

MUNIBE (Antropologia-Arkeologia) 57	Homenaje a Jesús Altuna	205-219	SAN SEBASTIAN	2005	ISSN 1132-2217
-------------------------------------	-------------------------	---------	---------------	------	----------------

Nouvelles données paléogéographiques et chronologiques sur les *Caprinae* (Mammalia, Bovidae) du Pléistocène moyen et supérieur d'Europe

Nuevos datos paleográficos y cronológicos sobre los Caprinae (Mammalia, Bovidae) del Pleistoceno medio y superior de Europa

MOTS CLÉS: *Caprinae*, Pléistocène moyen, Pléistocène supérieur, Europe, biostratigraphic.

PALABRAS CLAVE: *Caprinae*, Pleistoceno medio, Pleistoceno superior, Europa, bioestratigrafía.

Evelyne CRÉGUT-BONNOURE*

RÉSUMÉ

La révision et l'étude des Ovibovini, Ovini et Caprini provenant du Pléistocène moyen et supérieur européen permet de préciser les modalités de leur mise en place, leur origine et leur évolution. Six genres (*Soergelia*, *Praeovibos*, *Ovibos*, *Ovis*, *Hemitragus*, *Capra*) et neuf espèces sont reconnues (*S. elisabethae*, *P. priscus*, *O. pallantis*, *O. ammon*, *H. bonali*, *H. cedrensis*, *C. ibex*, *C. caucasica*, *C. pyrenaica*). La durée de vie de chacune d'entre elles peut être précisée et une nouvelle répartition chronologique et géographique en découle. Un appauvrissement progressif de la diversité des taxons au cours du Pléistocène moyen et supérieur est observé.

ABSTRACT

The revision and the study of the Ovibovini, Ovini and Caprini dated from the middle and upper Pleistocene, give new precision on their immigration in Western Europe, their origin and their evolution. Six genera (*Megalovis*, *Soergelia*, *Praeovibos*, *Ovibos*, *Ovis*, *Hemitragus*, *Capra*) and nine species are identified (*S. elisabethae*, *P. priscus*, *O. pallantis*, *O. ammon*, *H. bonali*, *H. cedrensis*, *C. ibex*, *C. caucasica*). A precise duration for the life of each species is established and allows for them a new chronological and geographical chart. From the beginning of the Middle Pleistocene to the end of the Upper Pleistocene there is a progressive diminution of the taxa number

RESUMEN

La revisión y el estudio de los Ovibovini, Ovini y Caprini provenientes del Pleistoceno Medio y Superior europeos permite precisar las modalidades, de inmigración, su origen y su evolución. Seis géneros (*Soergelia*, *Praeovibos*, *Ovibos*, *Ovis*, *Hemitragus*, *Capra*) y nueve especies han sido reconocidas (*S. elisabethae*, *P. priscus*, *O. pallantis*, *O. ammon*, *H. bonali*, *H. cedrensis*, *C. ibex*, *C. caucasica*, *C. pyrenaica*). El tiempo de vida de ellos puede ser precisado, así como una nueva repartición cronológica y geográfica. Ha sido observado un progresivo empobrecimiento de la diversidad de los taxones en el curso del Pleistoceno Medio y Superior.

LABURPENA

Europako Goi Pleistozenoko eta Erdi Pleistozenoko Ovibovini, Ovini eta Caprini-en ikusketa eta azterketak horien agerpen, jatorri eta bilakaeraren modalitateak ikertzeko aukera ematen du. Sei genero (*Soergelia*, *Praeovibos*, *Ovibos*, *Ovis*, *Hemitragus*, *Capra*) eta bederatzizko espezie (*S. elisabethae*, *P. priscus*, *O. pallantis*, *O. ammon*, *H. bonali*, *H. cedrensis*, *C. ibex*, *C. caucasica*, *C. pyrenaica*) onartu dira. Horietako bakoitzaren bizi-iraupena zehaztu ahal izan da, eta ondorioz banaketa kronologiko eta geografiko berri bat egin da. Berebat, murrizketa bat antzeman da taxonen ugartasunean Goi Pleistozenoan eta Erdi Pleistozenoan zehar.

* EVELYNE CRÉGUT-BONNOURE, Muséum Requien 67, rue Joseph-Vernet 84000 Avignon France
E-mail: musee.requien@wanadoo.fr

INTRODUCTION

La famille des Caprinae GILL, 1872 est largement présente dans les faunes européennes du Pléistocène moyen et supérieur. Elle y est représentée par des membres de la tribu des Caprini GRAY, 1821, des Ovini CRÉGUT-BONNOURE, 2002 et des Ovibovini GRAY, 1872. Des synthèses sur leur répartition chronologique et géographique ainsi que sur leur anatomie ont été réalisées il y a quelques années (DELPECH & HEINTZ 1976; CRÉGUT-BONNOURE 1992 a, b, c, d; CRÉGUT-BONNOURE & GUÉRIN 1996). Les analyses ont été poursuivies et une nouvelle synthèse basée sur l'examen d'environ 200 sites du Plio-Pléistocène de France, d'Italie, d'Espagne, de Suisse, d'Allemagne, d'Autriche, de Grèce, de Russie et de Géorgie a vu le jour (CRÉGUT-BONNOURE 2002). Il en découle une meilleure appréciation des caractères morphologiques des espèces ayant entraîné quelques rectifications d'attribution. Nos connaissances sur la répartition chronologique et géographique des Caprinae ont ainsi progressé. Ce présent article résume quelques uns des résultats obtenus.

I- LES OVIBOVINI DU PLÉISTOCÈNE MOYEN

En Europe trois taxons peuvent être reconnus au début du Pléistocène moyen: *Soergelia elisabethae* SCHAUB, 1951, *Praeovibos priscus* STAUDINGER, 1908 et *Ovibos pallantis* H.-SMITH, 1827. Ce sont de nouveaux immigrants adaptés aux importantes dégradations climatiques de l'époque. En effet, les Caprinae du Pléistocène inférieur sont représentés par sept espèces dont six n'ont aucun lien avec celles du Pléistocène moyen: *Megalovis balcanicus* CRÉGUT-BONNOURE & DIMITRIJEVIĆ à paraître, *P. mediterraneus* CRÉGUT-BONNOURE, 2002, *S. minor* MOYÀ-SOLÀ, 1987, *S. brigittae* KOSTOPOULOS, 1996, *S. intermedia* CRÉGUT-BONNOURE & DIMITRIJEVIĆ à paraître, *Hemitragus orientalis* CRÉGUT-BONNOURE & SPASSOV, 2002; seul *Ovis ammon antiqua* (POMMEROL, 1880) est repérable au Pléistocène inférieur et moyen.

a- *Soergelia elisabethae*

L'espèce dispose de chevilles osseuses courtes, épaisses à la base et se rétrécissant dans le tiers final, qui sont portées par un pédicule relativement long. Elles sont dirigées latéralement et vers le haut selon un angle de divergence à la base de 120° chez le mâle et de 130° à 140° environ chez la femelle, puis inclinées à mi-parcours

vers le bas et l'avant. Leur surface est très profondément cannelée à l'avant et leur section est variable: arrondie chez le mâle, elliptique chez la femelle. On remarque la présence de deux boursofflures: une à la base, l'autre à mi-parcours, révélant des nodosités sur les étuis cornés. La mandibule à un diastème sans crête et un foramen mandibulaire étroit en comparaison du boeuf musqué, relativement rapproché de P/2. Les molaires ont des lobes pincés. Il existe une médifossette aux molaires supérieures pouvant être précédée d'une fossette linguale et un éperon postérieur à la post-fossette se remarque sur M1/ et M2/. La M3/ à un métastyle rectiligne différencié en crochet à la base. La face linguale de la P/4 est plus ou moins plane, le lobe postérieur est beaucoup plus court que chez les autres Ovibovini et plus étroit que l'antérieur. Le dernier lobe de M/3 est faiblement divergent à la base mais long, à face linguale pincée au sommet puis arrondie à mi-parcours jusqu'à la base. L'humérus ressemble à celui du bœuf musqué mais s'en distingue par une diaphyse verticale, un épicondyle médial à base plane, caudalement épais et de section arrondie. Les métapodes sont allongés, à diaphyse en sablier et à condyles distaux ramassés (type *Rangifer*).

S. elisabethae a été identifié dans six localités européennes:

- Allemagne: Süssenborn (KAHLKE 1969 a), Bad Frankenhausen (une mandibule attribuée initialement à une jeune femelle de *P. priscus*; KAHLKE 1963, CRÉGUT-BONNOURE 2002), Kapellenberg (KAHLKE 1969 a);
- France: Igue de Saint Sol Belcastel: un humérus attribué initialement à *P. priscus* (PHILIPPE *et al.* 1980, CRÉGUT-BONNOURE 2002);
- Italie: La Tour de Grimaldi (deux jugales diversement interprétées: *C. primigenia* pour E. RIVIERE (1879), *O. antiqua* pour P.E. MOULLÉ (1997-1998));
- Hongrie: Zlatý Kůň (FEJFAR 1961);
- Roumanie: Bugilesti (RĂDULESCO & SAMSON 1965).

Tous ces sites datent du Pléistocène moyen. Les localités allemandes ont été rapportées au Mindel, Süssenborn étant le site le plus ancien (début du Mindel; KAHLKE 1975). D'après la microfaune, il conviendrait de le vieillir et de le dater du début du Pléistocène moyen (R.D. KAHLKE, communication orale). Bad Frankenhausen a été placé dans le Riss (CRÉGUT & GUÉRIN 1979) mais le contexte géologique ne permet pas de retenir cette hypothèse (KAHLKE 1995): il date du milieu ou de la

fin du Mindel. L'Igüe de Saint Sol Belcastel d'après l'ensemble de la faune est attribuable au Mindel. Les espèces reconnues à la Tour de Grimaldi sont révélatrices d'un âge Pléistocène moyen ancien. Dans l'état actuel des données, *S. elisabethae* peut donc être considérée comme une espèce guide de la partie inférieure et moyenne du Pléistocène moyen.

b- Praeovibos priscus

Le crâne mâle possède des bosses sus-orbitaires proéminentes, plus élevées que le plan du frontal, à surface supérieure bosselée. Le frontal présente une rupture de pente au niveau des bosses orbitaires, étant plus élevé à l'arrière. Les chevilles osseuses sont portées par un court pédicule et leur éloignement à la base est plus important que celui d'*Ovibos*; leur base est fortement convexe, sans résorption osseuse ni exostoses; elles sont longues (dépassant le plan basal du crâne), étroites (moins d'un quart de la surface du frontal), de largeur constante, compressées dorso-ventralement, inclinées dès la base vers le bas et l'extérieur, faiblement incurvées vers l'avant. La constriction post-orbitaire a pratiquement la même largeur que celle du pariétal. Le crâne femelle a des chevilles plus écartées à la base et à surface moins élevée au-dessus du crâne. Les dents jugales inférieures et supérieures ont morphologie voisine de celles d'*O. moschatus* mais distinctes: présence d'un épaississement cingulaire labial entre les lobes des molaires inférieures, fréquence plus élevée des îlots accessoires sur la face occlusale des prémolaires supérieures, présence d'un îlot labial accessoire sur celle des molaires supérieures, d'un épaississement cingulaire et d'une colonnette linguale en arrière du lobe antérieur de ces dernières. La surface interstylienne antérieure de la M3/ est très concave et non alignée avec la postérieure qui est donc en position plus labiale. Le squelette a pratiquement la même morphologie que celui d'*Ovibos* mais les proportions diffèrent. Les métapodes sont plus allongés et graciles que ceux du bœuf musqué et la diaphyse s'élargit uniquement dans le tiers distal.

P. priscus a été reconnu de la Sibérie (SHER 1971) à l'Europe occidentale ainsi qu'en Amérique du Nord (KURTÉN & ANDERSON 1981; McDONALD *et al.* 1991).

En Europe, ses restes ont été identifiés dans douze localités:

- Allemagne: Süssenborn (un crâne femelle et deux métapodes attribués initialement à *Ovibos*

- ainsi qu'une première phalange; KAHLKE 1969 b; CRÉGUT-BONNOURE 2002), Bad Frankenhausen (STAUDINGER 1908), Mosbach II (SCHERTZ 1937),

- Angleterre: Trimmingham, Walcot et Eccles (DAWKINS 1883, REYNOLD 1934), Westbury-sub-Mendip (une M2/ rapportée initialement à cf. *Soergelia elisabethae*; GENTRY 1999; CRÉGUT-BONNOURE 2002),

- Pologne: Bielchowitz (ou Bielzowice) (KOWARZIK 1912; RYZIEWICZ 1955),

- République tchèque: Stránská Skála (SCHIRMEISEN 1927), Zlatý Kůň (FEJFAR 1961),

- France: Caune de l'Arago (CRÉGUT 1979),

- Espagne: Cueva Victoria (deux métapodes fragmentaires, deux cubonaviculaires; CRÉGUT-BONNOURE 2002).

L'analyse comparée du matériel permet de discerner deux sous-espèces que l'on peut définir grâce à la morphologie et à la biométrie (CRÉGUT-BONNOURE 2002): la première, *P. priscus priscus*, de grande taille, est caractérisée entre autres par une M3/ à surface interstylienne postérieure relativement longue, une P/3 à métaconide isolé en une forte colonnette, un canon antérieur à échancrure intercondylienne étroite sur la face dorsale, prolongée sagitalement vers le haut par un sillon, à diaphyse épaisse au niveau sus-articulaire et relativement mince au niveau du foramen nourricier. La seconde, *P. priscus delumleyi* CRÉGUT-BONNOURE, 2002, de taille plus modeste présente une M3/ à surfaces interstyliennes antérieure et postérieure symétriques, une P/3 molarisée et un canon antérieur à échancrure intercondylienne large sur la face dorsale, à diaphyse mince au niveau sus-articulaire et relativement épaisse au niveau du foramen nourricier. Elles correspondent *grosso modo* à l'opposition d'un "bloc" continental sous climat froid (Mosbach II, Süssenborn, Bad Frankenhausen: *P. priscus priscus*) et d'un "bloc" méditerranéen sous climat moins rigoureux (Caune de l'Arago) voire très tempéré (Westbury-sub-Mendip, Cueva Victoria: *P. priscus delumleyi*).

En Europe occidentale, la découverte la plus ancienne est celle de Süssenborn. Les sites de Trimmingham, Walcot et Eccles correspondent aux séries du Forest Bed d'âge Pléistocène moyen ancien. Cependant, l'origine précise des crânes concernés n'est pas connue avec certitude (STUART 1982). A Westbury-sub-Mendip, l'espèce proviendrait des brèches jaunes, correspondant à l'unité 19 du "Calcareous Member" datées du Cromérien (SCHREVE *et al.* 1999). La localité de Mosbach II serait contemporaine (MAUL *et al.* 2000). Les lo-

calités de la Caune de l'Arago, de Bad Frankenhausen, de Zlatý Kůň, de Stránská Skála et de Bielschowitz datent de la partie médiane du Pléistocène moyen, plus précisément du Mindel. C'est aussi le cas d'une partie du remplissage de Cueva Victoria (CRÉGUT-BONNOURE 1999). *P. priscus* est donc un taxon de la partie inférieure et moyenne du Pléistocène moyen européen.

e- *Ovibos pallantis*

L'espèce ressemble au bœuf musqué actuel pas les proportions. Elle est indiquée dans quelques rares sites du Pléistocène moyen (CRÉGUT-BONNOURE 1984). Le spécimen trouvé dans un magasin à Barnwell pourrait provenir des séries du Cromer Forest Bed (KAHLKE 1964). Plusieurs restes ont été décrit de Süssenborn (KAHLKE 1969 b); seul le crâne mâle correspond à ce taxon (CRÉGUT-BONNOURE 2002). On peut rappeler que les points de vue divergent quant à l'attribution spécifique des spécimens européens que l'on rapporte soit à *O. pallantis* (RYZIEWICZ 1934, 1955; Sher 1971; TIKHONOV 1998; RAUFUSS & KOENIGSWALD 1999), soit à *O. moschatus* ZIMMERMANN, 1780 soit à *O. moschatus pallantis*. Les proportions crâniennes du spécimen de Süssenborn diffèrent nettement d'*O. moschatus* actuel, *O. pallantis* me semble pour l'instant le terme le mieux adapté.

II- LES CAPRINI ET OVINI DU PLÉISTOCÈNE MOYEN

À partir du Mindel, la diversité des Caprinae augmente légèrement, deux ongulés particuliers aux reliefs se notant: *Ovis ammon antiqua* et *Hemitragus bonali* HARLÉ & STEHLIN, 1913. A la fin du Pléistocène moyen émerge *H. cedrensis* CRÉGUT-BONNOURE, 1989 et le bouquetin alpin, *Capra ibex* LINNÉ, 1758 fait sa première apparition.

a- *Ovis ammon antiqua*

L'espèce a la taille des plus grands *Ovis ammon* actuels. Le crâne mâle est haut, étroit. L'arrière crâne est court mais saillant et le frontal de type «pain de sucre». Les chevilles osseuses sont longues, très étendues de l'avant vers l'arrière (la face rostrale se situant au niveau du milieu des orbites) mais surtout très larges, très rapprochées à la base, inclinées dès leur départ vers l'extérieur, le bas et l'arrière. La section basale est sub-ovale et l'apicale sub-triangulaire, à angle rostro-dorsal net. Le crâne femelle a des chevilles courtes, d'inclinaison latérale modérée et des orbites saillantes. Pour la dentition, je renvoie le lec-

teur aux synthèses précédentes (CRÉGUT 1979; CRÉGUT-BONNOURE & GUÉRIN 1996).

Cette espèce est déjà présente en Europe dans le Pliocène terminal de Bulgarie (SPASSOV & CRÉGUT-BONNOURE 1999) ainsi qu'à la fin du Pléistocène inférieur en Grèce (une M2/ laissée en nomenclature ouverte (KOSTOPOULOS 1996)). Il y a donc un diachronisme de l'apparition de ce taxon entre l'est et l'ouest de l'Europe occidentale. Au Pléistocène moyen, *O. a. antiqua* est reconnu dans treize localités:

- Italie: Magliana (PORTIS 1918), Visogliano (CATTANI *et al.* 1991),
- France: l'Arago (CRÉGUT 1979), Pont-du-Château (POMMEROL 1880), Camp-de-Peyre (DELPECH *et al.* 1978),
- Espagne: Cueva Victoria (CRÉGUT-BONNOURE 1999),
- Portugal: Galeria Pesada (BRUGAL 2004; CRÉGUT-BONNOURE & BRUGAL à paraître),
- Hongrie: Uppony I, Tarkö (JANOSSY 1969),
- République Tchèque: terrasse de Turány (MUSIL 1968),
- Angleterre: Westbury-sub-Mendip (GENTRY 1999; CRÉGUT-BONNOURE 2002),
- Géorgie: Koudaro I (CRÉGUT-BONNOURE & BARYCHNIKOV 2005), Sakajia (CRÉGUT-BONNOURE 2002).

En France, tous les sites sont d'âge mindélien ainsi que ceux d'Espagne et d'Italie. En République Tchèque, D. JANOSSY place la séquence d'Uppony I dans une phase qu'il situe entre 300.000 ans et 200.000 ans (1969). La terrasse de Turány est datée du Pléistocène moyen.

Le site le plus ancien serait Westbury-sub-Mendip, le plus récent Galeria Pesada qui est daté du Riss (MARKS *et al.* 2002). Cependant la cavité géorgienne de Sakajia est datée du Pléistocène supérieur (Würm ancien; BARYCHNIKOV 1989; VEKUA & LORDKIPANIDZE 1998). Étant donné que je n'ai pu trouver aucun détail sur la faune associée et que dans le cas de Koudaro I l'attribution des couches de base au Würm ancien est erronée (CRÉGUT-BONNOURE & BARYCHNIKOV 2005), je préfère considérer la datation comme incertaine et méritant confirmation.

O. a. antiqua est donc présent durant tout le Pléistocène moyen ancien en Europe occidentale. Il perdure plus longtemps dans la péninsule ibérique et peut-être en Asie (Géorgie).

b- *Hemitragus bonali*

L'arrière crâne est plus développé que celui d'*H. jemlahicus*. Le frontal est long, légèrement

convexe de part et d'autre de la suture sagittale puis concave dans l'axe des forams supra-orbitaires, et légèrement gonflé dans l'axe de la face rostrale des chevilles. Les chevilles osseuses sont courtes et placées dans le même plan que le frontal en *norma lateralis*. Elles sont rapprochées à la base et divergentes vers l'extérieur et vers l'arrière, la courbure s'accroissant à mi-hauteur; leur face rostrale est étroite et pourvue d'une arête; leur épaisseur est constante et l'apex est large. Les dents et le squelette sont parfaitement connus (CRÉGUT-BONNOURE 1995; CRÉGUT-BONNOURE & GUÉRIN 1996). La morphologie varie dans le temps le métaconide de P/3 se dilate et se redresse tandis que la dilatation de l'entoconide de P/4 s'amointrit, le segment molaire se raccourcit, la base des molaires se rétrécit, la largeur sus-articulaire de l'extrémité distale du canon antérieur diminue et la divergence des quilles dorsales s'atténue. Enfin la lèvre trochléenne proximo-latérale du talus s'allonge. En ce qui concerne ces deux derniers ossements, il y a une convergence avec *Capra* ce qui révèle une mobilité différente du bas de la patte des populations les plus anciennes aux plus récentes. On est en droit de penser qu'il s'agit d'une réponse adaptative à un milieu plus escarpé.

H. bonali se rencontre dans vingt-six localités.

- Autriche: Hunsheim (DAXNER 1968),
- Angleterre: Westbury-sub-Mendip (GENTRY 1999; CRÉGUT-BONNOURE 2002),
- France: Escale (BONIFAY 1974-1975), Arago (CRÉGUT 1979), grottes Harlé et de l'Église (LAVILLE *et al.* 1972), couches X, I, G, H et K d'Aldène (BONIFAY 1989), Balaruc VII (CRÉGUT-BONNOURE 1988), Orgnac 3 (AOURAGHE 1992), Payre II (LAMARQUE 1996), Baume Bonne (PSATHI 1996), Bérigoule (CRÉGUT-BONNOURE 2002), Terra Amata (MOURER-CHAUVIRÉ & RENAULT-MISKOVSKY 1980), Igue-des-Rameaux (CRÉGUT-BONNOURE 2002), Coudoulous I (JAUBERT *et al.* 1999), Abri Vaufrey (DELPECH *et al.* 1983, DELPECH 1988), Abîmes de La Fage (attribué initialement à *Capra*; BOUCHUD 1973, CRÉGUT-BONNOURE 2002), Pech-de-l'Azé II (MARTINI-JACQUIN 1984 a), Combe Grenal (DELPECH & PRAT 1995),
- Espagne: Cueva Victoria (CRÉGUT-BONNOURE 1999), Atapuerca (quelques dents attribuées initialement à *Capra* par B. SÁNCHEZ CHILLÓN (1997) puis à *Capra sp./Hemitragus bonali* par J. VAN DER MADE (1998, 2001)),
- Portugal: Galeria Pesada (BRUGAL 2004; CRÉGUT-BONNOURE & BRUGAL à paraître),
- Italie: La Pineta (PERETTO *et al.*, 1983),

- Géorgie: Koudaro 1 (CRÉGUT-BONNOURE & BARYSHNIKOV 2005).

Les sites les plus anciens se situent dans la première moitié du Mindel: Escale, Hundsheim (FRANK & RABEDER 1997), les plus récents à la fin au Riss: couches G et H d'Aldène (FALGUERES *et al.* 1991), Abri Vaufrey, Abîmes de La Fage (MOURER-CHAUVIRÉ 1975), Pech-de-l'Azé II, Galeria Pesada. Toutefois Westbury-sub-Mendip est d'âge très probablement Cromérien.

H. bonali est donc présent en Europe occidentale du Cromérien au Riss final et son aire de répartition s'étend du nord-est de l'Asie (Géorgie) au nord-ouest de l'Europe occidentale (Angleterre), ainsi qu'en Europe méridionale (péninsule ibérique).

c- *Hemitragus cedrensis*

L'espèce a une taille inférieure à celle d'*H. bonali*, voisine de celle d'*H. jemlahicus* actuel. Le crâne est semblable à celui d'*H. bonali* mais le rétrécissement post-orbitaire est plus important, le gonflement des frontaux dans l'axe des chevilles est plus fort et les orbites latéralement très saillantes. Les dents jugales, à couronne plus courtes et moins épaisses que celles du tahr de Bonal, ont une morphologie bien distincte (CRÉGUT-BONNOURE 1989, 1995).

On trouve ce taxon dans six gisements:

- Cimay (BONIFAY 1974-1975; CRÉGUT-BONNOURE 1989),
- Les Cèdres (CRÉGUT-BONNOURE 1989),
- Rigabe (CRÉGUT-BONNOURE 1989),
- Le Bau de l'Aubesier (FERNANDEZ 2001),
- Saint-Marcel d'Ardèche (CRÉGUT-BONNOURE 1989),
- Arago (RIVALS 2002).

Ces lieux correspondent à un territoire s'étendant de la Basse Provence à l'extrême Est du Languedoc. Ils datent pour la majorité de la fin du Pléistocène moyen (Cimay, Les Cèdres, Rigabe, couches I & J du bau de l'Aubesier) et pour quelques uns du début du Pléistocène supérieur: à Rigabe, une partie du matériel provient de la couche I datée de la base de l'Éémien (BONIFAY 1960, 1965), au Bau de l'Aubesier, l'espèce est aussi présente dans la couche datée par thermoluminescence d'environ 199.000 B.P. (TRINKAUS *et al.* 2000), mais un âge éémien est cependant plus probable d'après la faune (FERNANDEZ 2001). A Saint Marcel, une comparaison avec la faune de l'abri Moula permet aujourd'hui de dater le niveau

concerné de l'Éémien (DEFLEUR *et al.* 2001). Enfin, à l'Arago, le matériel est issu d'un niveau du complexe stratigraphique sommital (Terres brunes) qui correspondrait à l'Éémien ou au tout début du Würm ancien (RIVALIS 2002).

H. cedrensis est donc une espèce guide de la fin du Pléistocène moyen et du début du Pléistocène supérieur du Sud-Est de la France. Quant aux individus de Saint Marcel d'Ardèche, de la couche H du Bau de l'Aubesier, et des terres brunes de l'Arago, ils représentent pour l'instant les derniers tahrs de France.

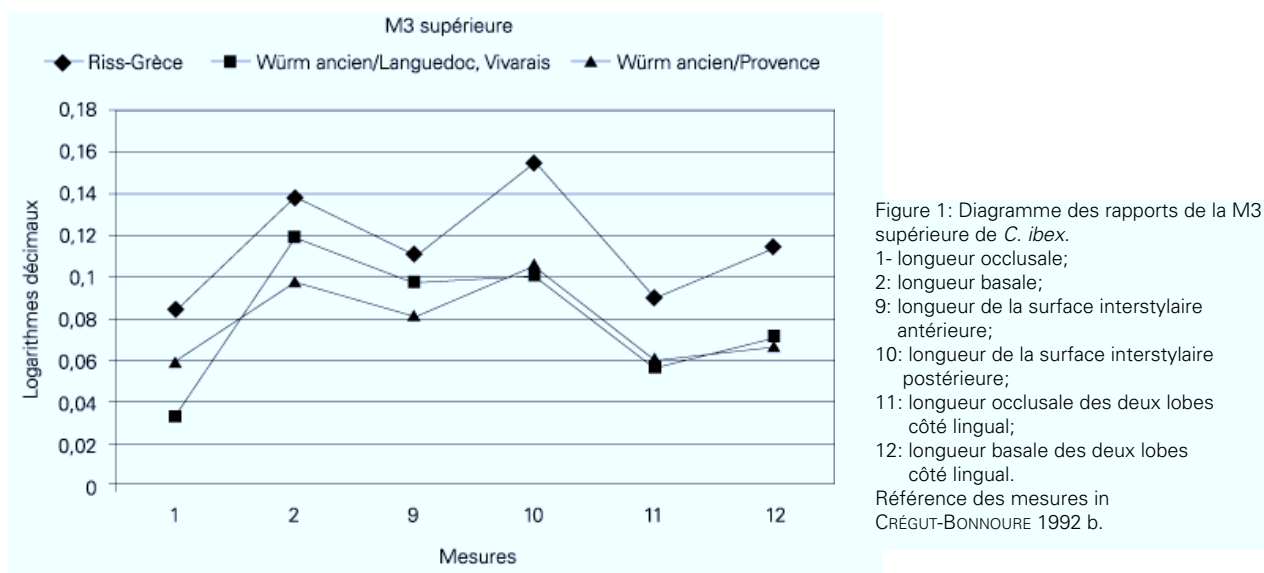
d- *Capra ibex*

La révision des matériaux du Néogène, du Pléistocène inférieur et de la première moitié du Pléistocène moyen attribués à *Capra* montre que ces déterminations sont dans tous les cas erronées (CRÉGUT-BONNOURE 2002): le *Capra* de Malaga (Busk 1877) est d'âge Miocène et correspond à un Bovidae de cette période, l'"*ibex cebennarum*" pontien d'Odessa (PAVLOW 1903) est sûrement proche de *Norbetia hellenica* (GENTRY 2000), *C. bohlini* (OZANZOY 1965) correspond à une espèce du genre *Gazella*, *C. rozetti* est une *Soergelia* (CRÉGUT-BONNOURE & GUÉRIN 1996) différente de *S. elisabethae* et plus ancienne (Pléistocène inférieur), *C. alba* est un *Hemitragus* (CRÉGUT-BONNOURE 1999) ainsi que le *C. ibex* de la couche D de l'Arago (MONCHOT 1998) et du site des Abîmes de La Fage (BOUCHUD 1973). En Afrique du Nord *C. primaeva* (ARAMBOURG 1979) correspond à un nouveau genre (*Pseudocapra* CRÉGUT-BONNOURE, 2002). Quant à *Caprovis savini* New-

ton, 1882 c'est un *Tragelaphe*; sa parenté avec l'*Antilospira robusta* (TEILHARD DE CHARDIN & TRASSAERT 1938) est probable. L'immigration de *Capra* en Europe est donc bien postérieure à celle d'*Ovis* et d'*Hemitragus*.

Sur l'ensemble de l'arc alpin et de ses bordures, l'arrivée du genre *Capra* en Europe occidentale est datée de la fin du Pléistocène moyen, aux alentours du Riss moyen: Petralona en Grèce (SICKENBERG 1971; TSOUKALA 1991), brèche de la Grotte du Prince en Italie (BARRAL & SIMONE 1967), Camburg en Allemagne (TOEPFER 1934). Lorsque la détermination spécifique est possible, c'est *C. ibex* qui est reconnu: faible divergence des chevilles osseuses, faces dorsale et ventrale sub-rectilignes, face rostrale plus ou moins dans le plan rostral du frontal, section sub-triangulaire. Dans les sites où existent des restes dentaires et des crânes, la M3/ a toujours une aile métastylaie développée au sommet et à la base de la couronne, où elle diverge fortement, ainsi que des surfaces interstyliques dissymétriques (fig. 1, mesures 9 & 10). Au Pléistocène moyen, la P/3 a un métaconide non dilaté et dirigé obliquement vers l'arrière, la P/4 n'a pas de renflement baso-labial, le tubercule médian sur la gorge de la trochlée proximale du talus est absent ainsi que le sillon de la face dorsale du cubonavculaire (CRÉGUT-BONNOURE & TSOUKALA 2005).

La véritable extension de l'espèce sur le territoire français correspond au Riss III qui est aussi la phase de régression d'*H. bonali*. C'est au Pléistocène supérieur qu'elle est la plus abondante et la plus polymorphe comme nous allons le voir.



III- LES CAPRINI ET LES OVIBOVINI DU PLÉISTOCÈNE SUPÉRIEUR

Les Caprini et les Ovibovini de l'Europe occidentale sont représentés respectivement par un seul genre: *Capra* avec trois espèces et *Ovibos* avec une seule espèce.

a- *Capra ibex*

Du Pléistocène moyen au Pléistocène supérieur, la morphologie change: le métaconide des P/3 des bouquetins alpins se redresse et, dans le cas de la Provence, se dilate progressivement. La base labiale des P/4 se gonfle. Au Würm ancien, les populations situées de part et d'autre de l'axe rhodanien forment des unités morphologiques et biométriques distinctes: à l'Est, on assiste à un raccourcissement deux premières molaires des populations provençales et au relatif développement de la troisième (Vallescure, Baume des

Peyrards, Le Tonneau), l'inverse s'observe à l'ouest (Les Pêcheurs, Mialet, La Sartanette) où par ailleurs la morphologie du crâne et des dents se révèle quelque peu différente (*C. ibex cebennarum* (GERVAIS, 1859) (CRÉGUT-BONNOURE 2002) (fig. 2 & 3). Ces différences sont l'indice d'une quasi-absence d'échanges est-ouest. Il est évident que l'estuaire du Rhône, doublé à l'époque par celui de la Durance, et l'extension des glaciers à partir des Alpes au niveau de Lyon ont formé des barrières naturelles tout au long du Pléistocène moyen et supérieur (MONTJUVENT *et al.* 1984 a & b). Les quelques analogies de proportions observées entre Vallescure et les Pêcheurs reflètent leur origine commune. Les Alpes, tout du moins leur partie sud, ont aussi joué le rôle de filtre: les populations du Würm ancien d'Italie montrent plus d'affinité avec le bouquetin de Petralona (*C. ibex macedonica* SICKENBERG, 1971) qu'avec celui de la Provence (CRÉGUT-BONNOURE & TSOUKALA 2005).

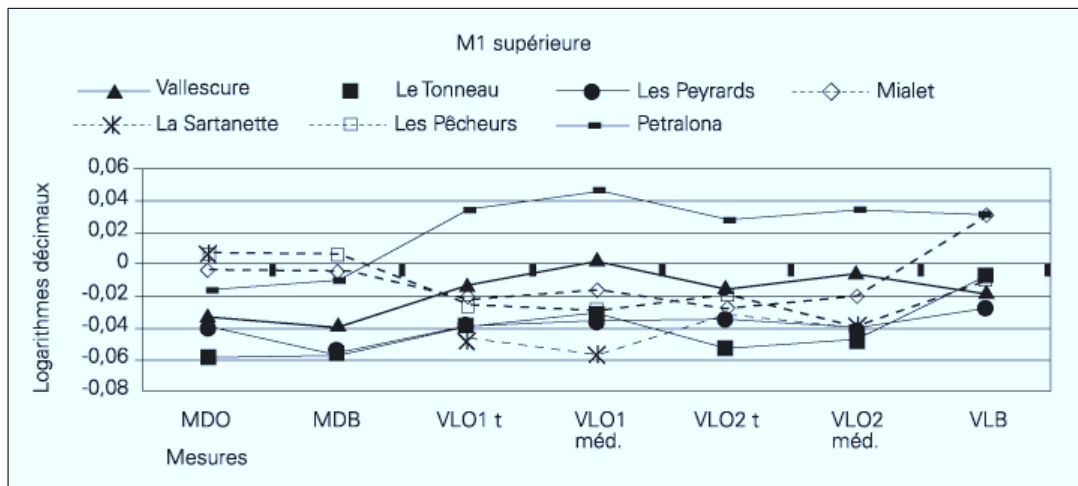


Figure 2: Diagramme des rapports de la M1 supérieure de *C. ibex* au Würmien ancien. MDO: longueur occlusale; MDB: longueur basale, VLO1t: épaisseur totale du premier lobe; VLO1 méd.: épaisseur médian du premier lobe; VLO2t: épaisseur totale du deuxième lobe; VLO2 méd.: épaisseur médiane du deuxième lobe; VLB: épaisseur à la base.

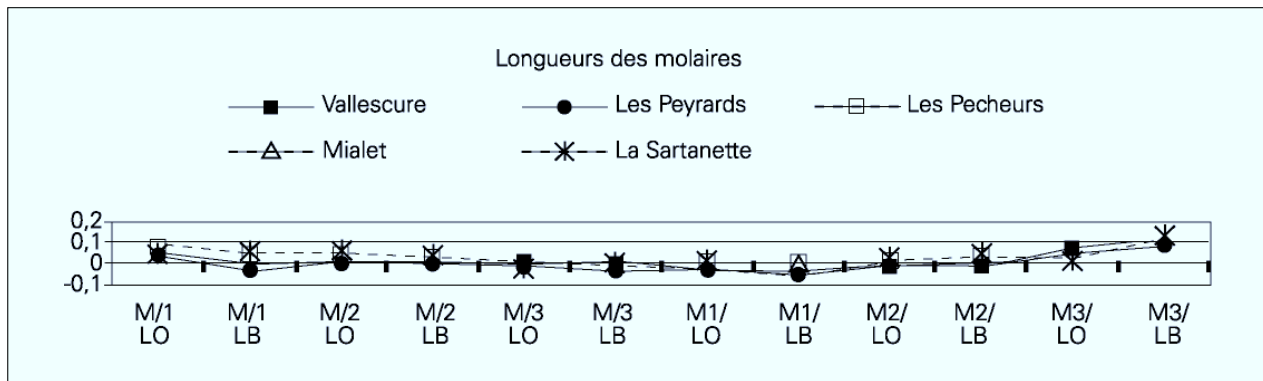


Figure 3 : Diagramme des rapports de la longueur occlusale (LO) et basale (LB) des séries molaires de *C. ibex*.

b- *Capra caucasica praepyrenaica*

Au début du Pléistocène supérieur, un autre bouquetin est reconnu dans le sud de la France. Ses caractères morphologiques et biométriques le rapprochent de l'actuel *C. caucasica* et de ses représentants pléistocènes moyen du Caucase tout en le distinguant: chevilles osseuses à courbure latérale plus ou moins forte mais régulière, face rostrale implantée obliquement par rapport au plan rostral du frontal (le bord ventral étant en position plus rostrale que le bord dorsal), section sub-ovale. Les M3/ montrent une aile métastylaire subrectiligne, des surfaces interstyliques peu dissymétriques et une P/3 à métaconide dilaté. Je l'attribue à une nouvelle sous-espèce: *Capra caucasica praepyrenaica* CRÉGUT-BONNOURE, 2002.

Il a été reconnu à l'Est du Rhône au Bau de l'Aubesier (FERNANDEZ 2001) et à l'Adaouste (DEFLEUR *et al.* 1994). Il est plus abondant à l'ouest de ce fleuve, sur la bordure occidentale et méridionale du Massif Central ainsi que la zone nord-est des Pyrénées françaises où seize gisements ont conservé ses restes:

- Ardèche: Saint-Marcel-d'Ardèche (CRÉGUT-BONNOURE 1992 d), Abri Moula (DEFLEUR *et al.* 2001), la Vacheresse (CRÉGUT-BONNOURE 2002),
- Gard: la Balazière, La Baume Longue, aven de Coulon (CRÉGUT-BONNOURE 2002),
- Aude: Le Trou de la Crouzade (CRÉGUT-BONNOURE 2002),
- Ariège: Soulabé, Malarnaud, Le Portel (CRÉGUT-BONNOURE 1992 d),

- Pyrénées Orientales: Arago (complexe supérieur; RIVALS 2002)

- Aveyron: Aven de Bouxès (CRÉGUT-BONNOURE 1992 d),

- Hérault: Grotte Marie (CROCHET *et al.* soumis), Hortus (CRÉGUT-BONNOURE 2002), Grotte de Montferrand (CRÉGUT-BONNOURE 2002),

- Haute-Loire: Grotte de Cottier (initialement attribué à *C. pyrenaica*, CRAMPE & CRÉGUT-BONNOURE 1994; CRÉGUT-BONNOURE 2002)

L'évolution de ce taxon peut être suivie de l'Éémien à la première moitié du Würm récent.

Le bouquetin de l'Hortus et celui du Würm ancien de Soulabé sont les plus grands, autant que ceux du Caucase, les individus du Würm récent de Soulabé, de Bouxès et de Montferrand sont plus petits. Du Würm ancien au Würm récent la couronne des jugales se raccourcit et s'amincit. Dans le cas particulier de la M3/, la surface interstylienne antérieure s'allonge de l'Éémien au Würm ancien (fig. 4 mesure 9). Au début du Würm récent, elle se raccourcit tandis que la postérieure s'allonge. Au niveau du crâne mâle, de l'individu du Portel à ceux de Soulabé (niveaux du Würm ancien) et de Montferrand, la cheville s'arrondit. Avec les individus de Malarnaud, de Soulabé (niveaux du Würm récent) et de Cottier, elle se redresse. Dans ces deux premiers sites pyrénéens, on constate que la morphologie est intermédiaire entre celle des spécimens du Würm ancien d'une part et de *C. pyrenaica* du Tardiglaciaire

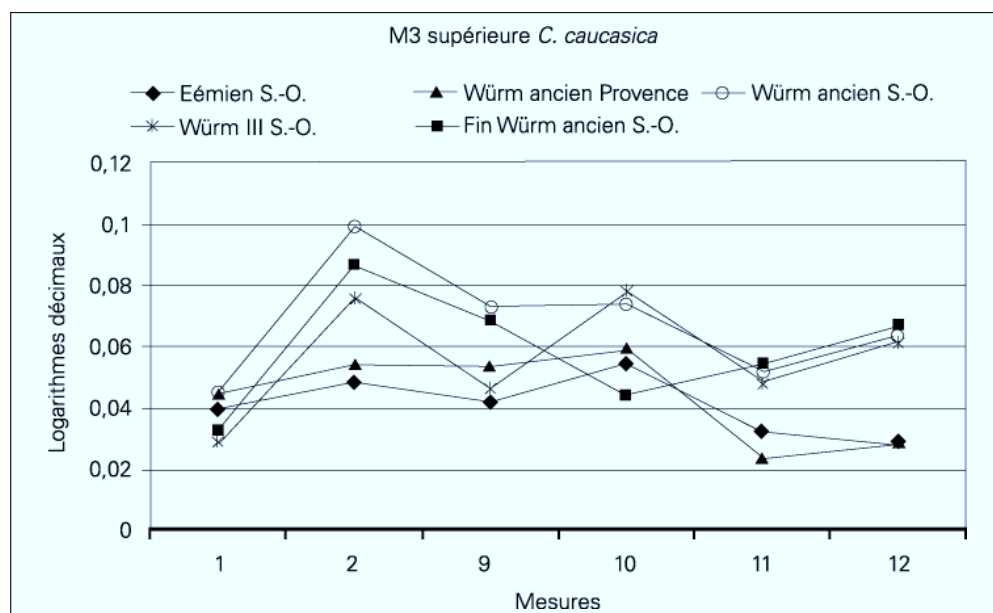


Figure 4: Diagramme des rapports de la M3 supérieure de *C. caucasica*.
Mêmes références que la figure 1, mesure 9.

et de l'Holocène d'autre part. Ce constat valide le point de vue de l'évolution du bouquetin des Pyrénées à partir des populations du Würm III de *C. caucasica* (CRÉGUT-BONNOURE 1992 a).

Au Würm ancien, l'évolution a été faible puis une modification brutale est survenue au début du Würm récent. J'interprète la stabilité des populations du Würm ancien et l'absence de transition évolutive avec celles du Würm récent comme étant l'indice d'une stase évolutive suivi d'un phénomène de saltation.

c- *Capra pyrenaica* (fig. 5)

C. pyrenaica est clairement individualisé au Würm IV sur l'ensemble des Pyrénées. Il est caractérisé par des chevilles osseuses identiques à celles de l'actuel *C. pyrenaica* des Pyrénées: rapprochées à la base et verticales dans leur premier tiers, puis régulièrement divergentes vers l'extérieur et l'arrière, section ovalaire. Les M3/ sont très comparables au groupe précédent. Le métaconide des P/3 est dilaté ou pas.

Le taxon est signalé dans de très nombreux sites des Pyrénées et de ses contreforts (ALTUNA 1972, 1978; ALTUNA & MARIEZKURRENA 1993; ASTRE 1952; CLOT 1980, 1982, 1984, 1986, 1988; CLOT & DURANTHON 1990; CRAMPE 1991; STRAUSS 1987). Il ne m'a pas été possible de les analyser en totalité. Ce bouquetin a aussi été identifié dans six gisements des bordures orientale et méridionale du Massif Central (CRÉGUT-BONNOURE 2002):

- Ardèche: Le Marronnier, Baume d'Oullins (niveau solutréen), Abri Dumas (ou Saut du Loup; Azilien), abri du Colombier (niveaux du Magdalénien et de l'Azilien),

- Gard: La Salpêtrière (niveaux du Salpêtrien et du Gravettien), Grotte Chabot (Solutréen)

- Aude: Grau de Padern, Gazel (Magdalénien moyen).

C'est bien évidemment dans les Pyrénées que l'espèce est la plus abondante.

La fin du Würm III correspond à la phase du début de la différenciation effective de *C. pyrenaica* (fig. 5) mais aussi une période où le polymorphisme populationnel était important. La lignée de *C. caucasica* a donc connu une spéciation rapide qui résulte de son isolat par rapport à l'espèce souche du Caucase.

C. caucasica et *C. pyrenaica* sont prépondérants dans le Massif Central comparativement à *C. ibex*, ce qui n'avait jamais été mis en évidence jusqu'à présent.

e- *Ovibos pallantis*

Il est largement présent dans le nord de l'Europe occidentale, beaucoup moins dans les zones méridionales (SHER 1971; CRÉGUT-BONNOURE 1984; RAUFUSS & KOENIGSWALD 1999). Comme pour le Pléistocène moyen, la morphologie et les proportions tant du crâne que des métapodes permet de le distinguer d'*O. moschatus*. Signalons pour les femelles la présence d'une fosse ovalaire au centre du pariétal.

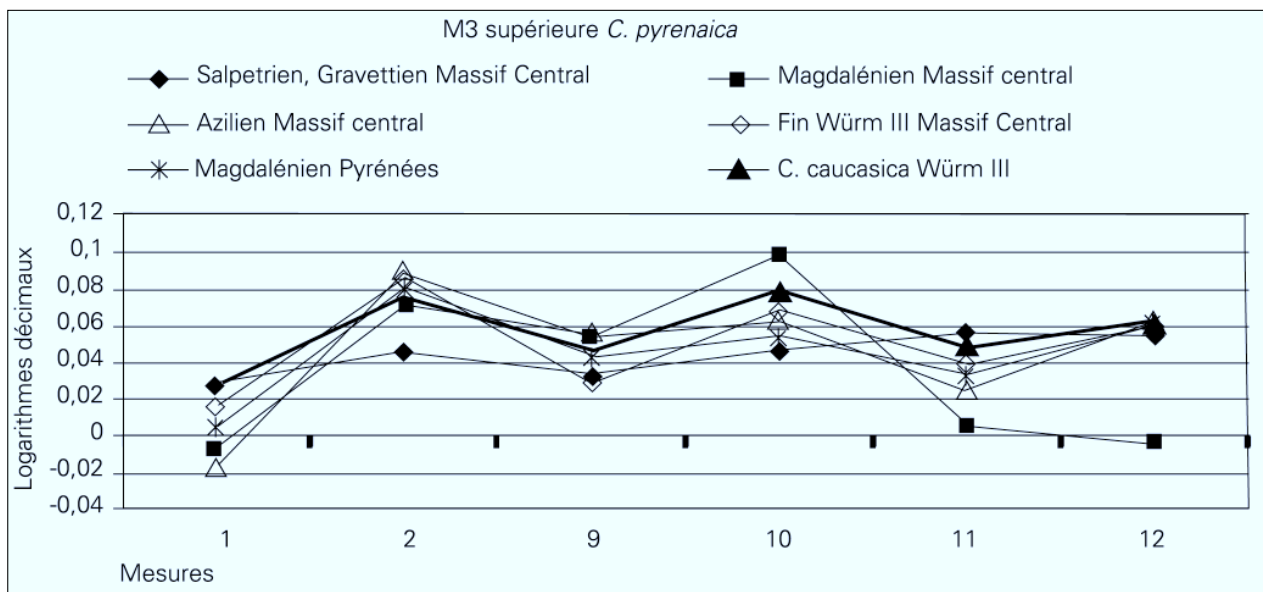


Figure 5: Diagramme des rapports de la M3 supérieure de *C. pyrenaica*. Mêmes références que la figure 1.

VI- CONCLUSION

Les Caprinae du Pléistocène moyen et supérieur européen sont connus par six genres (*Soergelia*, *Praeovibos*, *Ovibos*, *Ovis*, *Hemitragus*, *Capra*) et neuf espèces (*S. elisabethae*, *P. priscus*, *O. pallantis*, *O. ammon*, *H. bonali*, *H. cedrensis*, *C. ibex*, *C. caucasica*, *C. pyrenaica*). Chacune a une durée de vie bien définie et beaucoup présentent des stades évolutifs précis, constituant par-là même un outil biochronologique d'intérêt pour l'Europe occidentale (fig. 6).

Le Pléistocène moyen marque un renouvellement de faune important en Europe. Tout d'abord, si, au Pléistocène inférieur, on trouve *Hemitragus*, *Soergelia* et *Praeovibos*, il s'agit d'espèces différentes et sans lien avec leurs représentants villafranchiens. Seuls les deux derniers apparaissent au début du Pléistocène moyen (*S. elisabethae*, *P. priscus*) en compagnie du bœuf musqué (*O. pallantis*). À partir du Mindel, la diversité augmente légèrement puisque deux ongulés inféodés aux reliefs apparaissent: *H. bonali* et *O. a. antiqua*. Je ne dispose d'aucune donnée sur l'épisode du Mindel-Riss mais cette phase climatique de longue durée est responsable de la disparition de *S. elisabethae* et de *P. priscus*.

Au Riss, *O. a. antiqua* perdure dans la partie occidentale de la péninsule ibérique. *H. bonali* reste très présent jusqu'à la fin de l'épisode rissien. Son évolution est constante et se traduit par une variation de la morphologie dentaire et du squelette post-crânien traduisant une adaptation de l'espèce à des reliefs accidentés. C'est un proces-

sus d'isolement géographique qui est à l'origine d'une véritable spéciation au Riss moyen, avec l'émergence dans le Sud-Est de la France d'*H. cedrensis* dont la disparition coïncide avec le début du Pléistocène supérieur.

Sur l'ensemble de l'arc alpin et de ses bordures, l'arrivée du genre *Capra* s'effectue à la fin du Pléistocène moyen, aux alentours du Riss moyen, avec *C. ibex*; dans la zone du Caucase, se trouve *C. caucasica*.

Le Pléistocène supérieur marque une autre transformation chez les Caprini d'Europe occidentale. Tout d'abord *Hemitragus* disparaît définitivement de cette zone géographique. Ensuite au début du Pléistocène supérieur, un bouquetin différent de *C. ibex* est reconnu dans le sud de la France. Ses caractères morphologiques et biométriques permettent de le rapprocher de l'actuel *C. caucasica* et de ses représentants fossiles du Caucase tout en le distinguant. L'évolution de ce taxon peut être suivie de l'Éémien à la première moitié du Würm récent. Au Würm III, les populations se révèlent intermédiaires entre celles du Würm ancien et l'actuel *C. pyrenaica*. Ce dernier est clairement individualisé au Würm IV sur l'ensemble des Pyrénées.

Chez *C. caucasica* et chez *C. ibex* du Pléistocène moyen des caractères morphologiques identiques à ceux d'*Hemitragus* sont identifiables ce qui leur confère une valeur d'archaïsme. Leur disparition n'est effective qu'au Pléistocène supérieur qui correspond donc à la période de fixation des derniers caractères du genre *Capra*.

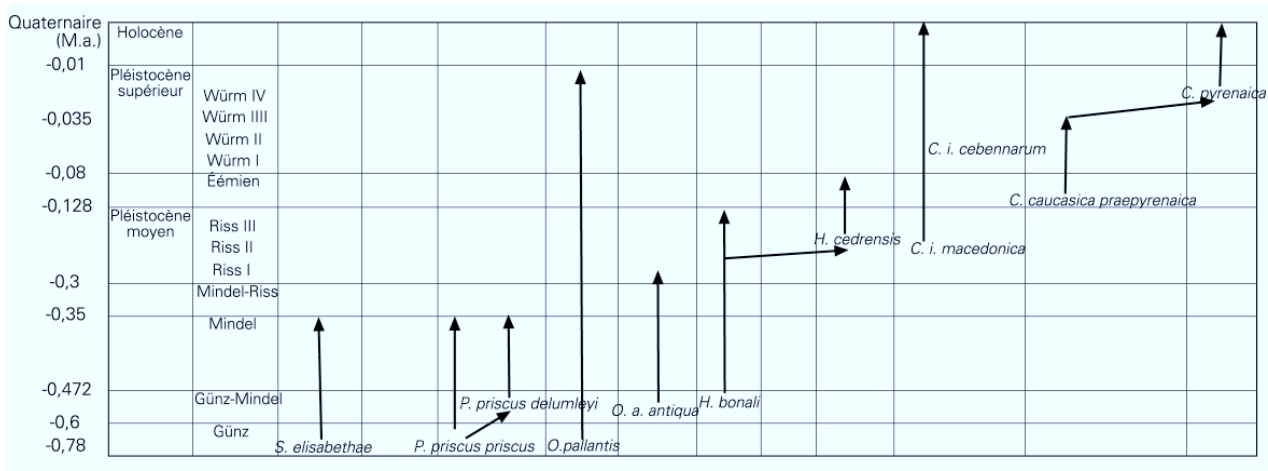


Figure 6: Répartition chronologique des Caprinae d'Europe occidentale.

BIBLIOGRAPHIE

- ALTUNA, J.,
1972 Fauna de mamíferos de los yacimientos prehistóricos de Guipuzcoa con catalogo de los mamíferos cuaternarios del Cantabrico y del Pirineo Occidental. *Munibe* 24, 1-464 +28 láminas. San Sebastian.
- 1978 Dimorphisme sexuel dans le squelette postcéphalique de *Capra pyrenaica* pendant le Würm final. *Munibe* 30, 201-214. San Sebastian.,
- ALTUNA, J., & MARIEZKURRENA, K.,
1993 Faunes de mammifères des gisements magdaléniens du Pays Basque et zones limitrophes. *Congrès national des Sociétés historiques et scientifiques*, 188ème session, 149-162, Pau.
- AOURAGHE, H.,
1992 *Les faunes de grands mammifères du Pléistocène moyen d'Ornac 3 (Ardèche, France). Étude paléontologique et paléthnographique; implications paléoécologiques et biostatigraphiques*. Thèse de Doctorat, Muséum national d'Histoire naturelle, 495 p. (inédit), Paris.
- ARAMBOURG, C.,
1979 *Vertébrés villafranchiens d'Afrique du Nord (Artiodactyles, Carnivores, Primates, Reptiles, Oiseaux)*. Singer-Polignac édit., 141 p, Paris.
- ASTRE, G.,
1952 Quelques étapes de la disparition du bouquetin aux Pyrénées centrales. *Revue de Comminges*, Toulouse, LXV, 129-146
- BARYSHNIKOV, G.
1989 Les mammifères du Paléolithique inférieur du Caucase. *L'anthropologie* 93 (4), 813-830, Paris.
- BARRAL, L., & SIMONÉ, S.,
1967 Nouvelles fouilles à la grotte du Prince (Grimaldi, Ligurie italienne). Découverte de Paléolithique inférieur. *Bulletin du Musée d'Anthropologie préhistorique de Monaco*, 1967, 14, 5-24.
- BONIFAY, E.,
1965 Moustérien et Prémoustérien de la grotte de Rigabe (Artigues, Var). *Quartär*, 15/16, 61-78, Berlin.
- BONIFAY, M.-F.,
1960 Aperçu sur la faune de la grotte de Rigabe. *Gallia Préhistoire*, 39-46, Paris.
- 1974-75 *Hemitragus bonali* HARLÉ & STEHLIN, Caprini de la grotte de l'Escale (Saint-Estève-Janson, Bouches-du-Rhône). *Quaternaria* 18, 215-302, Roma.
- 1989 Étude préliminaire de la grande faune de la grotte d'Aldène (Hérault, France). Fouilles du Musée d'Anthropologie préhistorique de Monaco. *Bulletin du Musée d'Anthropologie préhistorique de Monaco* 32, 5-13.
- BOUCHUD J.,
1973 Les grands herbivores rissiens des "Abîmes de la Fage" en Corrèze (Cervidés, Bovidés, Capridés, Rupicaprinés, Suidés et Equidés). *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon*, 10, 33-59.
- BRUGAL, J.-Ph.,
2004 First Middle Pleistocene faunas with primates (*Homo*, *Macaca*) from Estremadura (Portugal). *Terra Nostra*, 18th International Senckenberg Conference, VI International Paleontological Colloquium in Weimar, 25th-30th April 2004, 82-83, Weimar.
- BUSK, E.,
1877 On the ancient of Quaternary fauna of Gibraltar, as exemplified in the mammalian remains of the fossiliferous breccias. *Trans. Zool. Soc. X*, 2, 53-136, London.
- CATTANI, L., CREMASCHI, M., FERRARIS, M.R., MALLEGNI, F., MASINI, F., SCOLA, V., & TOZZI, C.,
1991 Le gisement du Pléistocène moyen de Visogliano (Trieste): restes humains, industries, environnement. *L'Anthropologie* 93 (3), 9-36. Paris.
- CLOT, A.,
1980 Paléontologie des grands mammifères. In: OMNES, J. (dir.), *Le gisement préhistorique des Espélugues à Lourdes (Hautes-Pyrénées). Essai d'inventaire des fouilles anciennes*. Centre Aturien de Recherches sous Terre édit., 1981, 1, 159-207, Tarbes.
- 1982 Les bouquetins fossiles des Pyrénées occidentales et centrales. *Acta Biologica Montana* 1, 251-265, Pau.
- 1984 Grands mammifères piégés dans des cavités des Pyrénées-Occidentales. Premières datations au Carbone 14. *Acta Biologica Montana* 4, 389-395, Pau.
- 1988 Bouquetins quaternaires dans les Pyrénées. 1: Restes osseux du gouffre des bouquetins (Accous, Pyrénées Atlantiques). *Revue du Comminges*, 5-13, Toulouse.
- CLOT, A., & DURANTHON, F.,
1990 *Les mammifères fossiles du Quaternaire dans les Pyrénées*. Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse édit.: 159 p.
- CRAMPE, J.-P.,
1991 *Projet de réintroduction du bouquetin ibérique au versant nord des Pyrénées occidentales*. Parc National des Pyrénées édit. 3 vol.: 187 p, Tarbes.
- CRAMPE, J.-P., & CRÉGUT-BONNOURE, E.,
1994 Le massif des Pyrénées, habitat naturel du bouquetin ibérique (*Capra pyrenaica* SCHINTZ). Évolution temporo-spatiale de l'espèce de la Préhistoire à nos jours. *Ibex Journal of Mountain Ecology* 2, suppl., 39-48, Torino.

- CRÉGUT, E.,
1979 La faune de Mammifères du Pléistocène moyen de la Caune de l'Arago à Tautavel (Pyrénées-Orientales). *Travaux du laboratoire de Paléontologie humaine et de Préhistoire* 3, 1 vol. texte: 381p., 1 vol. tabl., 1 vol. pl. Marseille.
- CRÉGUT, E., & GUÉRIN, C.,
1979 Première découverte en Europe sud-occidentale de *Praeovibos priscus* (Mammalia, Artiodactyla, Ovisovinae) dans le gisement anté-rissien de la Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées-Orientales, France). *Géobios* 12 (3), 459-465, Lyon.
- CRÉGUT-BONNOURE, E.,
1988 Balaruc VII (Sète, Hérault), un nouveau gisement à *Hemitragus* Hodgson, 1841 (Mammalia, Bovidae). Intérêt biostratigraphique du genre et de *Capra* Linné, 1758. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 306 (III), 255-258
1989 Un nouveau Caprinae, *Hemitragus cedrensis* nov. sp. (Mammalia, Bovidae), des niveaux pléistocènes moyens de la grotte des Cèdres (Le Plan d'Aups, Var). Intérêt biogéographique. *Géobios* 22 (5), 653-663, Lyon.
1992 (a) Dynamics of Bovid migration in Western Europe during the Middle and the Late Pleistocene. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 153, 177-185, Francfort.
1992 (b) Pleistocene tahrs, ibexes and chamois of France. In: SPITZ, F., JANEAU, G., GONZALEZ, G., & AULANIER, S. (édit.), *Actes du Symposium international d'Étude des Ongulés sauvages Ongulés/Ungulates 91*. Toulouse, 1991, S.F.E.P.M.-I.R.G.M., 49-56, Paris-Toulouse.
1992 (c) Les Caprinae (Mammalia, Bovidae) du Pléistocène d'Europe. Intérêt biostratigraphique, paléoécologique et archéozoologique. *Mémoire de la Société géologique de France* 160, 85-93, Paris.
1992 (d) Intérêt biostratigraphique de la morphologie dentaire de *Capra* (Mammalia, Bovidae). *Annales Zoologici Fennici* 28, 273-290. Helsinki, 1991.
1995 Les grands mammifères. In: DEFLEUR, A., & CRÉGUT-BONNOURE, E. (dir.), Le gisement Paléolithique moyen de la grotte des Cèdres (Var). *Documents d'Archéologie française* 49, 54-142, Paris.
1999 Les petits Bovidae de Venta Micena (Orce, Espagne) et de Cueva Victoria (Murcia, Espagne). In: GIBERT, J., SANCHEZ, F., GIBERT, L., & RIBOT, F. (édit.), *The Hominid and their environment during the Lower and Middle Pleistocene of Eurasia*. Proceedings of the International Conference of Human Palaeontology: 191-228, Orce.
2002 *Les Ovisovini et Caprini (Mammalia, Artiodactyla, Bovidae, Caprinae) du Plio-Pléistocène d'Europe: systématique, évolution et biochronologie*. Thèse de Doctorat d'Etat ès Sciences, 1 vol. 386 p. texte, 1 vol. fig., 1 vol. tabl.
- CRÉGUT-BONNOURE, E., & BARYSHNIKOV, G.,
2005 New results on the Caprini (Bovidae, Caprinae) from Caucasus Mountains. In: CRÉGUT-BONNOURE, E. (dir.), *Les Ongulés holarctiques du Pliocène et du Pléistocène*. Actes colloque international Avignon, 19-22 septembre 2000, *Quaternaire*, h.s. 2, 145-160, Paris.
- CRÉGUT-BONNOURE, E., & BRUGAL, J.-Ph.,
à paraître Les Caprinae de Galeria Pesada (Extremadure, Portugal).
- CRÉGUT-BONNOURE, E., & GUÉRIN, C.,
1996 Ordre des Artiodactyles. Famille des Bovidae. In: GUÉRIN, C., & PATOU, M. (dir.), *Les grands Mammifères plio-pléistocènes d'Europe*. Collection Préhistoire: 62-94, Masson édit., Paris.
- CRÉGUT-BONNOURE, E., & TSOUKALA, E.,
2005 Bovids from Petralona (Greece): new interpretation and biogeographical implications. In: CRÉGUT-BONNOURE, E. (dir.), *Les Ongulés holarctiques du Pliocène et du Pléistocène*. Actes colloque international Avignon, 19-22 septembre 2000, *Quaternaire*, h.s. 2, 161-178, Paris.
- CROCHET, J.-Y., BOULBES, N., BOUTIÉ, P., CRÉTIN, C., CRÉGUT-BONNOURE, E., GENGE, J., JOLLY, D., LAUDET, F., LEFEVRE, D., & ROUSSELIÈRES, F.
Soumis - La grotte Marie (Hérault, sud de la France) et son environnement du Pléistocène supérieur vers - 30000 années. *Comptes Rendus Palevol*, Paris.
- DAWKINS, B.,
1883 On the alleged existence of *Ovibos moschatus* in the Forest-Bed, and its range in space and time. *Quarterly Journal of Geological Society* 39, 575-581, London.
- DAXNER, G.,
1968 Die Wildziegen (Bovidae, Mammalia) aus der Altquartären Karstspalte von Hundsheim in Niederösterreich. *Berichte der Deutschen Gesellschaft für Geologische Wissenschaften* (13) 3, A: 305-334, Berlin.
- DEFLEUR, A., CRÉGUT-BONNOURE, E., & DESCLAUX, E.,
2001 Présentation paléontologique du remplissage de la Baume Moula-Guercy à Soyons (Ardèche): implications paléoécologiques, paléoclimatiques et chronologiques. *L'Anthropologie* 105, 363-408, Paris.
- DEFLEUR, A., BEZ, J.-F., CRÉGUT-BONNOURE, E., DESCLAUX, E., ONORATINI, G., RADULESCU, C., THINON, M., & VILETTE, Ph.,
1994 Le niveau moustérien de la grotte de l'Adaouste (Jouques, Bouches-du-Rhône). Approche culturelle et paléoenvironnements. *Bulletin du Musée d'Anthropologie préhistorique de Monaco* 37, 11-48
- DELPECH, F.,
1988 Les grands mammifères, à l'exception des Ursidés. In: RIGAUD, J.-Ph. (dir.), *La grotte Vaufray. Mémoire de la Société préhistorique française* XIX, 213-289, Paris.
- DELPECH, F., & HEINTZ, E.,
1976 Les Artiodactyles: Bovidés. In: LUMLEY, H. de (dir.), *La Préhistorique française* 1, 386-394. C.N.R.S. édit., Paris.
- DELPECH, F., LE TENSORER, J.-M., PINEDA, R., & PRAT, F.,
1978 Un nouveau gisement du Pléistocène moyen: Camp-de-Peyre à Sauveterre-la-Lémance (Lot-et-Garonne). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 286, 1101-1103

- DELPECH, F., & PRAT, F.,
1995 Nouvelles observations sur les faunes acheuléennes de Combe-Grenal (Domme, Dordogne). *Paleo* 7, 123-155, Les Eyzies-de-Tayac.
- DELPECH, F., PRAT, F., & RIGAUD, J.-Ph.,
1983 Restes de thar (genre *Hemitragus*) à l'abri Vaufrey (Dordogne). In: POPLIN, F. (coord.), *La faune et l'Homme préhistorique. Mémoire de la Société préhistorique française* 16, 25-28, Paris.
- FALGUÉRES, C., AJAJA, O., LAURENT, M., & BAHAIN, J.-J.,
1991 Datation de la grotte d'Aldène (Cesseras, Hérault). *Bulletin du Musée d'Anthropologie préhistorique de Monaco* 34, 17-27.
- FEJFAR, O.,
1961 Review of Quaternary vertebrata in Czechoslovakia. *Wydawnictwa Geologiczne XXXIX*, 109-118, Warszawa.
- FERNÁNDEZ, Ph.,
2001 *Étude paléontologique et archéozoologique des niveaux d'occupation moustériens au Bau de l'Aubesier (Monieux, Vaucluse): implications biochronologiques et paléontologiques*. Thèse de Doctorat, Université Claude-Bernard, vol. texte: 306 p., 1 vol. fig. & pl., 1 vol. tabl. (inédit), Lyon.
- FRANK, C., & RABEDER, G.,
1997 Hundsheim. In: DÖPPES, D., & RABEDER, G. (dir.), *Pliozene und Pleistozene Faunen Österreichs. Mitteilungen der Kommission für Quartärforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften* 11, 270-274. Wien.
- GENTRY, A.W.,
1999 Fossil Ruminants (Mammalia, Artiodactyla) from Westbury cave. In: ANDREWS, P., COOK, J., CURRANT, A., & STRINGER, C. (édit.), *Westbury Cave, the Natural History Museum excavations: 139-174*. Western Academic & Specialist Press Limited édit., Bristol.
- 2000 The ruminant radiation. In: VRBA, E.S., & SCHALLER, G.B. (édit.), *Antelopes, Deer, and Relatives. Fossil Record, behavioral Ecology, Systematics and Conservation: 11-25*. Yale University Press, New Haven & London.
- JÁNOSSY, D.,
1969 Stratigraphische Auswertung der europäischen mittelpleistozänen Wirbel fauna. *Bericht der Deutschen Gesellschaft für geologische Wissenschaften. Reihe A. Geologie und Paläontologie* 14 (5), 573-643, Berlin.
- JAUBERT, J., BRUGAL, J.-Ph., BISMUTH, T., COLONGE, D., JEANNET, M., KERVAZO, B., & MOURRE, V.,
1999 Tour-de-Faure: Grotte de Coudoulous I. *Bilan Scientifique de la région Midi-Pyrénées 1998: Service Régional de l'Archéologie, DRAC, Ministère de la Culture: 150-152*
- KAHLKE, H.-D.,
1963 *Ovibos* aus den Kiesen von Süßenborn. Ein Beitrag zur Systematik und Phylogenie der Ovibovini und zur Stratigraphie des Pleistozäns. *Geologie* 12 (8), 942-972, Berlin.
- KAHLKE, H.-D.,
1964 Early middle Pleistocene (Mindel/Elster) *Praeovibos* and *Ovibos*. *Commentationes Biologicae XXVI* (5), 3-16, Helsinki.
- 1969 (a) Die *Soergelia*-Reste aus den Kiesen von Süßenborn bei Weimar. *Paläontologische Abhandlungen*, A, 3, 3/4, 531-545, Berlin.
- 1969 (b) Die *Ovibos*-Reste aus den Kiesen von Süßenborn bei Weimar. *Paläontologische Abhandlungen*, A, 3, 3/4, 521-529, Berlin.
- 1975 The macro-faunas of continental Europe during the Middle Pleistocene: stratigraphic sequence and problems of intercorrelations. In: BUTZER, K.W., & ISAAC, G.L. (dir.), *After the Australopithecines*. Mouton édit.: 309-374, La Haye-Paris.
- KAHLKE, R.-D.,
1995 Die Abfolge plio/pleistozäner Säugetierfaunen in Thüringen (Mitteldeutschland). *Cranium* 12 (1), 5-18, Utrecht.
- KOSTOPOULOS, D.,
1996 *The Plio-Pleistocene Artiodactyls of Macedonia (Northern Greece). Systematic, biochronology, biostratigraphy*. Thèse de Doctorat, Université de Thessalonique, 1996: 540 p (en Grec; inédit)
- KOWARZIK, R.,
1912 Der Moschusochs im Diluvium Europas und Asiens. *Denkschriften Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse kaiserlich Akademi Wissenschaften*, Wien, 1911, 87, 505-566
- KURTÉN, B., & ANDERSON, E.,
1981 *Pleistocene Mammals of North America: 442 p*. Columbia University Press édit., New York.
- LAMARQUE, F.,
1996 *Origine et histoire de l'assemblage osseux de la couche F de Payre II (Ardèche)*. Mémoire de D.E.A., Muséum National d'Histoire naturelle: 234 p. (inédit). Paris.
- LAVILLE, H., PRAT, F., & THIBAUT, Cl.,
1972 Un gisement à faune du Pléistocène moyen: la grotte de l'Église à Cénac-et-Saint-Julien (Dordogne). *Quaternaria XVI*, 71-119, Roma.
- McDONALD, J.N., RAY, C.E., & HARRINGTON, C.R.,
1991 Taxonomy and zoogeography of the musk ox genus *Praeovibos* Staudinger, 1908. In: PURDUE, J.R., KLIPPEL, W.E., & STYLES, B.W. (édit.), *Beamers, Bobwhites and Blue-Points: tributes to the Career of Paul W. Parmalle* 23, 285-314, Illinois State Museum Scientific Papers.
- MADE, J. van der,
1998 Ungulates from Gran Dolina (Atapuerca, Burgos, Spain). *Quaternaire* 9 (4), 267-281, Paris.
- 2001 Les Ongulés d'Atapuerca. Stratigraphie et biogéographie. *L'Anthropologie* 105, 95-113, Paris.

- MARKS, A.E., BRUGAL J.-Ph., CHABAI, V.P., MONIGAL, K., GOLDBERG, P., HOCKETT, B., PEMAN, E., & MALLOLL, C.,
2002 Le gisement Pléistocène moyen de Galeria Pesada (Estrémadure, Portugal): premiers résultats. *Paléo* 14, 77-100, Les Eyzies-de-Tayac.
- MARTINI-JACQUIN, A.,
1984 (a) Considérations sur les faunes du Riss dans le Sud-Ouest de la France. *10^e Réunion Annuelle des Sciences de la Terre*, Bordeaux, 1984, Société Géologique de France édit.: 382, Paris.
- MAUL, L. Chr., REKOVETS, L., HEINRICH, W.-D., KELLER, T., & STORCH, G.,
2000 *Arvicola mosbachensis* (SCHIMDTGEN 1911) of Mosbach 2: a basic sample for the early evolution of the genus and a reference for further biostratigraphical studies. *Senckenbergiana lethaea* 80 (1), 129-147 Frankfurt am Main.
- MONTJUVENT, G. (coord.), AMBERT, P., BONIFAY, E., BONNET, A., CAMPY, M., CLAUZON, G., COLOMB, E., DUBAR, M., FLEURY, R., GABERT, J., JORDA, M., JULIAN, M., L'HOMER, A., MANDIER, P., RAT, P., & ROUX, M.,
1984 (a) Riss, paléogéographie. In: DEBRAND-PASSARD, S. (dir.), *Synthèse géologique du Sud-Est de la France. Mémoire du Bureau de recherches géologiques et minières*, Paris, 126: carte Q2
- MONTJUVENT, G. (coord.), ALOÏSI, J.-C., AMBERT, P., BONIFAY, E., BONNET, A., CAMPY, M., CLAUZON, G., COLOMB, E., DORTHE-MONACHON, C., DUBAR, M., FLEURY, R., FROGET, C., GABERT, J., JORDA, M., JULIAN M., L'HOMER, A., MANDIER, P., MONACO, A., MONGEREAU, N., NICOU, G., RAT, P., & ROUX, M.,
1984 (b) Würm, paléogéographie. In: DEBRAND-PASSARD, S. (dir.), *Synthèse géologique du Sud-Est de la France. Mémoire du Bureau de recherches géologiques et minières*, Paris, 126: carte Q3
- MONCHOT, H.,
1998 Les petits Bovidés de la Caune de l'Arago (Tautavel, France): intérêt biostratigraphique, archéozoologique et taphonomique. *Quaternaire* 9 (4), 369-378.
- MOULLÉ, P.-E.,
1997-98 Les grands mammifères de la grotte du Vallonet (Roquebrune Cap Martin, Alpes-Maritimes). Synthèse des études antérieures et nouvelles déterminations. *Bulletin du Musée d'Anthropologie préhistorique de Monaco* 39, 29-36
- MOURER-CHAUVIRÉ, C.,
1975 Conclusions générales sur les faunes de l'Aven 1 des Abîmes de la Fage à Noailles (Corrèze). *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon* 13, 123-129
- MOURER-CHAUVIRÉ, C., & RENAULT-MISKOVSKY, J.,
1980 Le paléoenvironnement des chasseurs de Terra Amata (Nice, Alpes-Maritimes) au Pléistocène moyen. La flore et la faune de grands mammifères. *Géobios* 13 (3): 279-287, Lyon.
- MUSIL, R.,
1968 Neue Funde von Schafen in Mähren. *Acta Musei Moraviae* LIII, 163-178, Brno.
- OZANZOY, F.,
1965 Étude des gisements continentaux et des Mammifères du Cénozoïque de Turquie. *Mémoire de la Société Géologique de France XLIV*, n. s., 1, 102, 1-92, Paris.
- PAVLOW, M.,
1903 Études sur l'histoire paléontologique des Ongulés. VIII: Sélénodontes tertiaires de la Russie. Moscou, 200-221
- PERETTO, C. (dir.),
1996 *I reperti paleontologici del giacimento paleolitico di Isernia La Pineta. L'Uomo e l'ambiente*. Istituto Regionale per gli studi storici del Molise "V. Cuoco", C. IANNONE édit., 1996: 625 p.
- PHILIPPE, M., MOURER-CHAUVIRÉ, C., & EVIN, J.,
1980 Les gisements paléontologiques quaternaires des Causses de Martel et de Gramat (Corrèze et Lot): faunes et chronologie. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon* 18, suppl.: 57-67.
- POMMEROL, M.,
1880 Le mouflon quaternaire. *Congrès de l'Association française de l'avancement des Sciences*, 8^e session, Montpellier, 1879: 600-609
- PORTIS, A.,
1918 Il rinvenimento di "*Ovis antiqua*" Pommerol in territorio di Roma. *Bolletino della Società geologica italiana* 36, 223-233, Roma.
- PSATHI, E.,
1996 *Etude paléontologique, paléoécologique et biostratigraphique du site de la Baume Bonne (Alpes-de-Haute-Provence)*. Mémoire de D.E.A., Muséum national d'Histoire naturelle, Paris: 98 p. (inédit)
- RĂDULESCO, C., & SAMSON, P.,
1965 *Soergelia elisabethae* SCHAUB dans le Pléistocène moyen de l'Olténie (Roumanie). *Eclogae geologicae Helvetiae* 58 (2), 1107-1110, Basel.
- RAUFUSS, I., & KOENIGSWALD, W. von,
1999 New remains of Pleistocene *Ovibos moschatus* from Germany and its geographic and stratigraphic occurrence in Europe. *Geologie en Mijnbouw* 78, 383-394.
- RAYNAL, J.-P., PAQUEREAU, M.-M., & DAUGAS J.-P.,
1981 La formation fluviale de Sainte-Martine (Pont-du-Château, Puy-de-Dôme), nouvelle séquence du Pléistocène moyen d'Auvergne. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 292, 841-846.
- REYNOLDS, S.A.,
1934 Monograph of the British Mammalia of the Pleistocene period. *Ovibos* (supplement). *Palaeontographical Society*, London: 1-21.

- RIVALS, F.,
2002 *Les petits Bovidés pléistocènes dans le bassin méditerranéen et le Caucase. Étude paléontologique, taphonomique, archéozoologique et paléoécologique.* Thèse de Doctorat, Université de Perpignan: 417 p. (inédit)
- RIVIÈRE, E.,
1879 Grotte de Grimaldi en Italie. *Congrès de l'Association française de l'Avancement des Sciences*, 7^e session, Paris, 1878, 622-638
- RYZIEWICZ, M.Z.,
1934 *Ovibos recticornis* nov. sp. Ein Beitrag zur Systematik der Unterfamilie Ovibovinae. *Bulletin International de l'Académie polonaise des sciences et lettres II*, 71-87, Warszawa, 1933, B.
1955 Systematic place of the fossil musk-ox from the Eurasian diluvium. *Travaux de la Société des sciences et des lettres de Wroclaw* 49, 1-72.
- SÁNCHEZ CHILLON, B.,
1997 Primera cita del género *Capra* en el Pleistoceno Medio de la Sierra de Atapuerca (Burgos, España). *Geogaceta* 22, 210-212, Madrid.
- SCHERTZ, E.,
1937 Praeovibos aus den Mosbacher Sanden (Praeovibos schmidtgeni nov. sp.). *Jahresberichte und Mitteilungen des Oberrheinischen geologischen Vereins* 26, 79-87, Stuttgart.
- SCHIRMEIFEN, K.,
1927 Altdiluviale Mahlzeireste auf dem Latener Berge bei Brünn. *Verhandlungen der naturforschenden Vereines in Brünn* 60, 1-23, 1925-1926.
- SCHREVE, D., CURRANT, A., & STRINGER, C.,
1999 Conclusion: correlation of the Westbury Cave deposits. In: ANDREWS, P., COOK, J., CURRANT, A., & STRINGER, C. (édit.), *Westbury Cave, the Natural History Museum excavations*. Western Academic & Specialist Press Limited édit.: 275-284, Bristol.
- SHER, A. V.,
1971 *Les mammifères et la stratigraphie du Pléistocène de l'extrême Nord-Est de l'U.R.S.S. et de l'Amérique du Nord.* Nauk édit., Moscou: 310 p. (en russe)
- SICKENBERG, O.,
1971 Revision der Wirbeltier Fauna der Höhle Petralona (Griech. Mazedonien). *Annales géologiques des Pays Helléniques* 23, 230-264, Athens.
- SPASSOV, N., & CRÉGUT-BONNOURE, E.,
1999 Premières données sur les Antilopinae et les Caprinae villafranchiens de Bulgarie. Richesse faunique et signification biozoogéographique. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 3, 28: 493-498, Sciences de la Terre et des Planètes.
- STAUDINGER, W.,
1908 *Praeovibos priscus*, nov. gen. et nov. sp., ein Vertreter einer *Ovibos* nahestehenden Gattung aus dem Pleistocän Thüringens. *Centralblatt für Mineralogie* 16, 481-502, Stuttgart.
- STRAUSS, L.G.,
1987 Upper paleolithic ibex hunting in Southwest of Europe. *Journal of Archeological Sciences* 14, 163-178, London,
- STUART, A.J.,
1982 *Pleistocene Vertebrates in the British Isles.* Longman édit., London & New York, 1982: 212 p.
- TEILHARD de CHARDIN, P., & TRASSAERT, M.,
1938 Cavicornia of southeastern Shansi. *Paleontologia sinica* 6, nouvelle série CC: 1-101, Tientsin
- TIKHONOV, A.N.,
1998 The finds of Muskox (*Ovibos*) on the Territory of the Former USSR. In: SAUNDERS, J. J., STYLES, B. W., & BARYSHNIKOV, G. F. (édit.), *Quaternary Paleozoology in the Northern Hemisphere.* The Illinois State Museum Scientific Papers, 1998, XXVII: 341-356
- TOEPFER, V.,
1934 Ein diluviales Steinbockgehörn aus Thüringen. *Palaeontologische Zeitschrift* 16, 276-281, Stuttgart.
- TRINKAUS, E., LEBEL, S., & BAILEY, Sh. E.
2000 Middle Paleolithic and Recent human dental remains from the Bau de l'Aubesier, Monieux (Vaucluse). *Bulletin et Mémoire de la Société Anthropologique de Paris* 12, 207-226
- TSOUKALA, E.,
1991 Contribution to the study of the Pleistocene fauna of large mammals (Carnivora, Perissodactyla, Artiodactyla) from Petralona (Chalkidiki, N. Greece). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 312 (III), 331-336
- VEKUA, A., & LORDKIPANIDZE, D.,
1998 The Pleistocene paleoenvironment of the Transcaucasus. *Quaternaire* 9, 4: 261-266, Paris.
1998 The Pleistocene paleoenvironment of the Transcaucasus. *Quaternaire* 9 (4), 261-266, Paris.