutzkhvati, Sakajia, Dzroutchoula, Sagvardjilé, Tsopi), en Arménie (Erivan) et en Azerbaïdjan (Azykh). Les restes de rhinocéros de plusieurs d'entre eux (Sagvardjilé, Tsopi) avaient été déterminés comme *Coelodonta antiquitatis* mais ont tous été par la suite rapportés au genre *Dicerorhinus* (Vekua 1978 ; Touchabramichvili & Vekua 1982). En

revanche il n'y a pas de rhinocéros dans plusieurs gisements importants et récemment fouillés du Caucase du Nord, comme Ilskaïa 1 et 2, Barakaïevskaïa, Monacheskaïa. En ce qui concerne les gisements purement paléontologiques, *Dicerorhinus etruscus* et *Coelodonta antiquitatis* ont été reconnus dans le Caucase du Nord (Vérétchaguine 1959), et *D. cf. etruscus* a été signalé en Géorgie à Achalkalaki (Vekua 1962). Enfin, dans le très riche gisement de Binagady (sables bitumineux de la péninsule d'Apchéron) une espèce particulière a été décrite par Dzhaferov (1955, 1960), *Rhinoceros binagadensis*.

Jusqu'à une date récente les restes de rhinocéros de Koudaro I n'étaient pas déterminables au niveau spécifique : il s'agissait de fragments d'émail dentaire et de phalanges attribués à *Dicerorhinus* sp. (Barychnikov 1977 ; Vérétchaguine & Barychnikov 1980). Des fouilles entreprises de 1978 à 1984 sous la direction de V.P. Lioubine ont permis la découverte d'un matériel nouveau qui rend possible la détermination spécifique de ce rhinocéros.

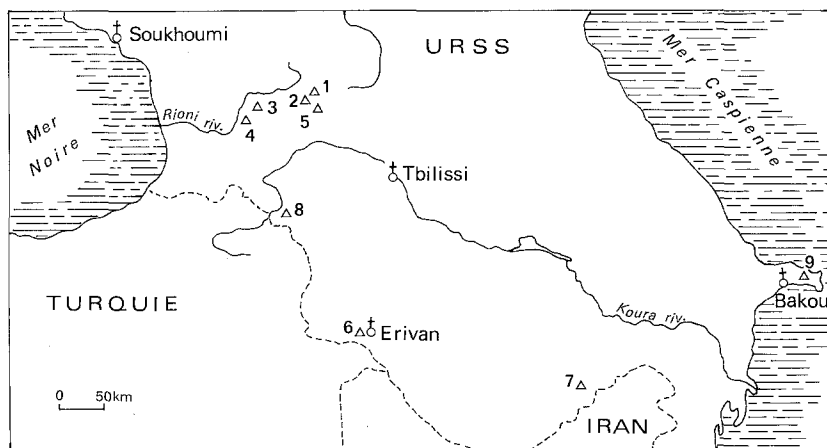


Fig. 1 — Principaux gisements à rhinocéros du Pléistocène moyen et supérieur du Caucase.

Main rhinoceros bearing sites from Middle and Upper Pleistocene of Caucasus.

1 = Koudaro I ; 2 = Tsona ; 3 = Tzoutzkhvati ; 4 = Sakajia ; 5 = Dzroutchoula ; 6 = Erivan ; 7 = Azykh ; 8 = Achalkalaki ; 9 = Binagady.

## LE GISEMENT DE KOU DARO I

La grotte de Koudaro I s'ouvre à 1600 m d'altitude sur le flanc sud du mont Tchassovali, près du village de Kvaisi en république autonome d'Ossétie méridionale (République fédérée de Géorgie). Elle est creusée dans des calcaires jurassiques et son entrée surplombe d'environ 260 m le lit de la rivière Djoudjourine (bassin de la Rioni), en rive droite de celle-ci. Elle a été

découverte en 1955 (Lioubine *et alii* 1978). Elle comporte trois galeries étroites dites respectivement orientale, méridionale et obscure, cette dernière étant orientée NW. Les deux premières débouchent par deux entrées indépendantes. L'épaisseur du remplissage atteint ici 4 m, et on y a reconnu 5 niveaux culturels correspondant à quatre périodes d'occupation

par l'homme préhistorique, allant de l'Acheuléen (niveau 5) à l'Enéolithique (niveau 1).

Les restes de rhinocéros proviennent de la galerie obscure, à la base des niveaux acheuléens (couche 5c), et l'âge de cette couche est discuté : moitié supérieure du Pléistocène ancien (Lioubine & Kolboutov 1961), Pléistocène moyen récent, c'est-à-dire Riss (Barychnikov 1977), ou même début du Pléistocène supérieur (Lioubine *et alii* 1978 ; Lioubine 1980 ; Vérétychaguine & Barychnikov 1980). Cette couche se subdivise en 6 horizons lithologiques et est constituée de sédiments argilo-sableux gris-jaune riches en phosphates, avec localement des concrétions nodulaires recouvertes d'une croûte noire et quelques fragments de calcaire fortement corrodés. L'état de certains fossiles (un crâne complet d'ours par exemple) montre que la compaction des sédiments a été faible. La liste faunique de la couche 5c est la suivante :

*Homo* sp.  
*Macaca* cf. *sylvana* LINNÉ  
*Hystrix* sp.  
*Cricetulus* cf. *argyropuloi* I. GROMOV

*Mesocricetus planicola* ARGYROPOULO  
*Prometheomys schaposchnikovi* SATUNIN  
sp.  
*Arvicola mosbachensis* SCHMIDTGEN  
*Pitymys* cf. *majori* THOMAS  
*Microtus* ex. gr. *arvalis* LINNÉ  
*Canis* cf. *etruscus* F. MAJOR (*sensu lato*)  
*Vulpes* cf. *vulpes* (LINNÉ)  
*Ursus* cf. *thibetanus* G. CUVIER  
*Ursus deningeri* VON REICHENAU  
*Mustela* sp.  
*Panthera spelaea* (GOLDFUSS)  
*Panthera pardus* (LINNÉ)  
*Felis* sp.  
*Capreolus capreolus* (LINNÉ)  
*Cervus* cf. *elaphus* LINNÉ  
*Megaceros* sp.  
*Bison* sp.  
*Capra* cf. *caucasica* GÜLDENSTAEDT & PALLAS.  
*Dicerorhinus etruscus brachycephalus* (SCHROEDER, GUÉRIN).

## LES RESTES DE RHINOCÉROS

### DÉTERMINATION :

Outre quelques petits fragments de dents et d'os longs, la grotte de Koudaro I a livré près de 20 restes de rhinocéros :

- D<sup>2</sup> supérieure, horizon 4, 1978, n° 31898.
- D<sup>3</sup> supérieure brisée, horizon 3, 1978.
- P<sup>3</sup> supérieure, horizon 4, 1978, n° 31897.
- M<sup>2</sup> supérieure, horizon 4, 1983, n° 31902.
- demi-mandibule gauche juvénile portant D<sup>2</sup>-D<sup>4</sup>, 1980, n° 31899.
- fragment de diaphyse d'humérus, horizon 3, 1978.
- pisiforme, horizon 4, 1980.
- fragment d'épiphyse distale de fémur, 1978.
- calcanéum droit, horizon 2, 1980, n° 31900.
- premier cunéiforme, horizon 3, 1980.
- métatarsien II droit, horizon 3, 1980, n° 31901.
- 5 phalanges (deux premières axiales, deux secondes latérales, une troisième axiale, horizons 1, 3 et 8).
- deux sésamoïdes, horizons 3 et 8.

L'ensemble du matériel provient de la couche 5c.

Tous les restes sont conservés à la section d'histoire de la thériofaune de l'Institut zoologique de l'académie des sciences de l'URSS à Léningrad. Quelques pièces du rhinocéros de Binagady conservées dans la même collection ont été utilisées comme matériel de comparaison.

Parmi le matériel de Koudaro I, ce sont les dents, les tarsiens et le métapode qui présentent au mieux les caractéristiques anatomiques de *Dicerorhinus etruscus brachycephalus*, ce que confirment les données biométriques (tabl. 1). Nous retiendrons à titre d'exemple la morphologie des jugales supérieures (fig. 2A, B et C) et plus particulièrement le profil de leurs ectolophes (fig. 2D), ainsi que les dimensions et proportions du calcanéum (fig. 3). Pour plus de détails, pour une description détaillée de la sous-espèce en question et pour une comparaison biométrique avec les autres rhinocéros du Pléistocène européen, on se reportera au travail de Guérin (1980).

### AFFINITÉS :

Le rhinocéros de Koudaro I présente tous les caractères de *Dicerorhinus etruscus brachycephalus*. Du

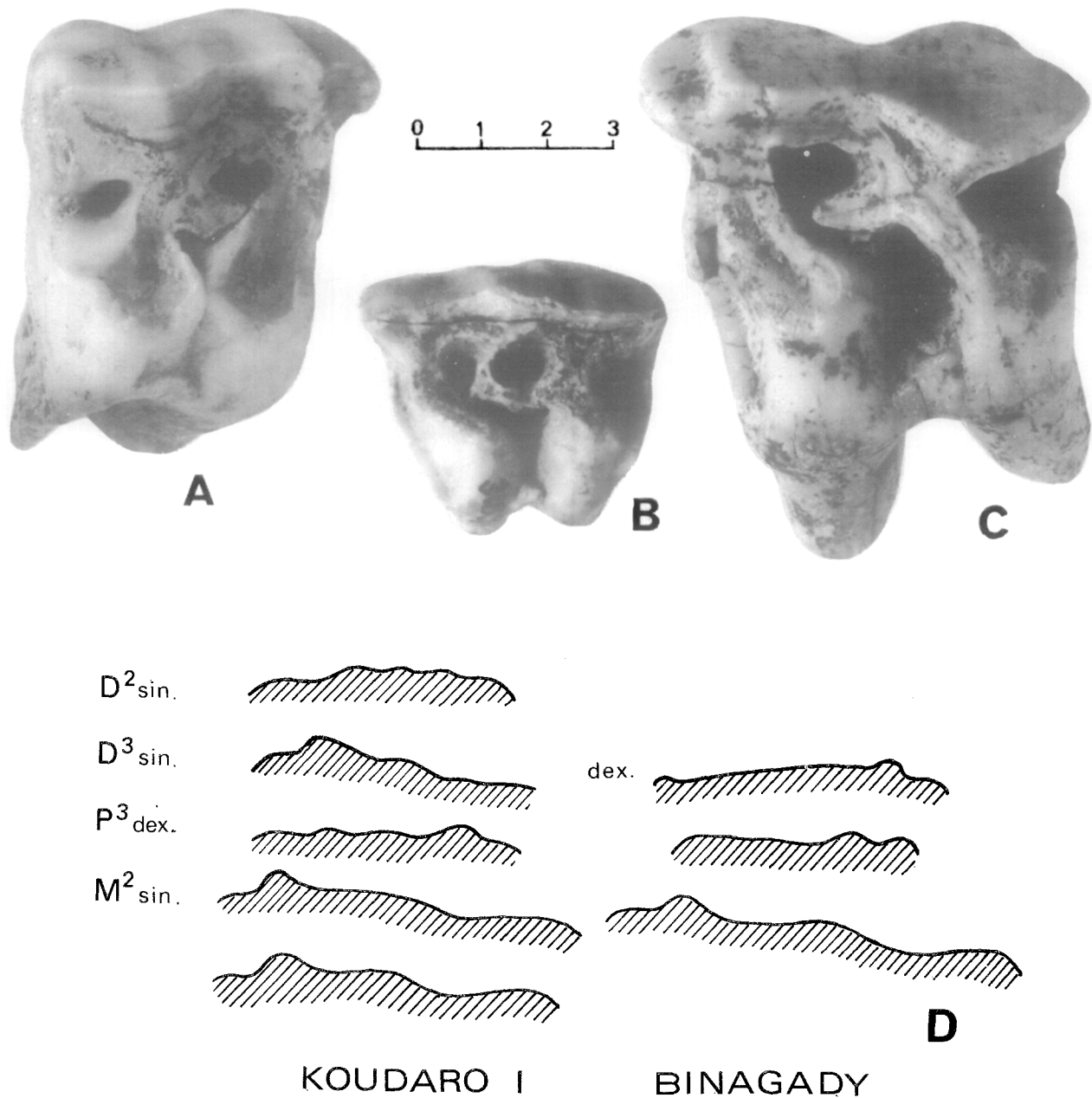


Fig. 2 — *Dicerorhinus etruscus brachycephalus* de Koudaro I.

A : P<sup>3</sup> sup. droite n° 31897, vue occlusale.

B : D<sup>2</sup> sup. gauche n° 31898, vue occlusale.

C : M<sup>2</sup> sup. gauche n° 31902, vue occlusale.

D : comparaison des profils d'ectolophes de 4 dents jugales supérieures du *D. e. brachycephalus* de Koudaro I et de 3 jugales supérieures du « *Rhinoceros binagadensis* » de Binagady.

*Dicerorhinus etruscus brachycephalus* from the Koudaro I cave.

A : Upper right P<sup>3</sup>, occlusal view.

B : Upper left D<sup>2</sup>, occlusal view.

C : Upper left M<sup>2</sup>, occlusal view.

D : ectoloph profile comparison of four cheek-teeth of *D. e. brachycephalus* from the Koudaro I cave and of three cheek-teeth of « *Rhinoceros binagadensis* » from Binagady.



point de vue biométrique il est nettement plus petit que *D. mercki* et plus élancé que *D. hemitoechus*.

Le rhinocéros de Koudaro I est aussi plus gracile que celui de Binagady, qui par sa taille, ses proportions et sa morphologie, nous paraît très proche de *D. hemitoechus* (Guérin 1980, p. 1016). Le profil des ectolophes des jugales supérieures (fig. 2D) nous confirme dans l'idée que *Rhinoceros binagadensis* n'est très probablement qu'un synonyme de *Dicerorhinus hemitoechus* dont il ne pourrait constituer au plus qu'une sous-espèce particulière. *D. etruscus brachycephalus* est également présent dans la couche 6 de la grotte d'Azykh (Azerbaïdjan) où nous avons pu le reconnaître grâce notamment à deux prémolaires et surtout grâce à un Mc III (fig. 4) dont la morphologie et les proportions sont caractéristiques. L'ensemble du matériel nous a été obligeamment communiqué par notre collègue Damir Gadjiev, de Bakou.

C'est enfin le même rhinocéros qui a été recueilli dans la grotte moustérienne d'Erivan (Arménie) par S.K. Mejloumian : un semi-lunaire, un pyramidal et un trapézoïde gauches, et un fragment de molaire supérieure droite conservés à l'Institut de zoologie de l'Académie des Sciences d'Arménie à Erivan se révèlent tout aussi caractéristiques que le matériel de Koudaro I.

*D. etruscus brachycephalus*, répandu dans toute l'Europe pendant la première partie du Pléistocène moyen, vivait dans des environnements variés, avec une préférence marquée pour la forêt claire (chênaie mixte ou conifères) et les paysages de buissons, sous un climat relativement humide. Il était peu sensible à la température.

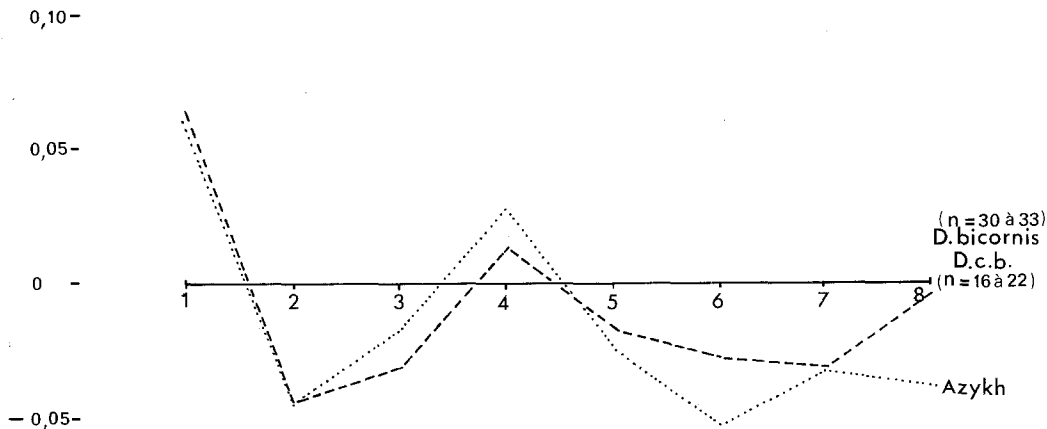


Fig. 4 — Diagramme des rapports des dimensions du Mc III n° 6/622 du *D. etruscus brachycephalus* d'Azykh et des *D. e. brachycephalus* d'Europe occidentale. Les différences sont exprimées en logarithmes décimaux. Les variables sont dans l'ordre celles indiquées dans le tabl. 1 C.

Ratio diagrams of the Mc III n° 6/622 from the Azykh cave rhino and the *D. etruscus brachycephalus* of Western Europe. Decimal logarithm differences with the mean of recent *D. bicornis*. Dimensions in the same order as in table 1 C.

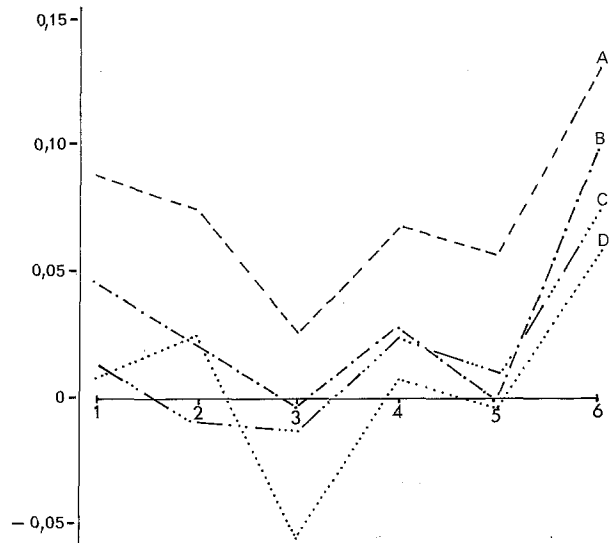


Fig. 3 — Diagramme des rapports des dimensions du calcanéum du rhinocéros de Koudaro I et des trois *Dicerorhinus* du Pléistocène moyen et supérieur d'Europe occidentale. Les différences sont exprimées en logarithmes décimaux. Le référentiel est *Diceros bicornis* actuel. Les variables sont dans l'ordre celles indiquées dans le tabl. 1 B. n = nombre de spécimens.

Ratio diagrams of the dimensions of the calcaneus in the Koudaro I cave rhinoceros and of the three Middle and Upper Pleistocene *Dicerorhinus* of Western Europe. Decimal logarithm differences with the mean value of recent *D. bicornis*. Dimensions in the same order as in table 1 B. n = number of specimens.

*Diceros bicornis* : n = 18 à 29 ; *Dicerorhinus mercki* : n = 9 à 12 ; *D. hemitoechus* : n = 19 à 25 ; *D. etruscus brachycephalus* d'Europe occidentale : n = 24 à 28.

## CONCLUSION

Les restes de rhinocéros de Koudaro I, qui proviennent tous de la couche 5c et y sont associés à une industrie acheuléenne, appartiennent à *Dicerorhinus etruscus brachycephalus*. La détermination du rhinocéros au niveau de la sous-espèce permet d'apporter de nouveaux arguments concernant l'âge du gisement, jusqu'ici très controversé. Deux hypothèses peuvent dorénavant être proposées :

- en Europe occidentale cette forme de rhinocéros disparaît dans la partie supérieure de la zone 22 (Guérin 1980, 1982), ce qui correspond à un des épisodes terminaux de la glaciation du Mindel. Certains des mammifères de la couche 5c, comme *Canis cf. etruscus* et *Ursus deningeri* qui viennent d'y être reconnus, militent en faveur d'un âge antérissien. En effet, ils sont connus dans la partie supérieure du complexe de Tiraspol (plaine russe), qui se corrèle avec la zone 22 (Guérin *et alii* 1983, tabl. 1) et dans les faunes galériennes (= cromériennes *sensu stricto*) tardives correspondant à la fin de la zone 21. Les zones 21 et 22 font partie du Pléistocène ancien au sens des stratigraphes soviétiques et constituent la première moitié du Pléistocène moyen pour leurs collègues d'Europe occidentale. Dans cette hypothèse la partie basale du remplissage acheuléen de Koudaro I peut être attribuée à une époque à peu près contemporaine de la glaciation mindélienne ;

- une autre hypothèse est toutefois possible : le Caucase est en effet à l'heure actuelle une zone refuge où se retrouvent des espèces relictées (par exemple la panthère, la hyène et jusqu'à une époque très récente le bison). Il est possible que pendant les périodes glaciaires il ait eu aussi le même rôle puisqu'un gros *Lagomyinae* du genre *Proochotona*, le petit porc-épic *Hystrix vinogradovi* ARGYROPOULO et le rhinocéros de Merck y ont survécu jusqu'au Moustérien (Azykh, Koudaro III, Taglar, Tsopi) tandis que l'ours des cavernes y persistait jusqu'à l'Holocène ancien (Vorontsovskaja, Taling-Leget). Dans cette deuxième hypothèse la couche 5c de Koudaro I pourrait être plus récente ; il n'est pas invraisemblable que *D. e. brachycephalus* ait survécu dans le Caucase plus tard que dans le reste de l'Europe, peut-être jusqu'au Pléistocène supérieur. Cette idée se trouve singulièrement renforcée par les récentes découvertes de la grotte d'Erivan, puisque nous pouvons attribuer à ce rhinocéros les restes recueillis dans un niveau moustérien. Ceci déplace nettement dans le temps l'époque probable de sa disparition dans le Caucase, la culture moustérienne étant apparue un peu avant la fin du Pléistocène moyen. Le rôle de zone refuge joué par le Massif du Caucase aurait pu être favorisé par la diversité des paysages végétaux, avec une prédominance des forêts clairsemées et des secteurs buissonneux ; pendant les glaciations cette partie de la Géorgie devait être relativement humide et tiède.

## Remerciements

Nous tenons à remercier le Professeur Lioubine, directeur des fouilles de Koudaro, Madame Mejloumian, responsable des fouilles d'Erivan, Madame G. Nuraeva qui réalisa les

moulages des restes de rhinocéros, Madame M. Dolgolenko et Monsieur Chabane pour leurs travaux de traductions.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BARYCHNIKOV G.F. (1977) - Les conditions naturelles et la faune de mammifères du Caucase central à l'époque de l'Anthropogène tardif. *Izv. Soc. féd. Géographie*, Moscou, 3 : 246-254 (en russe).

DZHAFAROV R.D. (1955) - A new representative of the Quaternary Rhinoceros (*Rhinoceros binagadensis* sp.

nova) in the Binagadinsk fauna. Location of Quaternary fauna and flora at Binagadinsk, 4 Trud. Estest.-Istori. Mus. G. Zardabi, *Akad. Nauk. Azerb. SSR*, Bakou, 10 : 65-88 (en russe).

DZHAFAROV R.D. (1960) - Le rhinocéros de Binagady. *Trav. Mus. hist. nat. Acad. Sci. Azerbaïdjan*, Bakou, 12, 100 p. (en russe).

- GUÉRIN C. (1980) - Les rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale. Comparaison avec les espèces actuelles. *Docum. Lab. Géol. Lyon*, **79**, 1185 p.
- GUÉRIN C. (1982) - Première biozonation du Pléistocène européen, principal résultat biostratigraphique de l'étude des *Rhinocerotidae* (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur d'Europe occidentale. *Geobios*, Lyon, **15**, 4 : 593-598.
- GUÉRIN C., MOURER-CHAUVIRÉ C., BALLELIO R., FAURE M. & DEBARD E. (1983) - Biostratigraphie comparée des faunes de grands mammifères et d'oiseaux du Pléistocène moyen et supérieur en Europe occidentale et en URSS d'Europe. *Bull. Assoc. fr. Et. quat.*, Paris, **2/3**, 14-15 : 133-144.
- LIUBINE V.P. & KOLBOUTOV A.D. (1961) - La plus ancienne population humaine du territoire de l'URSS et la paléogéographie du Caucase. *Bull. comm. et. période quat.*, Moscou, **26** : 74-88.
- LIUBINE V.P., RENGARTEN N., TCHERNIAKHOVSKI A., BARYCHNIKOV G.F. & LEVKOVSKAÏA G. (1978) - Caverne Koudaro I. In Guide réunion franco-soviétique « Dynamique des interactions du milieu naturel et de la société préhistorique ». *Inst. Géogr. Inst. Archéol. Acad. Sci. URSS*, Moscou : 118-134.
- LIUBINE V.P. (1980) - Résultats de l'étude des indicateurs lithostratigraphiques et biostratigraphiques. In « Les stations paléolithiques des cavernes de Koudaro en Ossétie méridionale ». *Nauka édit.*, Moscou : 153-166 (en russe).
- LIUBINE V.P. & BARYCHNIKOV G.F. (1984) - L'activité de chasse des plus anciens habitants du Caucase (Acheuléen, Moustérien). *L'Anthropologie*, Paris, **88**, 2 : 221-229.
- LIUBINE V.P., TCHERNIAKHOVSKI A., BARYCHNIKOV G.F., LEVKOVSKAÏA G. & SELIVANOVA N.B. (1985) - La grotte de Koudaro I (résultats de recherches pluridisciplinaires). *L'Anthropologie*, Paris, **89**, 2 : 159-180.
- TOUCHABRAMICHVILI D.N. & VEKUA A.K. (1982) - Le Paléolithique en Géorgie, le système quaternaire de Géorgie. *Metsniereba édit.*, Tbilissi : 178-197 (en russe).
- VEKUA A.K. (1962) - La faune des mammifères du Pléistocène inférieur d'Akhalkalaki. *Acad. Sci. RSS Géorgie édit.*, Tbilissi, 207 p. (en géorgien).
- VEKUA A.K. (1980) - Les vertébrés fossiles des grottes de Tzoutzkhvati. In « Etude des cavernes de Colchide ». *Metsniereba édit.*, Tbilissi : 75-87 (en russe).
- VÉRÉTCHAGUINE N.K. (1959) - Les mammifères du Caucase, histoire de la formation d'une faune. *Acad. Sci. URSS édit.*, Moscou et Leningrad, 704 p. (en russe).
- VÉRÉTCHAGUINE N.K. & BARYCHNIKOV G.F. (1980) - Restes de mammifères dans la galerie orientale de la grotte de Koudaro I. In « Les stations paléolithiques des cavernes de Koudaro en Ossétie méridionale ». *Nauka édit.*, Moscou : 51-62 (en russe).