



Quaternaire

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

vol. 20/4 | 2009
Volume 20 Numéro 4

Biochronologie et grands mammifères au Pléistocène moyen et supérieur en Europe occidentale : l'apport des genres *hemitragus* et *capra*

*Biochronology and large mammals from the middle and Upper Pleistocene :
hemitragus and capra genera*

Evelyne Crégut-Bonnoure



Édition électronique

URL : <http://journals.openedition.org/quaternaire/5345>

DOI : 10.4000/quaternaire.5345

ISSN : 1965-0795

Éditeur

Association française pour l'étude du quaternaire

Édition imprimée

Date de publication : 1 décembre 2009

Pagination : 481-508

ISSN : 1142-2904

Référence électronique

Evelyne Crégut-Bonnoure, « Biochronologie et grands mammifères au Pléistocène moyen et supérieur en Europe occidentale : l'apport des genres *hemitragus* et *capra* », *Quaternaire* [En ligne], vol. 20/4 | 2009, mis en ligne le 01 mars 2012, consulté le 04 mai 2019. URL : <http://journals.openedition.org/quaternaire/5345> ; DOI : 10.4000/quaternaire.5345

BIOCHRONOLOGIE ET GRANDS MAMMIFÈRES AU PLÉISTOCÈNE MOYEN ET SUPÉRIEUR EN EUROPE OCCIDENTALE : L'APPORT DES GENRES *HEMITRAGUS* ET *CAPRA*

Evelyne CRÉGUT-BONNOURE

RÉSUMÉ

Représentés par les genres *Hemitragus* et *Capra*, les Caprinae du Pléistocène moyen et supérieur sont connus par cinq espèces de répartition chronologique différente ayant connu des évolutions rapides : *H. bonali*, *H. cedrensis*, *C. ibex*, *C. caucasica*, *C. pyrenaica*. La question de la présence de *Capra* au Pléistocène inférieur est discutée et l'hypothèse d'une forme primitive d'un *Hemitragus* aux chevilles osseuses peu comprimées et allongées est proposée. L'analyse des caractéristiques morphométriques des populations de tahr de la fin du Pléistocène moyen que l'on trouve à l'Ouest du Rhône montre qu'elles représentent la fin du phylum *H. bonali* et qu'elles ne peuvent se confondre avec *H. cedrensis*. Ce dernier reste une espèce particulière de la région provençale. Les différents résultats concernant la position systématique de *C. pyrenaica* par rapport à *C. ibex* et *C. caucasica* montrent un manque de concordance entre la génétique moléculaire, la paléontologie, les caractères morphologiques et la parasitologie. Ces trois dernières disciplines accréditent la filiation *C. caucasica*-*C. pyrenaica*.

Mots-clés : *Hemitragus*, *Capra*, Pléistocène inférieur, Pléistocène moyen, Pléistocène supérieur, évolution.

ABSTRACT

BIOCHRONOLOGY AND LARGE MAMMALS FROM THE MIDDLE AND UPPER PLEISTOCENE: *HEMITRAGUS* AND *CAPRA* GENERA

The Caprinae *Hemitragus* and *Capra* are represented during the Middle and the Upper Pleistocene by five species: *H. bonali*, *H. cedrensis*, *C. ibex*, *C. caucasica*, *C. pyrenaica*. Their chronological repartition is distinct and their evolution is rapid. The existence of *Capra* during the Lower Pleistocene is under question; the hypothesis of a primitive *Hemitragus* with slightly compressed and elongated horn cores is proposed. The morphometrical analysis of the tahr populations located on the western area in France at the end of the Middle Pleistocene are attributed to *H. bonali*, despite resemblances with *H. cedrensis*. The latter is located only in the Provence area. The filiations of *C. pyrenaica* with *C. ibex* or *C. caucasica* are under question. Molecular genetic, palaeontology, morphology and parasitology results are controversial. The three last studies are concordant with the filiation *C. caucasica*-*C. pyrenaica*.

Keys-words: *Hemitragus*, *Capra*, Lower Pleistocene, Middle Pleistocene, Upper Pleistocene, evolution.

1 - INTRODUCTION

On sait de longue date que les Bovidae constituent un outil performant pour la biochronologie. Largement répartis (à l'exclusion de l'Australie, de l'Amérique du Sud et de l'Antarctie), ils sont adaptés à une grande variété de biotopes et constituent une forte biomasse. Cette biodiversité est une constante au cours du temps depuis l'émergence de la famille qui se situe au Miocène inférieur (20 Ma). La question de la répartition chronologique et géographique des Caprinae européens au Pléistocène a déjà fait l'objet de plusieurs présentations (Delpech & Heintz, 1976; Crégut-Bonnoure, 1988, 1992 a à c, 2002, 2006 a à c; Crégut-Bonnoure & Guérin, 1996). Il est acquis que la morphologie de l'ensemble du squelette permet la

distinction des genres et des espèces. C'est aussi un élément indispensable pour la biochronologie, tout du moins dans ses grandes lignes et pour l'Europe occidentale. Les genres et les espèces repérés à l'époque connaissent des évolutions rapides permettant de définir des stades évolutifs bien utiles pour la chronologie du Pléistocène. L'exemple des genres *Hemitragus* et *Capra* du Pléistocène moyen et du Pléistocène supérieur de France est à cet égard très édifiant.

2 - MORPHOLOGIE ET BIOCHRONOLOGIE

Les Caprini du Pléistocène moyen et supérieur européen dont il est question dans cet article appartiennent aux genres *Hemitragus* et *Capra*.

Pour l'instant, les restes du premier sont connus dès le début du Pléistocène moyen (Crégut-Bonnoure 2006 c). On ne connaît à l'époque qu'une seule espèce dans le genre: *H. bonali* Harlé & Stehlin, 1913. Vers la fin de la période, probablement lors du stade isotopique 7, émerge *H. cedrensis* Crégut-Bonnoure, 1989. Les traces de l'espèce sont suivies jusqu'au début du Pléistocène supérieur: Eemien (stade isotopique 5 e). Le deuxième genre se manifeste à peu près au stade isotopique 7 avec le bouquetin alpin, *Capra ibex* Linné, 1758, un taxon toujours existant. Aux confins orientaux de l'Europe s'observe au même moment le bouquetin du Caucase, *Capra caucasica* (Güldenstädt, 1779) lui aussi présent dans la faune moderne. Son existence en France paraît attestée du début du Pléistocène supérieur (Eemien, stade isotopique 5 e) au Pléniglaciaire, période de sa transformation en *C. pyrenaica* Schinz, 1838.

2.1 - CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES PARTICIPANT À LA DÉFINITION DES GENRES *HEMITRAGUS* ET *CAPRA*

Au Pléistocène moyen les caractères morphologiques de *Hemitragus* et de *Capra* sont distincts. Des éléments

diagnostiques ont été développés dans plusieurs publications (Daxner, 1968; Prat *in* Laville *et al.*, 1972; Bonifay, 1974-1975; Delpech, 1988; Crégut-Bonnoure, 1987, 2002; Crégut-Bonnoure & Guérin, 1996). Ils se résument comme suit (tab. 1).

D'un point de vue crânien:

– tous deux ont un arrière crâne allongé en arrière des chevilles ce qui est une structure primitive (Schaffer & Reed, 1972). C'est effectivement celle que l'on observe chez le Caprini du Miocène *Pachytragus crassicornis* Schlosser, 1904 ainsi que chez *Protoryx* Major, 1891. Cette morphologie les oppose aux actuels tahrs de l'Himalaya (*H. jemlahicus*, H. Smith, 1826), bharal (*Pseudois nayaur* Hodgson, 1833) et mouflon à manchettes (*Ammotragus lervia* Pallas, 1777) dont le neurocrâne est coudé et plus ou moins vertical et qui de ce fait sont plus évolués et dont on peut raisonnablement supposer que leur différenciation a été plus récente.

– au Pléistocène moyen, les chevilles osseuses de *Hemitragus* sont relativement courtes par rapport à *Capra*, rapprochées à la base et divergentes vers l'extérieur et vers l'arrière; leur section dessine un ellipsoïde, la face rostrale étant étroite, pourvue d'une arête. Chez *Capra*, les chevilles osseuses sont longues, rapprochées à

	<i>Hemitragus</i>			<i>Capra</i>		
	<i>albus</i>	<i>bonali</i>	<i>cedrensis</i>	<i>caucasica</i>	<i>pyrenaica</i>	<i>ibex</i>
Arrière crâne						
long	+	+	+	+	+	+
Chevilles						
Longueur						
courte	+	+	+	-	-	-
longue	-	-	-	+	+	+
insertion						
au dessus des orbites	-	-	-	+	+	+
bien en arrière des orbites	+	+	+	-	-	-
Ecartement à la base						
faible	+	+	+	-	-	-
modéré	-	-	-	+	+	+
Divergence latérale						
faible et régulière	+	+	+	-	-	+
faible à la base puis accusée	-	-	-	-	+	-
forte dès la base	-	-	-	+	-	-
Divergence vers l'arrière						
petit rayon de courbure	+	+	+	+	+	+
Face dorsale (ou interne)						
plano-concave	-	-	-	-	-	+
légèrement convexe	+	+	+	+	-	-
convexe	-	-	-	+	+	-
Crête face antérieure	+	+	+	-	-	-
Section à la base						
elliptique	+	+	+	-	-	-
ovalaire à arrondie	-	-	-	+	+	-
sub-triangulaire	-	-	-	-	-	+
Saillie des orbites						
faible	?	-	-	+	+	+
forte	?	+	+	-	-	-
Frontal						
Convexité entre les chevilles						
modérée	+	+	+	+	+	+
gonflement en avant des chevilles						
faible	+	+	-	-	-	-
fort	-	-	+	-	-	-
Rétrécissement post-orbitaire						
faible	?	-	-	+	+	+
modéré	?	+	-	-	-	-
fort	?	-	+	-	-	-
Occipital						
Partie basilaire						
étroite à l'avant	-	+	+	-	-	-
large à l'avant	+	-	-	+	+	+

Tab. 1 : Caractères morphologiques comparés des genres *Hemitragus* et *Capra* pléistocènes : crâne (d'après Crégut-Bonnoure, 2002).

Tab. 1: Comparative morphology of the Pleistocene *Hemitragus* and *Capra*: skull (according to Crégut-Bonnoure, 2002).

la base, mais leur divergence et leur section sont variables en fonction des espèces : chez *C. ibex* les chevilles sont verticales, modérément mais régulièrement divergentes, de section basale sub-triangulaire avec une face rostrale plane à plano-convexe dont le bord dorsal peut présenter dans de rares cas une arête ; la section devient plus quadrangulaire vers l'extrémité apicale – chez *C. caucasica* les chevilles osseuses, massives, sont fortement divergentes et nettement courbées vers l'arrière ; la section à la base est sub-ovale – chez *C. pyrenaica* les chevilles osseuses sont verticales et leur divergence est modérée sur leur premier tiers environ ; elles divergent ensuite plus fortement vers l'extérieur ; la section basale est sub-ovale à grand axe oblique.

D'un point de vue dentaire :

– aucune dent n'est comparable entre les deux genres (tab. 2 à 5). Chez *Hemitragus* les dents jugales supérieures ont une couronne convexe, à mésostyle plus saillant à la base que les styles latéraux ; la P2/ a une racine linguale développée ; la M3/ a une aile métastyliaire verticale et peu saillante et le dernier lobe est aplati lingualement avec un renflement baso-distal. Les P/3 et les P/4 ont un lobe postérieur à faible renflement baso-labial ; la face linguale de la M/1 présente un enfoncement « en coup de pouce » vers la base ; le dernier lobe de la M/3 est peu divergent. Chez *Capra*, la couronne est rectiligne et le mésostyle n'est pas saillant ; la P2/ est biradiculée sauf chez *C. caucasica* mais dans ce cas la racine est

petite ; la M3/ n'a pas de lobe distal aplati ni de renflement baso-distal au dernier lobe, le métastyle est divergent à la base chez *C. ibex*, pas chez *C. caucasica* et *C. pyrenaica* ; le renflement baso-labial de P/3 et P/4 est fort ; il n'y a jamais d'enfoncement « en coup de pouce » à la base linguale de M/1 ; le dernier lobe de M/3 est bien divergent à la base.

D'un point de vue osseux :

– les différences, nettes pour chaque ossement, sont résumées dans les tableaux 6 à 8.

2.2 - LA CHEVILLE OSSEUSE

Les caractères morphologiques énumérés dans le paragraphe précédent sont constants au Pléistocène moyen et participent à la définition des deux genres considérés. Néanmoins de récentes découvertes soulèvent la question de la valeur taxonomique qu'il faut accorder aux chevilles osseuses pour distinguer *Hemitragus* et *Capra*, une interrogation posée par les restes crâniens du Pléistocène inférieur trouvés en Géorgie à Dmanissi (1,7 Ma ; Bukhsianidze, 2006) ainsi qu'en Espagne à Fonelas (1,8 Ma ; Garrido Álvarez-Colo, 2006) et à Quibas (1,2 Ma ; Carlos Calero *et al.*, 2006).

À Dmanissi, deux restes crâniens sont attribués à *Capra dalii* Bukhsianidze, 2006. La cheville osseuse est allongée, non comprimée dorso-ventralement à la base mais fortement au sommet. Toutefois, sur la cheville type

	<i>Hemitragus</i>				<i>Capra</i>		
	<i>orientalis</i>	<i>albus</i>	<i>bonali</i>	<i>cedrensis</i>	<i>caucasica</i>	<i>pyrenaica</i>	<i>ibex</i>
Dents jugales supérieures							
petites	-	+	-	+	-	-	-
moyennes	+	-	+	-	+	+	+
Couronne							
relativement basse	+	-	-	-	-	-	-
relativement haute	-	+	+	+	+	+	+
Prémolaires							
peu épaisses	?	+	+	+	+	+	+
Racines							
P2/							
biradication	-	-	-	-	-	-	+
triradication	?	+	+	+	+	+	-
racine linguale petite	?	+	+	+	+	-	-
racine linguale grosse	?	-	-	-	+	+	-
Couronne							
Incurvation de l'avant vers l'arrière							
faible	?	+	+	-	+	+	+
forte	?	-	-	+	-	-	-
Incurvation labio-linguale							
faible	?	-	-	-	+	+	+
forte	?	+	+	+	-	-	-
Base de la vallée labiale postérieure							
même niveau que le sillon antérieur	?	+	+	+	+	+	+
plus haute que le sillon antérieur	?	-	-	-	-	-	-
P3/							
Couronne							
Incurvation de l'avant vers l'arrière							
faible	?	+	+	-	+	+	+
forte	?	-	-	+	-	-	-
Incurvation labio-linguale							
faible	?	+	-	-	-	-	-
forte	?	-	+	+	+	+	+
Dilatation du cône							
même niveau que les styles	?	+	+	+	+	+	+
P4/							
Couronne							
Incurvation de l'avant vers l'arrière							
faible	?	+	+	-	+	+	+
forte	?	-	-	+	-	-	-
Incurvation labio-linguale							
faible	?	+	+	+	+	+	+

Tab. 2 : Caractères morphologiques comparés des genres *Hemitragus* et *Capra* pléistocènes : prémolaires supérieures (d'après Crégut-Bonnoure, 2002).

Tab. 2: Comparative morphology of the Pleistocene *Hemitragus* and *Capra*: upper premolars (according to Crégut-Bonnoure, 2002).

	<i>Hemitragus</i>				<i>Capra</i>		
	<i>orientalis</i>	<i>albus</i>	<i>bonali</i>	<i>cedrensis</i>	<i>caucasica</i>	<i>pyrenaica</i>	<i>ibex</i>
Molaires supérieures							
<i>Base</i>							
peu épaisse	-	+	+	+	+	+	+
épaisse	+	-	-	-	-	-	-
<i>Couronne</i>							
incurvée labio-lingualement	+	+	+	+	-	-	-
incurvée de l'avant vers l'arrière	-	-	-	-	+	+	+
<i>Lobe postérieur/lobe antérieur</i>							
beaucoup moins épais (fort décalage)	+	+	+	+	+	+	+
<i>Mesostyle</i>							
bien visible en vue antérieure	+	+	+	+	-	-	-
peu visible en vue antérieure	-	-	-	-	+	+	+
dégagé à la base en vue antérieure	+	+	+	+	-	-	-
<i>Limite ciment-émail</i>							
basse	+	-	-	-	-	-	-
haute	-	+	+	+	-	-	-
très haute	-	-	-	-	+	+	+
M1/							
<i>Face linguale, racine lobe postérieur</i>							
occupant la 1/2 de la base du lobe	+	+	+	+	-	-	-
occupant moins de la 1/2 de la base du lobe	-	-	-	-	+	+	+
<i>Racine face postérieure</i>							
occupant toute la base du lobe	+	+	+	+	-	-	-
s'arrêtant avant la face linguale	-	-	-	-	+	+	+
M2/							
<i>Face linguale, racine lobe postérieur</i>							
occupant la 1/2 de la base du lobe	+	+	+	+	-	-	-
occupant moins de la 1/2 de la base du lobe	-	-	-	-	+	+	+
M3/							
<i>Aile métastylaire</i>							
absente	+	-	-	-	-	-	-
verticale	-	+	+	+	+	+	-
divergente à la base	-	-	-	-	-	-	+
<i>Métastyle</i>							
<i>en vue occlusale</i>							
peu épais	+	+	+	+	+	+	+
très épais	-	-	-	-	-	-	-
<i>en vue labiale</i>							
large à la base	-	-	+	-	-	-	-
<i>Lobe postérieur, face linguale</i>							
surface arrondie	-	-	-	-	+	+	+
surface très oblique vers l'arrière	+	+	+	+	-	-	-
base renflée postérieurement	+	+	+	+	-	-	-
<i>Sillon longitudinal sur la face postérieure</i>							
absent	+	-	+	+	+	+	+
plutôt large	-	+	-	-	-	-	-
<i>Carène sur le bord postéro-lingual</i>	+	-	+	-	-	-	-
<i>Surfaces interstyliques</i>							
de longueur sub-égales	+	+	+	+	+	+	-
postérieure plus longue que l'antérieure	-	-	-	-	-	-	+

Tab. 3: Caractères morphologiques comparés des genres *Hemitragus* et *Capra* pléistocènes: molaires supérieures (d'après Crégut-Bonnoure, 2002).

Tab. 3: Comparative morphology of the Pleistocene Hemitragus and Capra: upper molars (according to Crégut-Bonnoure, 2002).

	<i>Hemitragus</i>				<i>Capra</i>		
	<i>orientalis</i>	<i>albus</i>	<i>bonali</i>	<i>cedrensis</i>	<i>caucasica</i>	<i>pyrenaica</i>	<i>ibex</i>
Molaires inférieures							
<i>Pli caprin</i>							
jusqu'à la base	+	+	+	+	+	+	+
fort	+	+	+	-	-	-	-
peu marqué	-	-	-	+	+	+	+
M1/							
<i>Limite ciment-émail du lobe antérieur</i>							
basse	-	-	-	-	+	+	+
haute	-	+	+	+	-	-	-
<i>Base linguale enfoncée "en coup de pouce"</i>	+	+	+	+	-	-	-
<i>Dilatation des conides</i>							
diffuse dans la moitié inférieure	+	+	+	+	-	-	-
étendue jusqu'à la base	-	-	-	-	+	+	+
M2/							
<i>Limite ciment émail du lobe antérieur</i>							
basse	-	-	-	-	+	+	+
haute	-	+	+	+	-	-	-
très haute	+	-	-	-	-	-	-
<i>Conides par rapport aux stylides</i>							
peu saillants	+	+	+	+	-	-	-
saillants	-	-	-	-	+	+	+
<i>Vallée labiale</i>							
large	+	+	+	+	-	-	-
très large	-	-	-	-	+	+	+
M3/							
<i>Dernier lobe</i>							
plutôt rectiligne	-	+	+	-	+	+	+
curviligne	+	-	-	-	-	-	-
divergent à la base	-	-	+	-	+	+	+
peu divergent à la base	-	+	-	+	-	-	-
<i>Vallée linguale antérieure</i>							
plus ou moins profonde et étroite	+	+	+	+	+	+	+

Tab. 4: Caractères morphologiques comparés des genres *Hemitragus* et *Capra* pléistocènes: molaires inférieures (d'après Crégut-Bonnoure, 2002).

Tab. 4: Comparative morphology of the Pleistocene Hemitragus and Capra: lower molars (according to Crégut-Bonnoure, 2002).

	<i>Hemitragus</i>				<i>Capra</i>		
	<i>orientalis</i>	<i>albus</i>	<i>bonali</i>	<i>cedrensis</i>	<i>caucasica</i>	<i>pyrenaica</i>	<i>ibex</i>
Dents jugales inférieures							
petites	-	+	-	+	-	-	-
moyennes	+	-	+	-	+	+	+
relativement grosses	-	-	-	-	-	-	-
<i>Couronne</i>							
relativement basse	+	-	-	-	-	-	-
relativement haute	-	+	+	+	+	+	+
<i>Base</i>							
épaisse	+	+	-	-	-	-	-
mince	-	-	+	+	+	+	+
Prémolaires inférieures							
<i>Base labiale du lobe 2° lobe</i>							
renflée	?	-	-	-	+	+	+
P/3							
<i>Couronne</i>							
très aplatie labio-lingualement	?	+	+	+	-	-	-
peu aplatie	?	-	-	-	+	+	+
<i>Paraconide</i>							
ouvert vers l'avant	?	+	+	+	-	-	-
perpendiculaire à l'axe antéro-postérieur	?	-	-	-	+	+	+
<i>Vallée labiale</i>							
peu profonde	?	+	+	-	-	-	-
profonde	?	-	-	+	+	+	+
large	?	-	-	-	+	+	+
<i>Vallée linguale</i>							
peu profonde	?	+	+	+	-	-	-
profonde	?	-	-	-	+	+	+
longue	?	+	+	+	+	+	+
<i>Métaconide</i>							
dilaté en colonnette	?	-	-	+	+	+	-
dilatation variable	?	+	+	-	-	-	+
coudé	?	-	+	-	-	-	-
redressé	?	+	+	+	+	+	+
fusionné avec l'entoconide	?	+	+	+	+	+	+
paroi postéro-linguale	?	-	+	+	+	+	+
oblique vers le milieu et l'extérieur	?	+	-	-	-	-	-
verticale	?	+	-	-	-	-	-
P/4							
<i>Vallée en avant du métaconide</i>							
large	?	+	+	-	-	-	-
étroite (sillon)	?	-	-	+	+	+	+
étendue jusqu'à la base	?	-	+	-	-	-	-
limitée à l'extrémité supérieure	?	+	-	+	-	-	-
<i>Métaconide</i>							
dilaté en colonnette	?	+	+	+	-	-	-
largement dilaté	?	-	-	-	+	+	+
dilatation limitée à l'extrémité supérieure	?	-	-	+	-	-	-
<i>Entoconide</i>							
non dilaté	?	-	-	-	+	+	+
dilaté en colonnette	?	+	+	+	-	-	-
jusqu'à la base	?	+	+	-	-	-	-
<i>Entoconide-métaconide</i>							
séparation par une vallée étroite	?	+	+	+	-	-	-
séparation par une vallée large	?	-	-	-	+	+	+

Tab. 5: Caractères morphologiques comparés des genres *Hemitragus* et *Capra* pléistocènes: prémolaires inférieures (d'après Crégut-Bonnou, 2002).

Tab. 5: Comparative morphology of the Pleistocene *Hemitragus* and *Capra*: lower premolars (according to Crégut-Bonnou, 2002).

	<i>Capra</i>	<i>Hemitragus</i>		<i>Capra</i>	<i>Hemitragus</i>
Scapula			Os canon antérieur		
<i>Cavité glénoïdale</i>			<i>Articulation proximale</i>		
Lobe externe développé	-	+	Facette pour oncifforme		
<i>Tubercule sus-glénoïdal</i>			contour curviligne	-	+
développé	+	-	contour trapézoïdal	+	-
bien développé	-	+	Facette pour le capitato-trapézoïde		
Humérus			contour curviligne	+	-
<i>Tubérosité du petit rond</i>			contour trapézoïdal	-	+
très globuleuse	-	+	Tubérosités proximo-palmaires		
<i>Tubérosité deltoïdienne</i>			symétriques	+	-
longue	+	-	médiale plus développée que latérale	-	+
courte	-	+	sillon proximo-palmaire médian		
<i>Articulation distale</i>			large	+	-
épicondyle latéral peu développé	-	+	étroit	-	+
Radius			<i>Articulation distale</i>		
<i>Diaphyse</i>			Quilles guides		
rectiligne	-	+	divergentes sur la face dorsale	-	+
sinueuse	+	-	divergentes sur la face palmaire	+	-
<i>Tubérosité externe du ligament latéral</i>			parallèles sur la face dorsale	+	-
en position haute	+	-	parallèles sur la face palmaire	-	+
en position basse	-	+	échancrure intercondyalaire		
<i>Articulation proximale</i>			large	-	+
Bord caudal plus haut que le bord crânial	-	+	étroite	+	-
Bord caudal moins haut que le bord crânial	+	-			

Tab. 6: Caractères morphologiques comparés des genres *Hemitragus* et *Capra*: os longs (d'après Crégut-Bonnou, 2002).

Tab. 6: Comparative morphology of the *Hemitragus* and *Capra*: limb bones (according to Crégut-Bonnou, 2002).

	Capra	Hemitragus		Capra	Hemitragus
Scaphoïde			Capitato-trapézoïde/Onciforme		
<i>Face palmaire, extrémité proximale</i>			<i>Contact</i>		
contour arrondi	+	-	légèrement anguleux	-	+
contour aigu	-	+	très anguleux	+	-
<i>Face distale, bord latéral</i>			Capitato-trapézoïde		
à surface plane	-	+	<i>Creusement surface proximo-dorsale</i>		
à surface concave	+	-	faible	-	+
latéralement peu coudé	-	+	important	+	-
latéralement très coudé	+	-	<i>Facette palmaire de la face latérale</i>		
Semi-lunaire			oblique	+	-
<i>Face proximale</i>			verticale	-	+
Crête dorsale			Onciforme		
oblique vers le centre	+	-	<i>Articulation proximale</i>		
perpendiculaire à l'axe dorso-palmaire	-	+	reliefs peu marqués	+	-
Crête palmaire			reliefs très marqués	-	+
oblique vers le centre	+	-	<i>Bourrelet palmaire</i>		
perpendiculaire à l'axe dorso-palmaire	-	+	surface concave	-	+
<i>Face médiale, facette dorso-distale</i>			surface plane	+	-
peu développée	+	-	Première phalange antérieure		
développée	-	+	Tubercules palmaires		
<i>Face distale</i>			ramassés	+	-
Concavité centrale			en lame	-	+
faible	+	-	Deuxième phalange		
forte	-	+	<i>Bord axial</i>		
bord latéral			pincé	-	+
plan	+	-	<i>Face plantaire-Palmaire</i>		
concave	-	+	tubercule développé par rapport à l'axial	-	+
Facette palmaire	-	+	Troisième phalange		
Crête médio-dorsale			<i>Sole plantaire</i>		
peu marquée	+	-	très mince	-	+
très nette	-	+	épaisse	+	-
Pyramidal			surface peu concave	+	-
<i>Face proximale</i>			surface très concave	-	+
peu concave	+	-	<i>Tubercule</i>		
très concave	-	+	peu saillant	+	-
<i>Facette pour pisiforme</i>			saillant	-	+
peu concave	+	-	<i>Articulation</i>		
très concave	-	+	bords parallèles	-	+
Pisiforme			bords divergents	+	-
<i>Bord palmaire</i>					
anguleux	+	-			
dissymétrique (en "virgule")	-	+			
<i>Articulation pour le pyramidal</i>					
convexité modérée	+	-			
convexité forte	-	+			

Tab. 7 : Caractères morphologiques comparés des genres *Hemitragus* et *Capra*: carpiens (d'après Crégut-Bonnoure, 2002).

Tab. 7: Comparative morphology of the *Hemitragus* and *Capra*: carpals (according to Crégut-Bonnoure, 2002).

	Capra	Hemitragus		Capra	Hemitragus
Talus			Cubonavculaire		
<i>Trochlée proximale</i>			<i>Fossette synoviale médiane</i>		
lèvres peu décalées en hauteur	+	-	aléatoire	+	-
lèvres bien décalées en hauteur	-	+	toujours présente, traverse l'os	-	+
tubercule médian absent	-	+	<i>Fossette synoviale latérale</i>		
tubercule médian présent	+	-	empiétant sur surface calcanéenne	-	+
<i>Décrochement trochlée calcanéenne / trochlée distale</i>			<i>Facette pour le décrochement de la surface calcanéenne du talus</i>		
faible	-	+	horizontale	+	-
net	+	-	verticale	-	+
<i>Fossette synoviale base trochlée calcanéenne</i>			<i>Facette pour le canon postérieur</i>		
petite et ronde	+	-	triangulaire	+	-
grande et ellipsoïdale	-	+	rectangulaire	-	+
<i>Fossette synoviale latérale</i>			<i>Face plantaire</i>		
grande	+	-	Bord médial		
très grande	-	+	oblique	+	-
<i>Base lèvre trochléenne (norma lateralis)</i>			vertical	-	+
saillie brutale	+	-	bas	+	-
obliquité	-	+	haut	-	+
bord médian non saillant	+	-	Gorge médiale		
bord médian saillant	-	+	étroite	-	+
<i>Trochlée calcanéenne</i>			large	+	-
Bord médial			<i>Facette pour le calcanéus</i>		
position interne	+	-	déborde sur face plantaire	-	+
position externe	-	+	ne déborde pas sur face plantaire	+	-
Calcaneus			<i>Bourrelet plantaire</i>		
<i>Tuber calcanei</i>			continu	-	+
une rainure transversale longue	-	+	coupé par un sillon vertical	+	-
une rainure transversale courte	+	-			
<i>Sustentaculum tali</i>					
une rainure	+	-			
deux rainures	-	+			
<i>Trochlée fibulaire</i>					
une seule facette médiale	+	-			
deux facettes médiales	-	+			
étroite	-	+			
large	+	-			

Tab. 8 : Caractères morphologiques comparés des genres *Hemitragus* et *Capra*: tarsiens (d'après Crégut-Bonnoure, 2002).

Tab. 8: Comparative morphology of the *Hemitragus* and *Capra*: tarsals (according to Crégut-Bonnoure, 2002).

l'os est manquant au tiers basal de la face rostrale et de la face latérale (Bukhsianidze, 2006 : fig. 1 & 2 p. 161), ce qui ne permet pas de connaître les proportions et la section réelles à ces niveaux. Ce matériel est associé à des dents jugales : leur morphologie d'après les photographies (Bukhsianidze, 2006 : fig. 4 p. 163, fig. 5 p. 164) et des moulages, est identique à celle de *H. orientalis* Crégut-Bonnoure & Spassov, 2002 du Pliocène terminal (tab. 3 à 5). Les proportions ont de nombreuses similitudes avec cette espèce tout en montrant des affinités avec *H. albus* du Pléistocène inférieur d'Espagne (fig. 1 à 6 ; tab. 9 à 14), un taxon considéré comme le descendant de *H. orientalis* (Crégut-Bonnoure, 2002). Bien que le nombre des échantillons dentaires soit faible

leur morphologie est suffisamment caractéristique pour confirmer leur analogie avec *H. orientalis*.

A Fonelas, un neurocrâne est attribué à *Capra* nov. sp. (Garrido Álvarez-Colo, 2006 : fig. 126, p. 495). Il se caractérise par la forte saillie des condyles occipitaux, leur grosseur et celle du *foramen magnum*, un rétrécissement marqué du supra occipital, des surfaces sus-orbitaires en *norma caudalis* peu saillantes et obliques ventralement : un ensemble de caractères absents chez *Capra* mais présents chez *Hemitragus*. Les chevilles sont portées par un petit pédicule, ce qui n'est pas le cas chez les bouquetins. Très rapprochées à leur base, elles sont relativement longues, faiblement divergentes (33°) et

M1 supérieure	1	2	3	4	5	6	7
<i>H. orientalis</i>							
Slivnitsa							
Nombre	5	5	3	3	4	4	5
Extrêmes	18,5 - 19,7	14,9 - 17,3	10,8 - 12,9	9,9 - 12	9,7 - 11,2	8,8 - 9,9	12,9 - 15,2
Moyenne	18,94	16,01	11,78	10,84	10,42	9,48	14,17
Écart-type	0,455	1,131					0,888
Villany-Kalkberg							
Nombre	2	1	2	2	2	2	1
Extrêmes	20,3 - 20,6	17,6	12,2 - 12,3	10,7 - 11	10,9 - 11	9,3 - 9,7	14,8
Moyenne	20,45		12,25	10,85	10,95	9,50	
Dmanissi							
N	2	2	2	2	2	2	2
Extrêmes	17,2 - 20,5	14,8 - 15,5	13,1 - 13,4	12,1 - 12,2	11,3 - 11,8	10,4 - 10,4	13,8 - 15
Moyenne	18,85	15,11	13,27	12,12	11,56	10,36	14,33
<i>Hemitragus</i> sp.							
Fonelas							
n=1	17,5		11,2	10,8	10,6	8,3	16,9
<i>H. albus</i>							
Venta Micena							
Nombre	12	16	11	11	11	9	13
Extrêmes	15,5 - 19,1	12,1 - 16,3	10,9 - 12,3	10,2 - 11,6	9,7 - 11,5	8,7 - 9,9	12,4 - 14,9
Moyenne	16,81	14,60	11,75	10,78	10,22	9,46	13,78
Écart-type	1,15	1,17	0,41	0,48	0,52	0,46	0,80

Tab. 9 : Dimensions (en mm) de la M1 supérieure des Caprini du Pliocène terminal et du Pléistocène inférieur.

Abbreviations : 1 : longueur occlusale. 2 : longueur basale. 3 : épaisseur totale du premier lobe. 4 : épaisseur médiane du premier lobe. 5 : épaisseur totale du deuxième lobe. 6 : épaisseur médiane du deuxième lobe. 7 : épaisseur à la base. Référence des mesures in Crégut-Bonnoure, 1995.

Tab. 9: Late Pliocene and Lower Pleistocene Caprini, measurements of the upper M1 (in mm). Abbreviations Length: 1: occlusal. 2: basal. Width: 3: occlusal, first lobe. 4: occlusal in the middle, first lobe. 5: occlusal, second lobe. 6: occlusal in the middle, second lobe. 7: basal. References of the measurements in Crégut-Bonnoure, 1995.

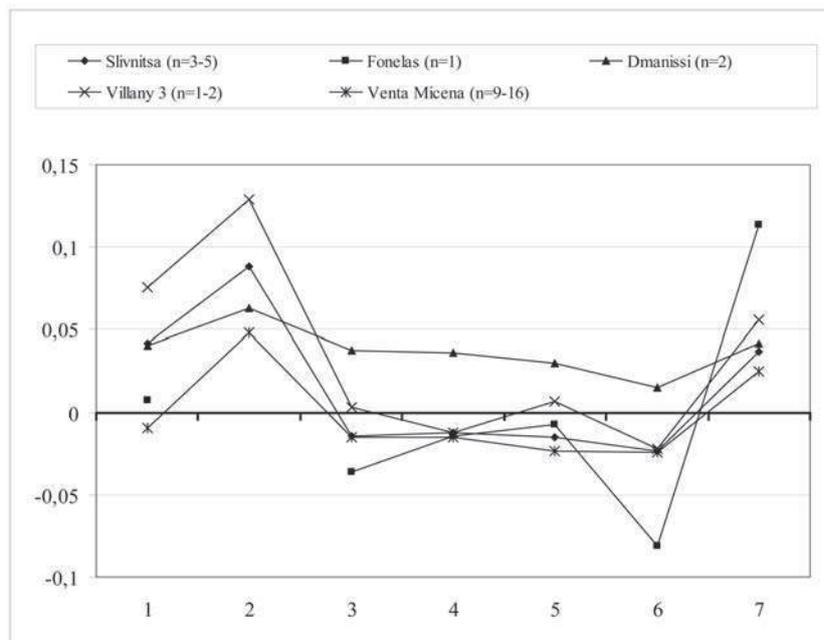


Fig. 1 : Diagramme des rapports des dimensions moyennes de la M1 supérieure des Caprini du Pliocène terminal et du Pléistocène inférieur.

Axe de Référence : *C. ibex* de la grotte du Taï. Référence des mesures et abréviations dans les tableaux 9 et 16.

Fig. 1: Ratio-diagram of the mean dimensions of upper M1 for the Caprini from the Upper Pliocene and the Lower Pleistocene. Standard base: *C. ibex* from Le Taï cave. Measurements and abbreviations in table 9 and 16.

leur diamètre rostro-caudal diminue régulièrement vers l'apex. Elles sont épaisses et en *norma lateralis* ressemblent à *C. dalii*. Les deux molaires supérieures, attribuées à une M2 et une M3 mais plus conformes à la morphologie d'une M1 et d'une M2 (Garrido Álvarez-Colo, 2006 : fig. 127, p. 495) sont relativement brachyodontes et à base épaisse, ce qui les rapproche de *H. orientalis*.

Les proportions de la M1 supérieure, évaluées d'après photographie (Garrido Álvarez-Colo, 2006 : fig. 127 c, p. 495) s'intègrent dans le groupe Slivnitsa-Villany 3 (fig. 1), et se rapprochent en conséquence de *H. orientalis*.

A Quibas, deux crânes assez complets et quelques fragments sont attribués à *C. alba* Moyà-Solà 1987, un

M2 supérieure	1	2	3	4	5	6	7
<i>H. orientalis</i>							
Villany-Kalkberg							
Nombre	2	1	2	2	2	2	1
Extrêmes	20,3 - 21,5	20,0	15,5 - 18	14 - 17,2	13,6 - 14,9	12,5 - 14,9	18,6
Moyenne	20,90		16,75	15,60	14,25	13,70	
Slivnitsa							
Nombre	6	6	6	6	6	6	6
Extrêmes	18,6 - 20,4	14,3 - 18,5	11,3 - 15,6	10,2 - 14,4	9,6 - 13,3	8,8 - 12	14,6 - 14,8
Moyenne	19,56	17,00	13,18	12,35	11,08	10,36	15,43
Écart-type	0,81	1,43	1,76	1,78	1,58	1,58	0,89
Dmanisi							
N	2	2	1	1	2	2	
Nombre	19,8 - 22,2	19,4 - 20,0	13,3	12	10,9 - 11,0	9,7 - 9,9	
Moyenne	20,98	19,67			10,92	9,80	
Le Vallonnet							
n=1	20,9	18,0	14,9	13,0	11,9	10,5	16,6
<i>Hemitragus sp.</i>							
Fonelas							
n=1	18,9		11,8	8,4	9,2	6,2	
<i>H. albus</i>							
Venta Micena							
Nombre	17	19	16	16	18	17	17
Extrêmes	17,1 - 19,6	12,0 - 18,5	11,2 - 13,5	9,7 - 12,7	9,4 - 12,1	8,2 - 11,6	13,3 - 15,2
Moyenne	18,43	17,02	12,10	11,18	10,12	9,15	14,30
Écart-type	0,78	1,36	0,65	0,73	0,66	0,82	0,56
<i>C. ibex</i>							
Le Taï							
Nombre	12	12	9	9	11	11	12
Extrêmes	17,9 - 20,9	14,8 - 18,7	11,4 - 14,0	10,7 - 14,0	9,9 - 12,4	8,9 - 12,3	13,3 - 15,5
Moyenne	19,41	16,66	13,33	12,63	11,55	10,64	14,45
Écart-type	0,96	1,19	0,81	0,92	0,74	0,93	0,74

Tab. 10 : Dimensions (en mm) de la M2 supérieure des Caprini du Pliocène terminal et du Pléistocène inférieur.

Abréviations : 1 : longueur occlusale. 2 : longueur basale. 3 : épaisseur totale du premier lobe. 4 : épaisseur médiane du premier lobe. 5 : épaisseur totale du deuxième lobe. 6 : épaisseur médiane du deuxième lobe. 7 : épaisseur à la base. Référence des mesures in Crégut-Bonnoure, 1995.

Tab. 10: Late Pliocene and Lower Pleistocene Caprini, measurements of the upper M2 (in mm). Abbreviations: Length: 1: occlusal. 2: basal. Width: 3: occlusal, first lobe. 4: occlusal in the middle, first lobe. 5: occlusal, second lobe. 6: occlusal in the middle, second lobe. 7: basal. References of the measurements in Crégut-Bonnoure, 1995.

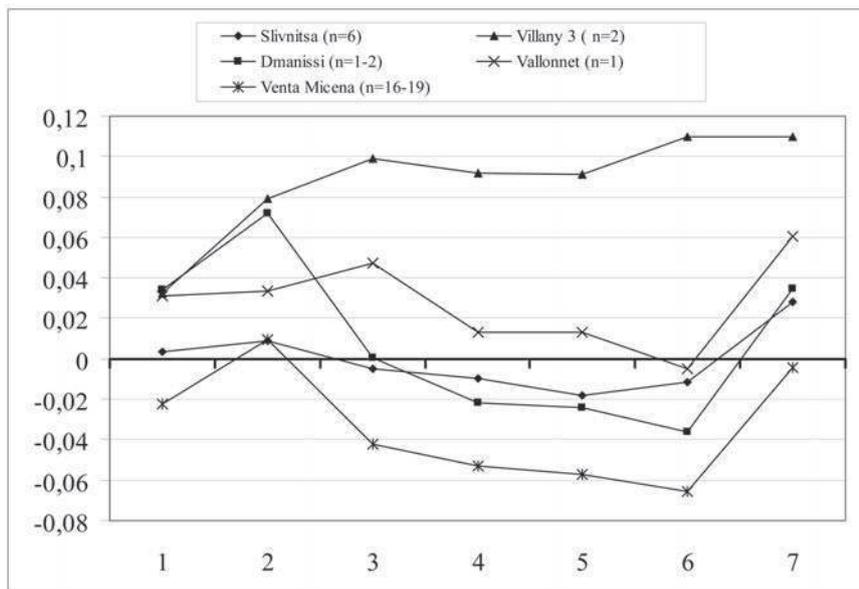


Fig. 2 : Diagramme des rapports des dimensions moyennes de la M2 supérieure des Caprini du Pliocène terminal et du Pléistocène inférieur.

Axe de Référence : *C. ibex* de la grotte du Taï. Référence des mesures et abréviations dans le tableau 10.

Fig. 2: Ratio diagram of the mean dimensions of upper M2 for the Caprini from Upper Pliocene and Lower Pleistocene. Standard base: *C. ibex* from Le Taï cave. Measurements and abbreviations in table 10.

M3 supérieure	1	2	9	10	11	12
<i>H. orientalis</i>						
Slivitsa						
Nombre	2	2	2	2	2	2
Extrêmes	18,9 - 20,3	20,8 - 22,0	7,0 - 7,4	7,4 - 8,7	17,7 - 17,7	19,1 - 21,2
Moyenne	19,6	21,43	7,2	8,07	17,72	20,16
Dmanissi						
Nombre	2	3	3	1	3	3
Extrêmes	18,3 - 20,9	13,5 - 24,6	7,3 - 8,1	9,0 - 9,0	17,4 - 19,9	21,0 - 21,6
Moyenne	19,6	20,22	7,77	9,03	18,53	21,34
<i>H. albus</i>						
Venta Micena						
Nombre	19	19	20	20	19	19
Extrêmes	17,9 - 23,1	19,2 - 25,6	5,9 - 8,3	7,2 - 10,7	15,1 - 19,6	17,5 - 19,9
Moyenne	20,29	21,61	7,2	8,64	17,57	18,7
Écart-type	1,48	1,55	0,57	0,9	1,24	0,65
<i>H. bonali</i>						
Payre						
Couche F						
Nombre	1	1	2	2	1	2
Extrêmes	16,9	19,0	5,8 - 6,5	6,0 - 7,1	16,0	15,5 - 15,8
Moyenne			6,14	6,58		15,67
Couche G						
n=1	17,9	19,3	6,1	6,8	15,8	15,0
Saint Marcel						
n=1	17,4	18,7	5,4	6,2	15	15,6
Arago						
Terres Brunes						
n=1	15,6	18,8	7,1	7,3	15	17
<i>H. cedrensis</i>						
Cèdres						
Nombre	9	9	8	8	8	8
Extrêmes	16,9 - 19,0	17,0 - 21,1	5,4 - 7,4	6,2 - 8,0	15,0 - 17,6	15,6 - 17
Moyenne	17,77	19,03	6,46	6,98	15,91	16,27
Écart-type	0,72	1,38	0,61	0,52	0,98	0,44
<i>C. ibex</i>						
Le Taï						
Nombre	8	8	8	8	8	8
Extrêmes	18,6 - 25,6	22,9 - 29,0	6,3 - 8,1	8,3 - 10,6	17,6 - 21,0	17,8 - 21,0
Moyenne	22,66	25,92	7,27	9,54	19,33	19,47
Écart-type	2,17	2,31	0,69	0,82	1,11	1,15

Tab. 11 : Dimensions (en mm) de la M3 supérieure des Caprini du Pliocène terminal et du Pléistocène.

Abréviations : 1 : longueur occlusale. 2 : longueur basale. 9 : longueur de la surface interstylière antérieure. 10 : longueur de la surface interstylière postérieure. 11 : longueur occlusale des deux lobes côté lingual. 12 : longueur basale des deux lobes côté lingual. Référence des mesures in Crégut-Bonnoure, 1991.

Tab. 11 : Late Pliocene and Pleistocene Caprini, measurements of the upper M3 (in mm). Abbreviations: Length: 1: occlusal. 2: basal. 9: anterior interstyliar surface; 10: posterior interstyliar surface. 11: occlusal, first + second lobes (lingual side). 12: basal, first + second lobes (lingual side). References of the measurements in Crégut-Bonnoure, 1991.

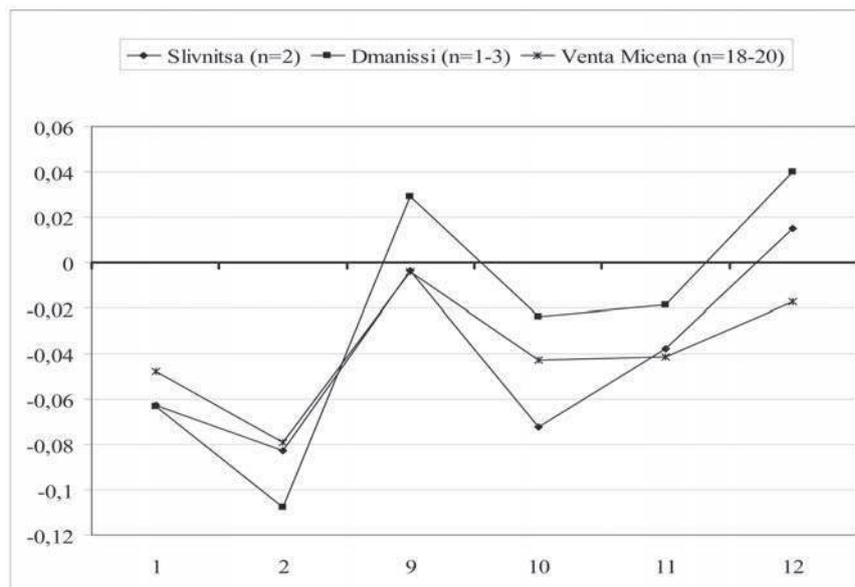


Fig. 3 : Diagramme des rapports des dimensions moyennes de la M3 supérieure des Caprini du Pliocène terminal et du Pléistocène inférieur.

Axe de Référence : *C. ibex* de la grotte du Taï. Référence des mesures et abréviations dans le tableau 11.

Fig. 3: Ratio diagram of the mean dimensions of upper M3 for the Caprini from Upper Pliocene and Lower Pleistocene. Standard base: *C. ibex* from Le Taï cave. Measurements and abbreviations in table 11.

taxon que je rapporte personnellement à *H. albus* (Crégut-Bonnoure, 1999). La section basale des chevilles est un ellipsoïde et un net dimorphisme sexuel s'observe. Ce dernier point a été interprété comme un critère de détermination générique, révélateur d'une appartenance au bouquetin (Carlos Calero *et al.*, 2006). Or le dimorphisme des chevilles n'est pas l'apanage du

seul *Capra* mais de tous les Caprini (Schaffer, & Reed, 1972 ; Crégut-Bonnoure, 2002). Les condyles occipitaux sont particulièrement massifs comme ceux du tahr. Les M3/ (Calero *et al.*, 2006 : fig. 3 à 10) sont conformes à ce genre et à *H. albus*, tout comme les métapodes, les carpiens et les tarsiens qu'il m'a été possible de voir.

M1 inférieure	1	2	3	4	5
<i>H. orientalis</i>					
Slivnitsa n=1	16,3	14,6	8,3	8,6	9,0
Villany-Kalkberg n=1	19,9	17,0	8,6	8,8	10,0
Dmanissi n = 1	17,3	13,8	9,2	9,8	9,1
Appolonia I n=1		18,1		9,4	9,9
<i>H. albus</i>					
Venta Micena					
Nombre	9	11	10	8	10
Extrêmes	12,9 - 16,5	11,7 - 14,8	7,3 - 8,7	7,3 - 8,7	7,8 - 9,3
Moyenne	14,53	13,40	8,05	8,15	8,68
Écart-type	1,38	1,07	0,37	0,44	0,50
<i>C. ibex</i>					
Le Taï					
Nombre	19	9	19	19	11
Extrêmes	11,1 - 16,9	11,7 - 14,1	7,9 - 9,3	7,4 - 9,5	7,5 - 9,4
Moyenne	14,86	12,74	8,55	8,63	8,54
Écart-type	1,52	0,84	0,37	0,58	0,48

Tab. 12 : Dimensions (en mm) de la M1 inférieure des Caprini du Pliocène terminal et du Pléistocène inférieur.

Abréviations: 1 : longueur occlusale. 2 : longueur basale. 3 : épaisseur totale du premier lobe. 4 : épaisseur totale du deuxième lobe. 5 : épaisseur à la base. Référence des mesures in Crégut-Bonnoure, 1995.

Tab. 12: Late Pliocene and Lower Pleistocene Caprini, measurements of the lower M1 (in mm). Abbreviations: Length: 1: occlusal. 2: basal. Width: 3: occlusal, first lobe. 4: occlusal, second lobe. 5: basal. References of the measurements in Crégut-Bonnoure, 1995.

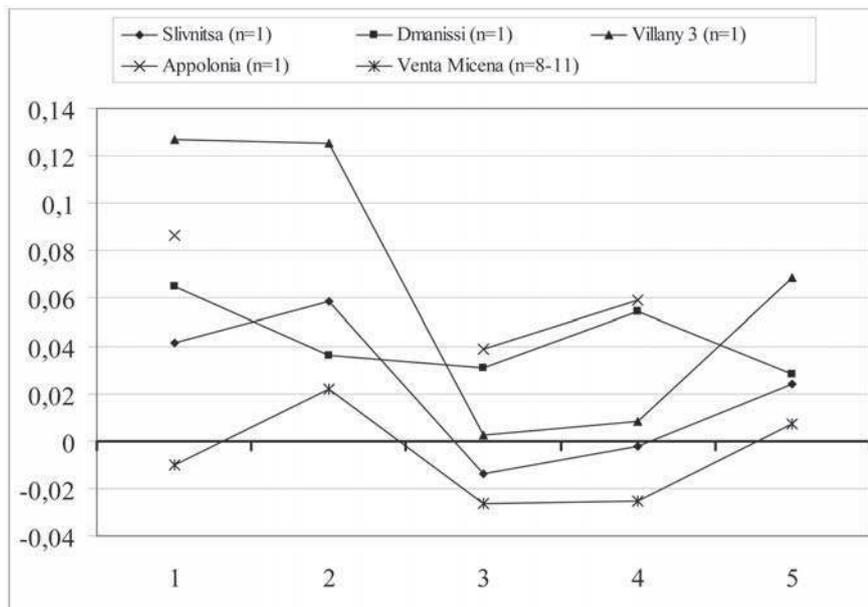


Fig. 4 : Diagramme des rapports des dimensions moyennes de la M1 inférieure des Caprini du Pliocène terminal et du Pléistocène inférieur.

Axe de Référence: *C. ibex* de la grotte du Taï. Abréviations: Référence des mesures et abréviations dans le tableau 12.

Fig. 4: Ratio diagram of the mean dimensions lower M1 for the Caprini from Upper Pliocene and Lower Pleistocene. Standard base: *C. ibex* from Le Taï cave. Measurements and abbreviations in table 12.

M2 inférieure	1	2	3	4	5
<i>H. orientalis</i>					
Slivnitsa					
Nombre	4	4	4	3	4
Extrêmes	18,1 - 22,2	15,5 - 18,5	9,4 - 10,2	8,0 - 9,8	10,7 - 11,7
Moyenne	19,82	17,37	9,81	9,46	11,11
Villany-Kalkberg					
n=1	21,6	18,5	11,7	11,4	11,6
Dmanissi					
n = 1	20,2	16,5	9,6	9,8	10,7
Apolonia I					
n=1	22,0	17,9	10,4	10,3	
<i>H. albus</i>					
Venta Micena					
Nombre	20	16	20	19	15
Extrêmes	15,5 - 18,9	14,1 - 16,2	7,8 - 9,9	7,9 - 9,8	9,0 - 11,1
Moyenne	16,99	15,46	8,64	8,63	9,92
Écart-type	0,83	0,57	0,58	0,53	0,55
<i>C. ibex</i>					
Le Taï					
Nombre	18	11	18	18	11
Extrêmes	16,0 - 20,4	15,5 - 18,4	8,3 - 10,7	8,3 - 10,7	9,1 - 11,6
Moyenne	18,35	16,53	9,45	9,28	10,17
Écart-type	1,26	0,95	0,83	0,84	0,72

Tab. 13 : Dimensions (en mm) de la M2 inférieure des Caprini du Pliocène terminal et du Pléistocène inférieur.

Abréviations: 1: longueur occlusale. 2: longueur basale. 3: épaisseur totale du premier lobe. 4: épaisseur totale du deuxième lobe. 5: épaisseur à la base. Référence des mesures in Crégut-Bonnoure, 1995.

Tab. 13: Late Pliocene and Lower Pleistocene Caprini, measurements of the lower M2 (in mm). Abbreviations: Length: 1: occlusal. 2: basal. Width: 3: occlusal, first lobe. 4: occlusal, second lobe. 5: basal. References of the measurements in Crégut-Bonnoure, 1995.

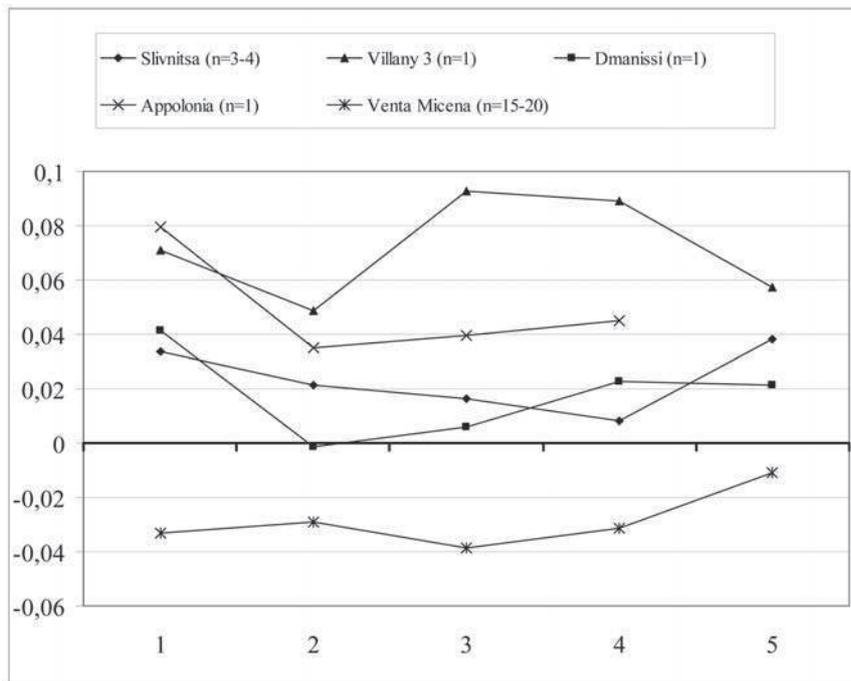


Fig. 5 : Diagramme des rapports des dimensions moyennes de la M2 inférieure des Caprini du Pliocène terminal et du Pléistocène inférieur.

Axe de Référence: *C. ibex* de la grotte du Taï. Référence des mesures et abréviations dans le tableau 13.

Fig. 5: Ratio diagram of the mean dimensions of lower M2 for the Caprini from Upper Pliocene and Lower Pleistocene. Standard base: *C. ibex* from Le Taï cave. Measurements and abbreviations in table 13.

Dans ces trois localités, les chevilles sont donc différentes de celles de *H. bonali* mais aussi de *H. jemlahicus* et de *H. hylocrius* (Ogilby, 1838) actuels: chez ces tahrs, elles se rétrécissent régulièrement vers l'apex et sont soit divergentes, la section étant elliptique, à face rostrale étroite (tahr de l'Himalaya), ou bien parallèles avec une

section en demi-cercle à face dorsale plane (tahr des Nilgiri). Notons que d'après l'analyse de l'ADN mitochondrial *H. hylocrius* représenterait le groupe frère d'*Ammotragus* (Ropiquet & Hassanin, 2005): son inclusion dans le nouveau genre *Nilgiritragus* n'est cependant pas validée par l'analyse morphométrique (Crégut-

M3 inférieure	1	2	3	4	5	6
<i>H. orientalis</i>						
Slivnitsa						
Nombre	5	5	6	7	6	6
Extrêmes	25,3 - 31,1	31,1 - 33,4	8,6 - 10,5	8,0 - 10,4	4,9 - 6,3	10,3 - 11,6
Moyenne	28,62	32,14	9,77	9,30	5,56	11,15
Écart-type	2,09	0,93	0,71	0,85	0,50	0,50
Villany-Kalkberg						
Nombre	2	2	2	1	2	1
Extrêmes	27,8 - 31,7	27,8 - 36	10,2 - 10,5	9,7	5,5 - 6,3	11,1
Moyenne	29,75	31,90	10,35		5,90	
Dmanissi						
Nombre	2	1	2	2	2	2
Extrêmes	25,6 - 28,9	30,0	9,3 - 9,6	8,0 - 8,8	4,5 - 4,8	10,4 - 10,7
Moyenne	27,22		9,47	8,40	4,65	10,58
<i>H. albus</i>						
Venta Micena						
Nombre	22	20	20	22	22	19
Extrêmes	22,5 - 27,1	23,3 - 28,1	7,5 - 10,3	7,1 - 9,4	3,8 - 5,7	8,7 - 11,2
Moyenne	24,88	25,82	8,78	8,31	4,54	9,72
Écart-type	1,27	1,34	0,68	0,58	0,48	0,60
<i>C. ibex</i>						
Le Taï						
Nombre	12	12	14	15	13	15
Extrêmes	24,2 - 31,1	25,9 - 32,5	8,8 - 10,9	8,1 - 10,6	4,7 - 6,6	8,7 - 10,9
Moyenne	26,35	29,37	9,68	9,15	5,77	10,05
Écart-type	1,97	1,85	0,64	0,75	0,62	0,65

Tab. 14 : Dimensions (en mm) de la M3 inférieure des Caprini du Pliocène terminal et du Pléistocène inférieur.

Abréviations: 1 : longueur occlusale. 2 : longueur basale. 3 : épaisseur totale du premier lobe. 4 : épaisseur totale du deuxième lobe. 5 : épaisseur totale du troisième lobe. 6 : épaisseur à la base. Référence des mesures in Crégut-Bonnoure, 1995.

Tab. 14: Late Pliocene and Lower Pleistocene Caprini, measurements of the lower M3 (in mm). Abbreviations: Length: 1: occlusal. 2: basal. Width: 3: occlusal, first lobe. 4: occlusal, second lobe. 5: occlusal, third lobe. 6: basal. References of the measurements in Crégut-Bonnoure, 1995.

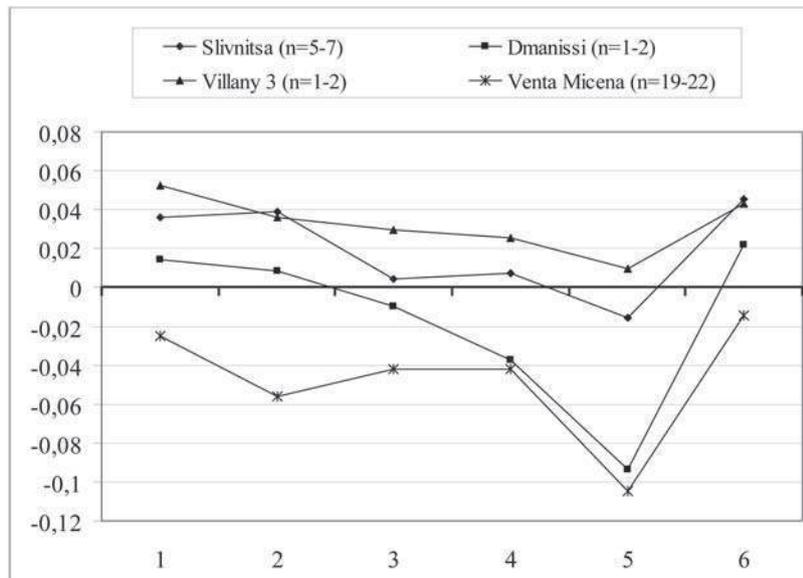


Fig. 6 : Diagramme des rapports des dimensions moyennes de la M3 inférieure des Caprini du Pliocène terminal et du Pléistocène inférieur.

Axe de Référence: *C. ibex* de la grotte du Taï. Référence des mesures et abréviations dans le tableau 14.

Fig. 6: Ratio diagram of the mean dimensions of lower M3 for the Caprini from Upper Pliocene and Lower Pleistocene. Standard base: *C. ibex* from Le Taï cave. Measurements and abbreviations in table 14.

Bonnoure, 2002). De même, la position systématique du tahr d'Arabie, *H. jayakari* Thomas, 1894, n'est pas claire (Gentry, 2000; Crégut-Bonnoure, 2002); d'après l'analyse de l'ADN mitochondrial, il se placerait à proximité d'*Ammotragus* et a été rapporté au nouveau genre *Arabi-tragus* (Ropiquet & Hassanin, 2005).

L'allongement des chevilles de Dmanissi et de Fonelas ainsi que leur épaisseur relative évoquent tout à fait *Capra*, un taxon qui de nos jours présente un grand

polymorphisme (tab. 18): chevilles non divergentes et de section sub-triangulaire (bouquetins des Alpes, de Sibérie, de Nubie et d'Éthiopie) ou comprimées latéralement (chèvre aegagre, chèvre domestique), divergentes et de section ovale (bouquetins du Caucase oriental et occidental, des Pyrénées, de la péninsule ibérique), comprimées latéralement, rectilignes et spiralées (markhor). Nonobstant les caractéristiques des chevilles osseuses, la morphologie soit de l'arrière

crâne, soit des dents des individus de Dmanissi et de Fonelas ne présente aucune des caractéristiques de *Capra* telles qu'on les connaît à partir du Pléistocène moyen, mais celles de *Hemitragus*. Dès lors, se pose la question du crédit que l'on doit accorder à la seule morphologie de la cheville osseuse pour définir le genre *Capra* d'autant que des Bovidés d'autres tribus présentent des analogies avec certains morphotypes relevés chez *Capra* ou chez *Hemitragus*. C'est le cas de l'«*Ibex cf. cebennarum*» d'Odessa (Ukraine; Pavlow, 1903): les chevilles ont une section et une direction proches de *C. ibex* mais le reste de la morphologie l'exclut des Caprini (foramen supra-orbitaire de grosse taille situé à la base latérale de la cheville, petit pivot basal, partie basilaire de l'occipital à tubercules rostraux très développés et à gouttière médiane très profonde). *Sivacapra sivalensis*, des séries du Pinjor dans les Siwaliks (Inde, Pakistan), est souvent présenté comme l'ancêtre possible du genre *Hemitragus* (Lydekker, 1898; Pilgrim, 1939; Bonifay, 1974-1975). L'implantation des chevilles osseuses ainsi que leur section évoquent celles de *H. hylocrius*. La saillie latérale des orbites et le neurocrâne à pariétaux convexes s'observent chez *H. bonali* mais la suture fronto-pariétale est placée ici beaucoup plus en arrière des chevilles osseuses. Malgré cela, la partie basilaire de l'occipital est totalement différente de celle de *Hemitragus* (Pilgrim, 1939: fig. 4b p. 51): les tubercules rostraux sont allongés en deux masses compactes et la largeur à leur niveau est beaucoup plus faible qu'au niveau des tubercules caudaux qui sont transversaux par rapport à l'axe longitudinal. Ces quatre éminences sont séparées par un sillon large et très profond.

Si l'on considère que chez les Caprini du Miocène tel *Protoryx solignaci* (Robinson, 1972) et du Pliocène tel *Norbettia hellenica* Köhler, Moyà-Solà & Morales, 1995 de Maramena (Grèce) la cheville a une morphologie «caprine» au sens large c'est-à-dire une cheville relativement allongée, à section plutôt large, on peut supposer que ces caractères sont primitifs. Il n'est donc pas surprenant de découvrir au début du Pléistocène inférieur des Caprini aux chevilles osseuses allongées et peu comprimées. A Dmanissi, deux hypothèses se présentent: soit les deux genres *Hemitragus* et *Capra* sont présents, ce qui a été récemment suggéré (Fernandez & Crégut-Bonnoure, 2007), soit tout le matériel correspond à un seul genre, ce qui est le point de vue de M. Bukhsianidze; dans ce cas il me semble difficile d'accréditer l'attribution à *Capra* du fait de l'absence totale des caractères participant à la définition de ce genre sur les pièces dentaires: actuellement j'opte plutôt pour la présence d'une forme évoluée de *H. orientalis*, d'autant qu'à Slivnitsa, localité type de l'espèce, bien que nous ne disposions pas de crâne, les ossements cadrent totalement avec la morphologie de *H. bonali* et de *H. jemlahicus* (Crégut-Bonnoure & Spassov, 2002). A Fonelas, le squelette post-crânien n'est pas connu. La morphologie crânienne est distincte de celle de *Capra* et les proportions dentaires paraissent s'accorder avec *H. orientalis*. A Venta Micena et à

Quibas, localités plus récentes que les précédentes, tout indique que le tahr y est présent, en l'occurrence *H. albus*, chez qui la compression latérale des chevilles est moindre que celles de *H. bonali*.

L'hypothèse que je propose est qu'à la fin du Pliocène et au début du Pléistocène s'est développée en Europe occidentale une forme primitive de tahr aux chevilles plus longues et moins comprimées qu'aujourd'hui et qu'au Pléistocène moyen. L'aplatissement dorso-ventral des chevilles interviendrait vers la fin du Pléistocène inférieur (*H. albus*). Au Pléistocène moyen, la compression s'accentuerait, accompagnée d'un raccourcissement des axes osseux (*H. bonali*). A moins qu'au Pléistocène inférieur nous n'ayons un nouveau genre, ce qui en actuel l'état des découvertes me paraît improbable.

2.3 - ÉVOLUTION DE *H. BONALI*

Du sud-est (Géorgie) au nord-ouest de l'Europe (Angleterre), ainsi qu'en Europe méridionale (péninsule ibérique), *H. bonali* se rencontre dans vingt-six localités qui chronologiquement s'échelonnent du «Cromérien» au Riss final (Crégut-Bonnoure, 2002, 2006 a à c).

La morphologie de la P/3 et de la P/4 est intéressante pour la biochronologie: le métaconide de P/3 se dilate et se redresse au cours du temps tandis que la dilatation de l'entoconide de P/4 s'amoindrit (pour ces deux prémolaires le sillon labial est faible). Parallèlement, le segment molaire se raccourcit (fig. 7; tab. 15). Au niveau post-crânien, 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 au début du Pléistocène moyen (fig. 8: mesures 15 & 23; tab. 17).

Ces tendances sont illustrées par quelques populations de référence: Hundsheim en Autriche, la grotte de l'Escale, la Caune de l'Arago, la grotte d'Aldène, l'Iguedes-Rameaux et Payre II en France.

- les tahrs de l'Escale et de Hundsheim, qui sont contemporains du début du Pléistocène moyen, sont biométriquement similaires et ont la même morphologie dentaire: P/3 à entoconide non dilaté et coudé, P/4 à métaconide et entoconide dilatés jusqu'à la base de la couronne, M3/ à mésostyle épais à sa base et incurvé vers l'avant, au lobe postérieur à carène linguale. Avec l'Arago, on assiste à l'approfondissement du sillon labial de P/3 (n=14) ainsi qu'à la dilatation du métaconide: celle-ci peut être uniquement apicale (35,7 % des spécimens), s'étendre sensiblement vers le bas (35,7 %) et plus rarement totale (28,6 %). Dans un seul cas le métaconide est rectiligne. La dilatation de l'entoconide de P/4 devient variable car pouvant disparaître à la base. Les M3/ sont identiques à celles du groupe précédent.

- les tahrs de l'interglaciaire Mindel-Riss, connus par quelques individus des sites de l'Iguedes Rameaux et de la couche I d'Aldène, sont de plus petite taille par rapport aux précédents. À Aldène, la P/3 a la morphologie linguale du groupe Escale/Hundsheim, la P/4 celle de

	Escale	Hundsheim	Arago	Aldène CI	Aldène CG	Les Rameaux	La Fage	Orgnac 3
M1 inférieure								
Nombre	13	8	14	2	1	4	1	3
Extrêmes	13,4 - 15	12,9 - 15,5	11,4 - 17,9	11 - 11,6	13,2	12 - 13,5	10,2	11,0 - 12,6
Moyenne	13,92	14,50	13,35	11,30		12,61		12,04
Écart-type	0,479	0,915	1,578					
M2 inférieure								
Nombre	26	9	20	3	1	5	1	1
Extrêmes	15,4 - 18	14 - 18,7	13,9 - 17,1	15 - 15	14,2	13,9 - 15	12,9	13,3
Moyenne	16,60	16,32	15,65	15,00		14,54		
Écart-type	0,766	1,424	0,894			0,514		
M3 inférieure								
Nombre	41	4	16	6		2		
Extrêmes	25,3 - 31,3	25,5 - 31,4	23,4 - 27,9	8,4 - 9,9		21,4 - 24,1		
Moyenne	28,00	27,98	25,79	9,25		22,75		
Écart-type	1,312		1,290	0,612				
M2 supérieure								
Nombre	34	11	28	3		5	2	
Extrêmes	15 - 20	15,1 - 19	14,3 - 19,6	14,5 - 16,8		14,0 - 16,4	14,8 - 17,8	
Moyenne	18,03	17,48	16,78	15,70		14,87	16,27	
Écart-type	1,137	1,348	1,365			0,941		
M3 supérieure								
Nombre	28	8	24	2		1	1	
Extrêmes	21 - 27	19 - 24	17,5 - 23,6	18,5 - 26		20,2	21,7	
Moyenne	23,18	21,74	20,38	22,25				
Écart-type	1,541	1,717	1,646					

Tab. 15 : Dimensions (en mm) de la longueur basale des molaires supérieures et inférieures de *H. bonali* du Pléistocène moyen.
 Tab. 15: Middle Pleistocene *Hemitragus bonali*, basal length of the upper and lower molars (in mm).

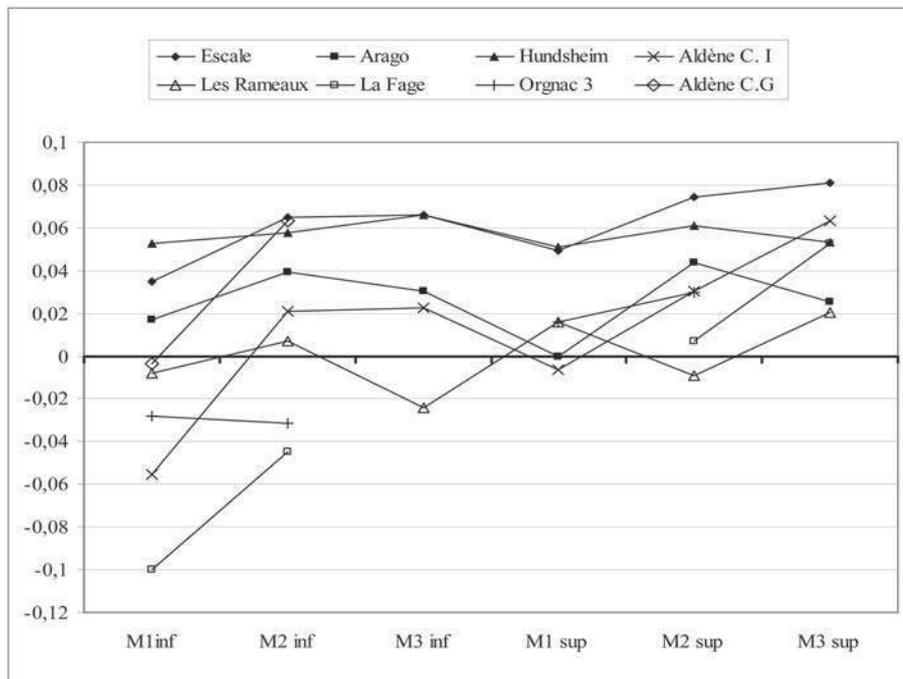


Fig. 7 : Diagramme des rapports des dimensions moyennes de la longueur à la base des molaires inférieures et supérieures de *H. bonali* du Pléistocène moyen.

Axe de Référence: *C. ibex* de la grotte du Taï. Référence des mesures et abréviations dans le tableau 15. Abréviations: inf: inférieure; sup: supérieure.
 Fig. 7: Ratio diagram of the mean dimensions of lower and upper molars length for *H. bonali* from Middle Pleistocene. Standard base: *C. ibex* from Le Taï cave. Measurements and abbreviations in table 15. Abbreviations: inf.: lower; Sup: upper.

l'Arago. La M3/ est caractéristique de *H. bonali*. Le métaconide de la P/3 du tahr des Rameaux est coudé et dans la partie apicale dilatée, la profondeur du sillon labial est comparable à l'Arago. La dilatation de l'entoconide et du métaconide de la P/4 s'étend jusqu'à la base de la couronne comme à l'Escale. La M3/ a des proportions de type *H. cedrensis* mais la morphologie correspond à *H. bonali*.

• Les populations de la fin du Pléistocène moyen sont rares. A Payre, la P/3 (n=2) dispose soit d'un métaconide

coudé et dilaté dans le tiers supérieur, soit d'un métaconide rectiligne et oblique vers l'arrière; le sillon labial est accusé comme chez *H. cedrensis* et l'hypoconide est plus large que chez les populations de Hundsheim, l'Escale et l'Arago. Sur les P/4 la dilatation du métaconide et de l'entoconide débute au-dessus du tiers inférieur de la couronne, et le sillon labial est accentué à nouveau comme chez le tahr des Cèdres. Le renflement basolingual du lobe distal de la M3/ est moins important que chez les tahrs du Pléistocène moyen ancien, plus

M1 supérieure	1	2	3	4	5	6	7
H. bonali							
Hundsheim							
Nombre	6	6	5	6	5	6	5
Extrêmes	17,0 - 19,1	14,0 - 15,2	10,8 - 12,4	10,2 - 11,9	10,0 - 11,0	9,0 - 10,5	11,6 - 13,2
Moyenne	17,95	14,32	11,72	11,10	10,60	9,60	12,76
Écart-type	0,75	0,47	0,59	0,57	0,39	0,49	0,65
Escale							
Nombre	14	13	14	14	13	12	11
Extrêmes	14,9 - 18,3	13,3 - 15,1	11,1 - 14,2	10,3 - 13,6	9,8 - 12,8	8,9 - 11,4	12,2 - 15,0
Moyenne	17,34	14,26	12,57	11,84	11,11	10,18	13,93
Écart-type	0,97	0,57	0,88	0,89	0,90	0,78	0,82
Arago							
Couches Pléistocène moyen							
Nombre	18	17	17	17	17	16	17
Extrêmes	12,6 - 18,7	11,3 - 14,8	11,9 - 14,0	11,1 - 13,6	10,7 - 12,2	9,4 - 11,7	12,2 - 14,8
Moyenne	16,23	12,74	12,94	11,98	11,33	10,51	13,54
Écart-type	1,43	1,09	0,68	0,81	0,56	0,65	0,74
Terres brunes							
Nombre	4	2	3	3	3	3	3
Extrêmes	11,8 - 14,6	11,1 - 11,6	11,7 - 12,0	10,9 - 11,6	10,2 - 10,8	9,9 - 10,7	12,2 - 13,3
Moyenne	13,43	11,35	11,83	11,33	10,50	10,27	12,73
Écart-type	1,21	0,35	0,15	0,38	0,30	0,40	0,55
Aldène							
<i>Couche I</i>							
Nombre	3	2	2	2	2	2	2
Extrêmes	15,4 - 16,4	11,6 - 13,5	11,4 - 13,1	10,5 - 12,4	9,8 - 11,6	9,5 - 10,7	12,0 - 14,6
Moyenne	16,03	12,55	12,25	11,45	10,70	10,10	13,30
Les Rameaux							
Nombre	2	2	2	2	1	1	2
Minimum	15,8 - 16,9	12,3 - 14,2	10,5 - 13,3	9,4 - 11,8	9,4	8,6	11,9 - 12,9
Moyenne	16,37	13,22	11,90	10,59			12,39
Orgnac 3							
Nombre	2	2	1		2	2	1
Extrêmes	16,3 - 16,8	13,1 - 13,4	11,4		10,1 - 11,6	9,6 - 11,2	12,7
Moyenne	16,57	13,22			10,86	10,37	
Payre							
<i>Couche F</i>							
Nombre	2	2	1	1	1	1	2
Extrêmes	11,7 - 13,2	11,7 - 12,3	12,8	12,3	11,0	10,8	13,0 - 13,2
Moyenne	12,44	12,11					13,08
<i>Couche G</i>							
Nombre	2	2	1	1	1	1	2
Extrêmes	14,9 - 15,0	14,9 - 15,0	14,2	13,8	12,9	12,4	14,1 - 14,3
Moyenne	14,93	14,93					14,19
H. cedrensis							
Bau de l'Aubesier							
Nombre	23	13	23	23	22	22	18
Extrêmes	13,2 - 17,0	10,3 - 12,2	9,7 - 12,0	8,8 - 11,5	8,8 - 10,8	7,7 - 10	11,0 - 12,6
Moyenne	15,15	11,12	11,09	10,33	9,72	8,87	11,95
Écart-type	1	0,91	0,77	0,76	0,68	0,77	0,54
Cèdres							
N	8	8	7	7	7	7	7
Extrêmes	14,6 - 16,6	11,8 - 13,7	10,5 - 13,1	9,5 - 12,3	8,9 - 11,6	8,4 - 10,6	11,7 - 13
Moyenne	15,86	12,74	11,89	11,04	10,36	9,64	12,51
Écart-type	0,63	0,65	0,83	0,88	0,84	0,75	0,49
C. ibex							
Le Taï							
Nombre	10	10	10	10	10	10	10
Extrêmes	14,0 - 19,0	11,8 - 14,4	11,2 - 13,2	10,4 - 12,7	9,6 - 12,2	9,2 - 11,6	11,8 - 14,2
Moyenne	17,19	13,07	12,16	11,15	10,78	10,00	13,01
Écart-type	1,43	0,89	0,72	0,68	0,75	0,75	0,75

Tab. 16: Dimensions (en mm) de la M1 supérieure de *Hemitragus bonali* et *Hemitragus cedrensis* du Pléistocène moyen.

Abréviations: 1: longueur occlusale. 2: longueur basale. 3: épaisseur totale du premier lobe. 4: épaisseur médiane du premier lobe. 5: épaisseur totale du deuxième lobe. 6: épaisseur médiane du deuxième lobe. 7: épaisseur à la base. Référence des mesures in Crégut-Bonnoure, 1995.

Tab. 16: Middle Pleistocene *Hemitragus bonali* and *Hemitragus cedrensis*, measurements of the upper M1 (in mm). Abbreviations: Length: 1: occlusal. 2: basal. Width: 3: occlusal, first lobe. 4: occlusal in the middle, first lobe. 5: occlusal, second lobe. 6: occlusal in the middle, second lobe. 7: basal. References of the measurements in Crégut-Bonnoure, 1995.

conforme à *H. cedrensis*. Cependant, d'un point de vue biométrique, les proportions des éléments dentaires et osseux diffèrent de *H. cedrensis* (Crégut-Bonnoure, 2008).

On peut en conclure qu'au Pléistocène moyen ancien l'évolution de *H. bonali* a été faible: il est possible de trouver des parentés entre des populations géographiquement éloignées. Dès la fin du Mindel, la morphologie se transforme et vers la fin du Pléistocène moyen des similitudes avec *H. cedrensis* se notent.

2.4 - *H. CEDRENSIS*: UNE ESPÈCE OU UN MORPHOTYPE DE LA FIN DE LA LIGNÉE DE *H. BONALI*?

H. cedrensis est un taxon plus microdonte que *H. bonali*, qui se caractérise par des P/3 et P/4 à sillon labial accentué et à hypoconide développé, une P/3 à métaconide rectiligne, pouvant être saillant ou écrasé, une P/4 à métaconide et à entoconide très faiblement dilatés vers la base de la couronne et à sillon lingual peu marqué. A la M3/ le parastyle et le métastyle sont sub-

	10	15	8	16	23
Talus					
<i>H. bonali</i>					
Hundsheim					
Nombre	21	17	19	18	18
Extrêmes	36 - 43,8	21,5 - 28,2	32,2 - 40,7	24,2 - 30,9	24,4 - 30,2
Moyenne	40,51	24,92	37,58	27,64	26,58
Écart-type	1,99	1,82	2,39	1,67	1,88
Escale					
Nombre	89	83	98	91	78
Extrêmes	36,2 - 43,9	20,7 - 28,7	32,7 - 41,0	18,9 - 30,3	20,6 - 29,4
Moyenne	39,78	24,13	37,14	26,71	25,59
Écart-type	2,03	1,66	1,85	1,65	1,63
Arago					
Nombre	17	17	20	19	15
Extrêmes	38,2 - 43,6	24,1 - 28,4	35,9 - 40,3	25,0 - 28,9	24,0 - 28,8
Moyenne	40,53	26,14	37,92	27,05	26,76
Écart-type	1,81	1,38	1,23	1,17	1,39
<i>C. ibex</i>					
Nombre	26	26	26	26	26
Extrêmes	30,3 - 39,0	20,8 - 27,7	27,7 - 35,8	21,1 - 26,5	20,2 - 28,8
Moyenne	35,54	24,36	32,57	23,89	24,75
Écart-type	2,50	1,65	2,34	1,54	1,86

Tab. 17 : Dimensions (en mm) du talus de *Hemitragus bonali* du Pléistocène moyen.

Abréviations : 8 : hauteur du bord médial. 10 : hauteur du bord latéral. 15 : hauteur de la lèvre trochléenne proximo-latérale. 16 : hauteur de la lèvre trochléenne proximo-médiale. 23 : diamètre transversal de la base de la trochlée proximale sur la face dorsale. Référence des mesures in Crégut-Bonnoure, 1987, 2002.

Tab. 17: Middle Pleistocene *Hemitragus bonali*, measurements of the talus (in mm). Abbreviations: 8: height of the medial side. 10: height of the lateral side. 15: length of the trochlean lip of the proximo-lateral side. 16: length of the trochlean lip of the proximo-medial side. 23: transversal diameter at the base of the proximal trochlea at the dorsal side. References of the measurements in Crégut-Bonnoure, 1987, 2002.

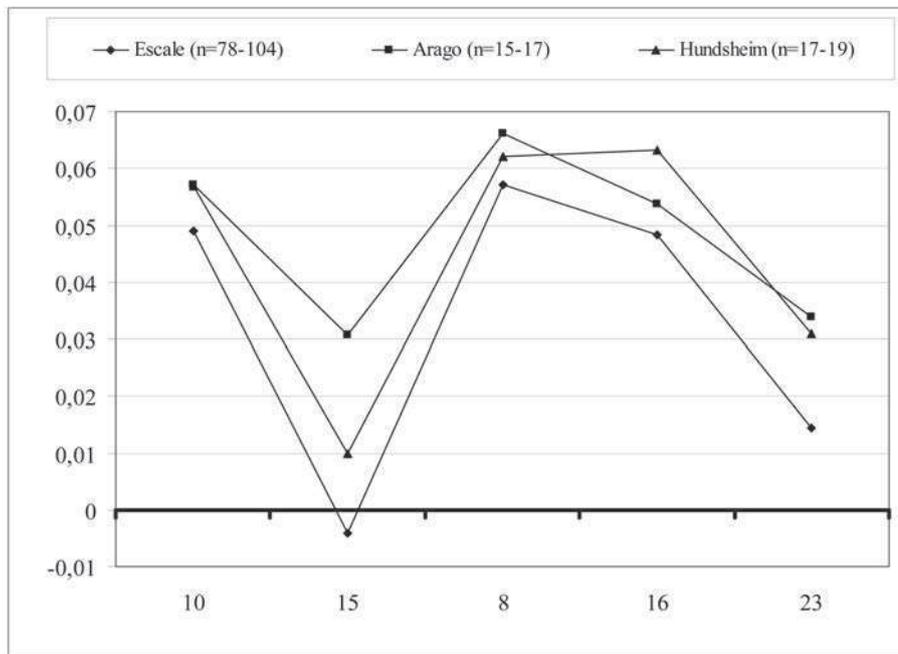


Fig. 8 : Diagramme des rapports des dimensions moyennes du talus de *Hemitragus bonali* du Pléistocène moyen.

Axe de Référence : *C. ibex* actuel. Référence des mesures et abréviations dans le tableau 17.

Fig. 8: Ratio diagram of the mean dimensions of the talus for *H. bonali* from Middle Pleistocene. Standard base: recent *C. ibex*. Measurements and abbreviations in table 17.

rectilignes, le lobe postérieur n'est pas caréné et la boursoflure baso-linguale est faible.

Le taxon a été défini initialement dans l'extrême Sud-Est de la France (région provençale), dans des sites de la fin du Pléistocène moyen (Cimay, Les Cèdres, Rigabe) et

à l'ouest du Rhône au tout début du Pléistocène supérieur (Saint-Marcel d'Ardèche) (Crégut-Bonnoure, 1989). Il a été ensuite signalé en Provence au Bau de l'Aubesier (Fernandez, 2006) mais aussi au nord-est des Pyrénées à la Caune de l'Arago dans une couche du

début du Pléistocène supérieur (Rivals, 2004). Il serait aussi présent en Catalogne à Bolomor (Rivals & Blasco, 2008).

Les populations des Cèdres et de Rigabe sont morphométriquement très comparables et ont été datées du début du stade isotopique 6. A Cimay, il n'y a pas de P/3 et de P/4; la M3/ de type *cedrensis* garde encore des proportions de type *bonali*, ce qui tend à indiquer un âge plus ancien que pour les populations précédentes. Dans la couche H de l'Aubesier, toutes les P/3 ont un métaconide rectiligne et écrasé ce qui met en relief les stylides latéraux ce morphotype étant celui qui s'observe sur les spécimens du site éponyme, tandis que dans la couche I sous-jacente il est fortement dilaté. Toutes les M3/ de la couche H ont une carène mais le renflement baso-lingual du dernier lobe est faible et le métastyle en vue labiale esquisse vers la base une très légère courbure vers l'avant. Ces observations attestent de l'appartenance de ces restes au tahr des Cèdres, mais indiquent un âge plus ancien de la couche H par rapport aux Cèdres, probablement fin du stade isotopique 7, et plus ancien qu'initialement présumé (Eemien; Fernandez, 2006).

A quel taxon doit-on attribuer les éléments de la fin du Pléistocène moyen et du début du Pléistocène supérieur que l'on trouve à l'ouest du Rhône, *H. cedrensis* étant supposé résulter d'un isolat géographique en Provence? D'après *H. bonali* de Payre, qui caractérise le stade évolutif de l'espèce à la fin du Pléistocène moyen (stade isotopique 7 probable), à l'ouest du

Rhône, le processus de transformation de *H. bonali* en *H. cedrensis* est latent (Crécut-Bonnoure, 2008). L'analyse des individus des niveaux supérieurs de l'Arago, datés du début du Pléistocène supérieur, montre que malgré des analogies morphologiques avec le tahr des Cèdres, les proportions de la M1 supérieure et de la M3 supérieure ne sont pas vraiment comparables (fig. 9 & 10; tab. 11 & 16). En fait *H. cedrensis* présente les caractères morphologiques des populations de la fin du Pléistocène moyen et du début du Pléistocène supérieur situées à l'ouest du Rhône, mais en plus prononcé: il s'agit bien d'un taxon ayant vu le jour par dérive génétique dans un système d'isolat géographique et dont je doute de la diffusion vers l'Ouest. Les populations microdentes de la fin du Pléistocène moyen et du début du Pléistocène supérieur les plus occidentales me paraissent représenter la fin du phylum *bonali*.

La transformation de *H. bonali* en *H. cedrensis* s'exprime au niveau crânien par l'accentuation du rétrécissement post-orbitaire, l'augmentation de la saillie des orbites ainsi que celle du gonflement du frontal en avant des chevilles. Au niveau dentaire elle se traduit par une nette molarisation de la P/3 (distinction de deux lobes en vue labiale) et de la P/4 (allongement du lobe distal), une atténuation de la dilatation des conides de cette dernière dent, la disparition de l'enfoncement «en coup de pouce» de la base de la M/1 et une diminution de l'élargissement basal de la M/3. Chez *H. cedrensis*, les chevilles osseuses se redressent depuis les populations

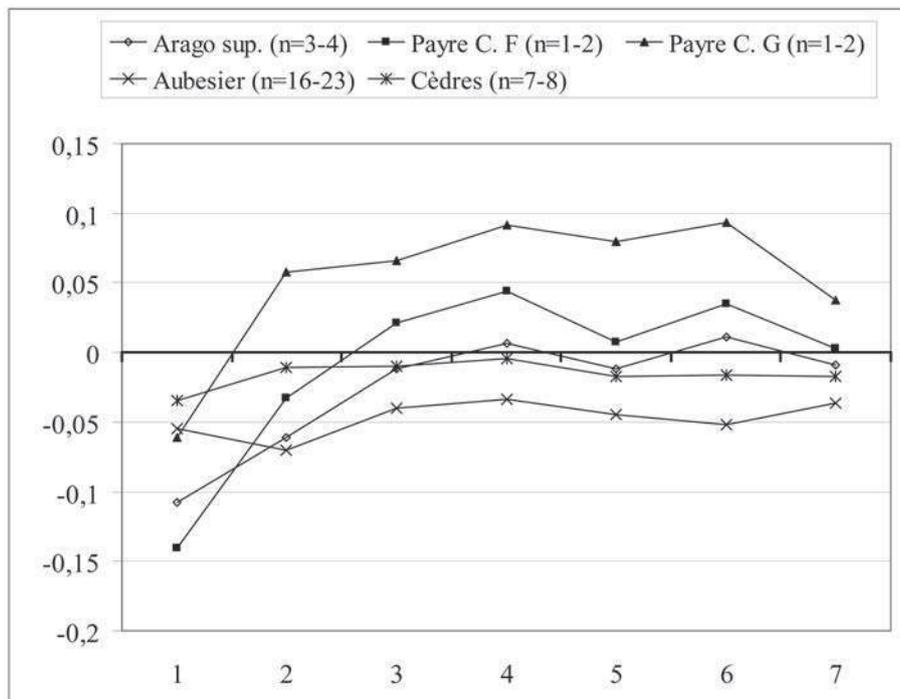


Fig. 9: Diagramme des rapports des dimensions moyennes de la M1 supérieure de *Hemitragus bonali* et de *Hemitragus cedrensis*.

Axe de référence: *C. ibex* de la grotte du Taï. Référence des mesures et abréviations dans le tableau 16.

Fig. 9: Ratio diagram of the mean dimensions of upper M1 for *H. bonali* and *H. cedrensis*. Standard base: *C. ibex* from Le Taï Cave. Measurements and abbreviations in table 16.

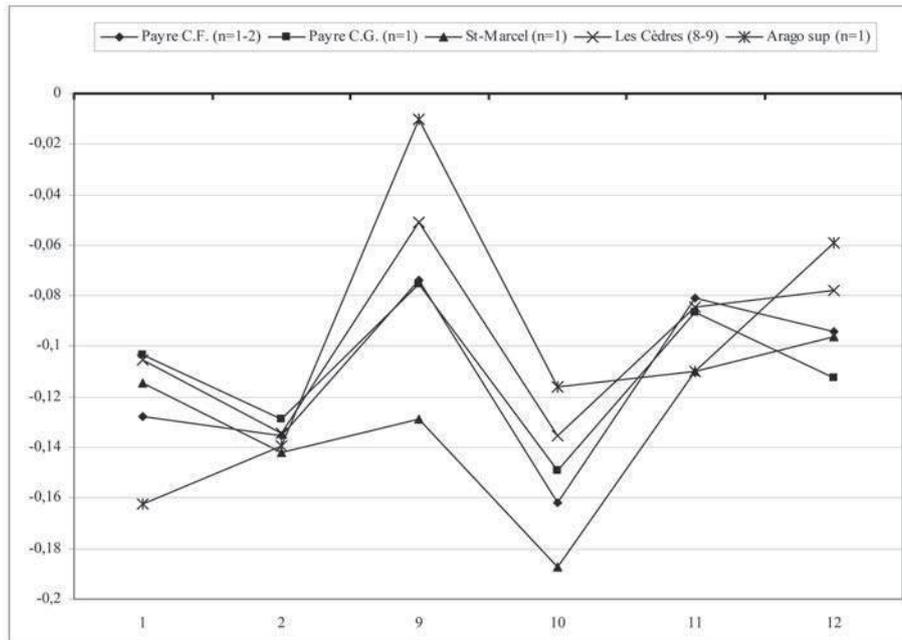


Fig. 10: Diagramme des rapports des dimensions moyennes de la M3 supérieure de *Hemitragus bonali* et de *Hemitragus cedrensis*.

Axe de référence : *C. pyrenaica* actuel de Tortosa. Référence des mesures et abréviations dans les tableaux 11 et 22.

Fig. 10: Ratio diagram of the mean dimensions of upper M3 for *H. bonali* and *H. cedrensis*. Standard base: *C. pyrenaica* from recent Tortosa population. Measurements and abbreviations in table 11 and 22.

les plus anciennes (Cimay) jusqu'aux plus récentes (Bau de l'Aubesier).

2.5 - *CAPRA CAUCASICA*: ANCÊTRE DE *CAPRA PYRENAICA*?

Le bouquetin du Caucase existe au Pléistocène moyen dans le Caucase (Crégut-Bonnoure & Baryshnikov, 2005) et vient d'être identifié dans les Balkans (Fernandez & Crégut-Bonnoure, 2007). En France, dans dix-huit sites de la bordure orientale des Pyrénées et du Massif Central ainsi que de la Provence, se trouvent des bouquetins dont la morphologie du crâne est similaire à celle du bouquetin du Caucase occidental (Crégut-Bonnoure, 1991, 2002, 2006a). L'évolution de la forme observée en France est suivie jusqu'à la fin du Pléistocène supérieur, période de sa transformation en *C. pyrenaica*: elle affecte la morphologie du crâne et les proportions des dents jugales, ce qui en fait un outil pertinent pour la biochronologie.

La morphologie des dents jugales associées à ces crânes est clairement distincte de celle du bouquetin alpin et tout à fait comparable aux *C. caucasica* du Pléistocène du Caucase :

- la P/3 possède un métaconide en colonnette dans le groupe caucasien, pas dans le groupe alpin; elle va disparaître au cours du temps tandis qu'elle apparaît chez *C. ibex*.

- la P2/ est triradiculée alors qu'elle est biradiculée chez le bouquetin alpin.

- la M3/ a des surfaces interstylières relativement symétriques et une aile métastylière rectiligne, tandis que chez le bouquetin alpin les surfaces interstylières sont

plus dissymétriques et l'aile métastylière est bien divergente à la base.

Ainsi que je l'ai indiqué, la question est de savoir si les similitudes observées entre la forme du Caucase et celle de France résultent d'un parallélisme ou bien est significative d'une filiation (Crégut-Bonnoure, 2002).

Des études sur l'ADN mitochondrial, sur le chromosome Y et sur les allozymes mettent en avant la monophylie de *C. pyrenaica* des Pyrénées et de *C. ibex* (Hartl *et al.*, 1992; Manceau *et al.*, 1999; Pidancier *et al.*, 2006), ce qui veut dire que le bouquetin des Pyrénées résulterait de la transformation du bouquetin des Alpes et non pas de celui du Caucase. Ces résultats sont en désaccord avec les données morphologiques :

- la morphologie du cornage et la coloration de la robe montrent une grande affinité entre *C. caucasica* et *C. pyrenaica* actuels (Couturier, 1962).

- l'analyse des caractéristiques crâniennes de 460 crânes de *Capra* rapproche aussi ces deux bouquetins, morphologie des chevilles, du foramen ovale et ouverture de la fontanelle naso-lacrurale les intégrant dans une même unité (tab. 18; Crégut-Bonnoure, 2002).

Les analyses métriques tendent aussi à valider le rapprochement *C. caucasica*-*C. pyrenaica*. En effet, l'examen des proportions des crânes de l'ensemble des espèces actuelles par le biais des diagrammes de rapport montre que le bouquetin des Alpes, qui représente l'axe de référence du diagramme des rapports, est distinct des autres bouquetins. Notons au passage qu'il existe un cline de la taille, qu'il s'agisse de crânes de mâles ou de femelles (loi de Bergmann) :

- les taxons de taille grande à moyenne correspondent aux formes vivant en milieu continental; dans ce groupe, la face est relativement plus longue que l'arrière crâne et elle est aussi relativement épaisse
- ceux de taille plus petite correspondent aux formes que l'on trouve en domaine méditerranéen,

au Moyen-Orient et en Afrique orientale; dans ce groupe que j'ai nommé « arabo-méditerranéen », la différence de longueur entre la face et l'arrière crâne est relativement moins importante que dans le groupe précédent et la face est surtout relativement plus aplatie.

	<i>C. aegagrus</i>	<i>C. falconeri</i>	<i>C. ibex</i>	<i>C. sibirica</i>	<i>C. nubiana</i>		<i>C. caucasica caucasica</i>	<i>C. cylindricornis</i>	<i>C. pyrenaica</i>			
					<i>nubiana</i>	<i>walîe</i>			Pyrénées	Gredos	Cazorla	Tortosa
<i>Chevilles osseuses</i>												
divergence latérale												
absente	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
faible et régulière	X	-	X	X	X	X	-	-	-	-	-	-
faible à la base puis accusée	-	-	-	-	-	-	-	X	X	X	X	X
forte dès la base	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	-	-
divergence vers l'arrière												
petit rayon de courbure	-	-	X	X	-	-	X	X	X	X	X	X
grand rayon de courbure	X	-	-	-	X	X	-	-	-	-	-	-
Pointes												
dans l'axe sagittal du crâne	X	X	X	X	X	X	X	-	-	X	X	X
torsion interne	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-
Face antérieure												
large	-	-	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
étroite	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Section												
sub-quadrangulaire	-	-	X	X	X	X	-	-	-	-	-	-
ovulaire	-	-	-	-	-	-	X	X	X	X	X	X
elliptique	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Carène												
absente	-	-	X	-	-	X	X	X	-	-	-	-
antérieure simple	X	X	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-
antérieure double	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-
sur bord postéro-médial	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	X	X
Sillons												
-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-
<i>Nasal</i>												
Fontanelle naso lacrymale												
petite	-	-	-	-	-	-	X	X	X	X	X	X
moyenne	-	-	X	X	X	X	-	-	-	-	-	-
grosse	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Foramen ovale</i>												
petit	X	X	X	X	X	X	-	-	-	-	-	-
gros	-	-	-	-	-	-	X	X	X	X	X	X

Tab. 18: Caractères morphologiques des chevilles osseuses de *Capra* actuel.
 Tab. 18: Comparative morphology of the recent *Capra* horncores.

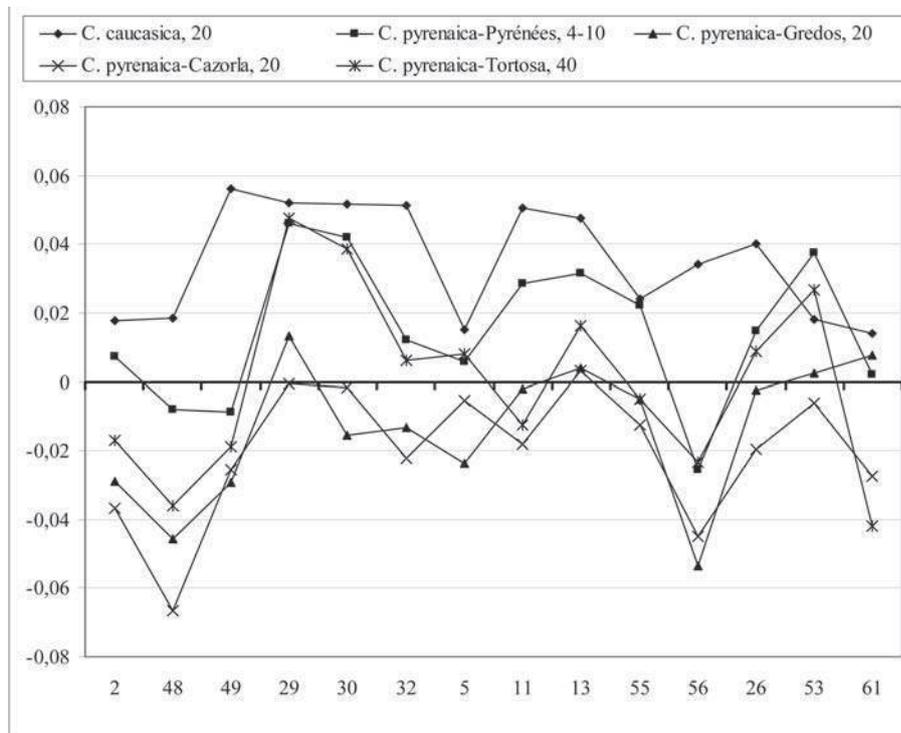


Fig. 11: Diagramme des rapports des dimensions moyennes du crâne mâle de *Capra* actuel.
 Axe de référence: *C. ibex* actuel. Référence des mesures et abréviations dans le tableau 19.
 Fig. 11: Ratio diagram of the mean dimensions of the male skull for recent *Capra*. Standard base: recent *C. ibex*. Measurements and abbreviations in table 19.

Dans ce type d'analyse, le bouquetin du massif des Pyrénées, est proche des bouquetins ibériques. Chez le mâle, le rapport de longueur de sa face et de son arrière crâne, le connecte au bouquetin des Alpes (fig. 11 : mesures 48 & 49; tab. 19) alors que l'écartement de ses orbites et de son maxillaire le rapproche du bouquetin du Caucase (fig. 11 : mesures 29 & 30, 13). Pour les femelles, il existe une analogie de proportions entre

bouquetin du Caucase et du massif des Pyrénées pour la longueur de la face et l'écartement des orbites, l'épaisseur de la face et de l'arrière crâne ainsi que la largeur de ce dernier (fig. 12 : mesures 49, 29, 30, 55, 56, 26; tab. 20).

Une autre approche biométrique a été réalisée, en collaboration avec S. Legendre, en utilisant la méthode de l'UGPMA qui construit des arbres de distance exprimant le taux de similarités des diverses unités taxono-

	2	5	11	13	26	29	30	32	48	49	53	55
Crânes mâles												
<i>C. ibex</i>												
Nombre	25	28	34	34	34	34	34	34	32	27	34	30
Extrêmes	238,0 - 272,1	60,9 - 79,5	43,7 - 54,5	60,8 - 74,3	69,4 - 88,1	118,3 - 147,3	81,4 - 114,4	65,6 - 82,2	132,1 - 172,0	130,0 - 166,3	29,7 - 45,6	70,3 - 87,5
Moyenne	257,95	71,63	48,28	69,97	79,52	138,95	105,01	77,04	147,23	152,30	40,71	78,50
Écart-type	7,67	4,15	2,39	2,59	4,39	6,23	6,43	3,38	9,00	7,62	2,92	3,63
<i>C. caucasica</i>												
Nombre	17	17	22	23	21	23	23	23	20	17	22	19
Extrêmes	206,7 - 305,0	66,0 - 83,2	48,6 - 58,9	70,8 - 84,7	78,5 - 98,0	149,3 - 169,4	104,2 - 136,1	74,9 - 96,1	130,0 - 179,1	152,5 - 186,9	38,7 - 48,2	78,5 - 90,5
Moyenne	268,62	74,16	54,23	78,05	87,24	156,59	118,24	86,71	153,63	173,26	42,43	82,94
Écart-type	21,82	5,27	2,97	3,39	5,58	6,06	8,14	5,01	13,55	9,91	2,53	3,78
<i>C. pyrenaica - Pyrénées</i>												
Nombre	4	7	10	10	11	11	10	10	6	7	10	9
Extrêmes	254,4 - 277,0	70,2 - 77,3	47,6 - 58,9	69,8 - 82,7	72,5 - 91,4	137,6 - 167,0	98,7 - 150,7	73,5 - 84,8	129,1 - 161,2	138,1 - 160,1	41,5 - 46,2	77,9 - 89,3
Moyenne	262,27	72,62	51,54	75,26	82,28	154,56	115,67	79,21	144,55	149,30	44,39	82,64
Écart-type	10,05	2,72	3,88	4,26	5,33	9,50	13,65	4,54	10,94	6,66	1,39	3,22
<i>C. pyrenaica - Gredos</i>												
Nombre	21	21	21	21	21	21	21	21	21	21	21	21
Extrêmes	210,0 - 254,5	59,4 - 72,9	45,4 - 52,0	62,8 - 75,0	72,0 - 83,9	125,1 - 154,2	66,1 - 110,9	64,3 - 81,3	114,7 - 147,7	118,6 - 154,9	38,4 - 43,8	70,2 - 81,0
Moyenne	241,34	67,84	48,04	70,57	79,09	143,20	101,30	74,72	132,57	142,42	40,92	77,60
Écart-type	11,20	3,72	1,84	2,98	2,80	7,27	10,10	4,31	7,16	8,91	1,46	2,54
<i>C. pyrenaica - Cazorla</i>												
Nombre	22	22	22	22	22	22	22	22	22	22	22	22
Extrêmes	257,3	78,0	50,4	77,7	81,2	154,1	114,4	94,5	138,3	158,5	42,3	83,4
Moyenne	236,97	70,73	46,32	70,49	75,99	138,81	104,64	73,20	126,34	143,62	40,15	76,25
Écart-type	8,45	3,14	2,02	2,65	2,28	6,36	5,47	5,28	5,75	6,59	1,27	2,74
<i>C. pyrenaica - Tortosa</i>												
Nombre	42	42	41	41	42	41	42	42	42	42	42	41
Extrêmes	220,5 - 267,7	65,4 - 80,5	40,6 - 54,6	64,2 - 77,4	72,3 - 86,4	133,1 - 169,1	96,0 - 128,2	70,1 - 86,5	117,9 - 146,4	121,1 - 159,7	39,5 - 46,8	71,8 - 96,5
Moyenne	248,03	72,96	46,90	72,63	81,12	155,02	114,75	78,13	135,46	145,86	43,28	77,61
Écart-type	9,67	3,66	2,93	2,44	2,82	7,37	6,13	2,97	5,78	7,44	1,65	3,71

Tab. 19 : Dimensions (en mm) du crâne mâle des *Capra* actuels.

Abréviations : 2 : longueur condylo-basale. 5 : longueur prise du milieu de la ligne réunissant les bords mésiaux des P2 au prosthion. 11 : longueur du segment molaire. 13 : largeur externe du maxillaire. 26 : largeur maximale des pariétaux. 29 : largeur ectorbital-ectorbital. 30 : largeur entorbital-entorbital. 32 : largeur de la face prise au niveau des tubercules faciaux. 48 : longueur basion-nasion. 49 : longueur nasion-prosthion. 53 : diamètre rostro-caudal de l'orbite. 55 : hauteur de l'arrière crâne (du milieu de la partie basilaire de l'occipital au point le plus saillant du pariétal). 56 : hauteur de la face (du milieu de la suture palatine transverse au nasal). 61 : hauteur du condyle occipital. Référence des mesures in Crégut-Bonnoure, 2002.

Tab. 19 : Recent *Capra*, measurements of the male skull. Abbreviations: 2: condylo-basal length. 11: molar row length. 13: maxillary width, external side. 26: parietal maximal width. 29: ectorbital-ectorbital width. 30: entorbital-entorbital width. 32: width at the level of the facial tubercles. 48: basion-nasion length. 49: nasion-prosthion length. 55: height from the basi-occipital to the top of the parietal. 56: height from the middle of the palatine transversal suture to the top of the nasal. 61: height of the occipital condyle. References of the measurements in Crégut-Bonnoure, 2002.

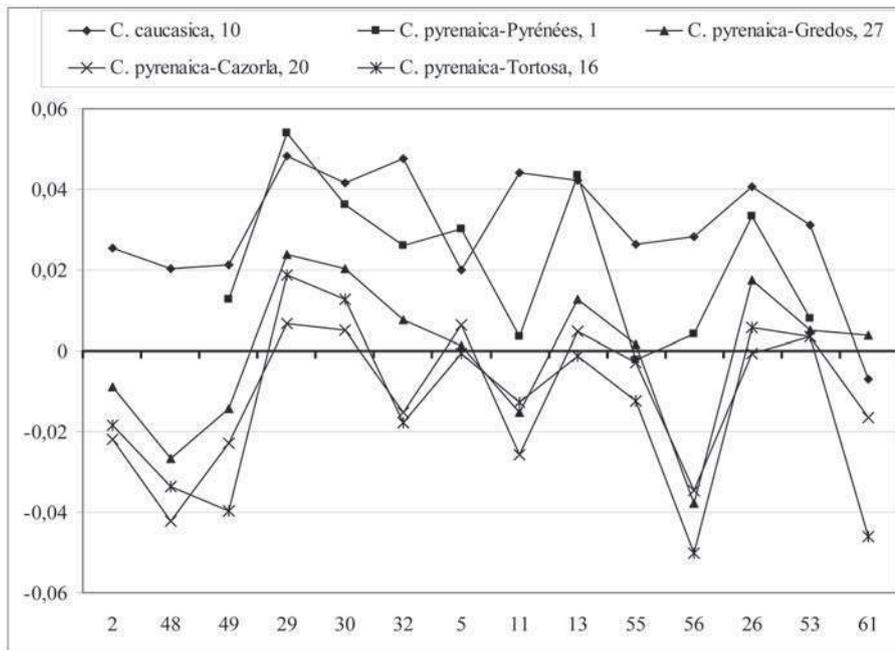


Fig. 12 : Diagramme des rapports des dimensions moyennes du crâne femelle de *Capra* actuel.

Axe de référence : *C. ibex* actuel. Référence des mesures et abréviations dans les tableaux 19 et 20.

Fig. 12: Ratio diagram of the mean dimensions of the female skull for recent *Capra*. Standard base: recent *C. ibex*. Measurements and abbreviations in table 19 and 20.

miques. On retrouve le cline de taille visualisé lors de la construction des diagrammes de rapports.

Pour les crânes mâles, la population des Pyrénées a un taux de similarité proche de celui du bouquetin des Alpes mais se trouve incluse dans le groupe oriental constitué par *C. sibirica*, *C. cylindricornis* et *C. caucasica* (fig. 13). Les

bouquetins ibériques sont isolés de la forme des Pyrénées et rattachés au groupe « arabo-méditerranéen », les populations de Cazorla et Gredos étant très proches ; notons que ce résultat n'est pas conforme à celui des analyses sur l'ADN mitochondrial qui rapproche les populations de Tortosa et de Gredos (Manceau, Crampe *et al.*, 1999).

	2	5	11	13	26	29	30	32	48	49	53	55
Crânes femelles												
<i>C. ibex</i>												
Nombre	34	34	35	35	34	35	35	34	35	34	35	34
Minimum	185,5 - 239,7	51,6 - 68,8	38,7 - 52,0	54,1 - 70,8	64,8 - 79,5	108,4 - 132,8	68,1 - 102,8	62,5 - 73,2	100,0 - 130,0	119,5 - 154,1	35,6 - 43,5	65,6 - 75,8
Moyenne	224,10	63,42	46,51	64,36	70,75	122,80	90,15	68,01	117,39	139,96	38,56	70,21
Ecart-type	10,890	3,553	2,733	3,563	3,199	5,651	6,948	2,863	6,046	7,788	1,823	2,117
Coefficient de variation	4,860	5,602	5,877	5,536	4,522	4,602	7,707	4,210	5,150	5,564	4,728	3,015
<i>C. caucasica</i>												
Nombre	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11
Minimum	227,0 - 246,3	59,2 - 71,7	46,0 - 56,2	67,6 - 74,7	72,6 - 81,8	130,4 - 146,7	89,1 - 105,6	74,4 - 81,6	117,8 - 129,1	101,9 - 160,3	38,0 - 44,6	70,7 - 77,8
Moyenne	237,57	66,41	51,50	70,91	77,69	137,19	99,18	77,46	122,99	146,98	41,43	74,59
Ecart-type	6,603	3,472	2,764	2,179	3,227	4,805	5,123	2,091	4,023	22,432	2,242	1,868
Coefficient de variation	2,779	5,228	5,367	3,072	4,154	3,502	5,165	2,700	3,271	15,262	5,413	2,504
<i>C. pyrenaica</i> - Pyrénées												
n = 1		68,0	46,9	71,1	76,4	139,0	98,0	77,0		144,1	39,3	69,9
<i>C. pyrenaica</i> - Gredos												
Nombre	27	27	27	27	27	27	27	27	27	27	27	27
Minimum	205,3 - 236,5	56,3 - 70,8	36,7 - 48,9	60,6 - 71,2	69,8 - 79,1	121,3 - 138,4	86,3 - 102,7	64,1 - 76,0	101,6 - 124,0	121,0 - 154,4	36,4 - 43,2	66,7 - 76,3
Moyenne	219,57	63,61	44,89	66,27	73,67	129,72	94,48	71,11	110,37	135,45	39,01	70,47
Ecart-type	8,801	4,112	2,483	3,032	2,371	5,396	4,832	2,457	5,123	8,074	1,760	2,124
Coefficient de variation	4,008	6,464	5,530	4,575	3,218	4,160	5,115	3,455	4,642	5,961	4,511	3,014
<i>C. pyrenaica</i> - Cazorla												
Nombre	23	23	23	23	23	23	23	23	23	23	23	23
Minimum	196,9 - 226,3	59,8 - 70,5	40,9 - 48,6	61,5 - 70,0	67,6 - 73,9	114,7 - 131,2	80,3 - 98,2	64,1 - 71,6	101,9 - 112,7	114,2 - 142,0	36,7 - 41,2	66,0 - 74,1
Moyenne	213,04	64,34	43,83	65,06	70,65	124,72	91,21	67,44	106,55	132,76	38,86	69,73
Ecart-type	6,539	2,575	1,808	2,239	1,594	3,880	4,261	2,406	3,263	5,922	1,243	2,198
Coefficient de variation	3,069	4,003	4,124	3,442	2,256	3,111	4,672	3,567	3,062	4,461	3,197	3,152
<i>C. pyrenaica</i> - Tortosa												
Nombre	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16
Minimum	206,6 - 224,5	57,4 - 67,4	37,5 - 50,6	57,4 - 68,3	68,1 - 78,0	122,6 - 136,7	88,1 - 99,2	65,8 - 92,8	101,5 - 115,4	122,6 - 135,1	37,2 - 40,5	65,6 - 70,9
Moyenne	214,87	63,32	45,17	64,17	71,70	128,21	92,83	69,65	108,67	127,71	38,87	68,24
Ecart-type	5,421	2,700	3,107	2,675	2,331	3,764	3,562	6,340	4,057	3,707	0,904	1,563
Coefficient de variation	2,523	4,264	6,877	4,168	3,251	2,936	3,837	9,103	3,734	2,902	2,327	2,291

Tab. 20 : Dimensions (en mm) du crâne femelle des *Capra* actuels.

Abbréviations: voir tableau 19.

Tab. 20: Recent *Capra*, measurements of the female skull. Abbreviations: see table 19.

File: Tete-log.txt size: 46 * 96 MISS=-9999.00
 Include If: v1='M'

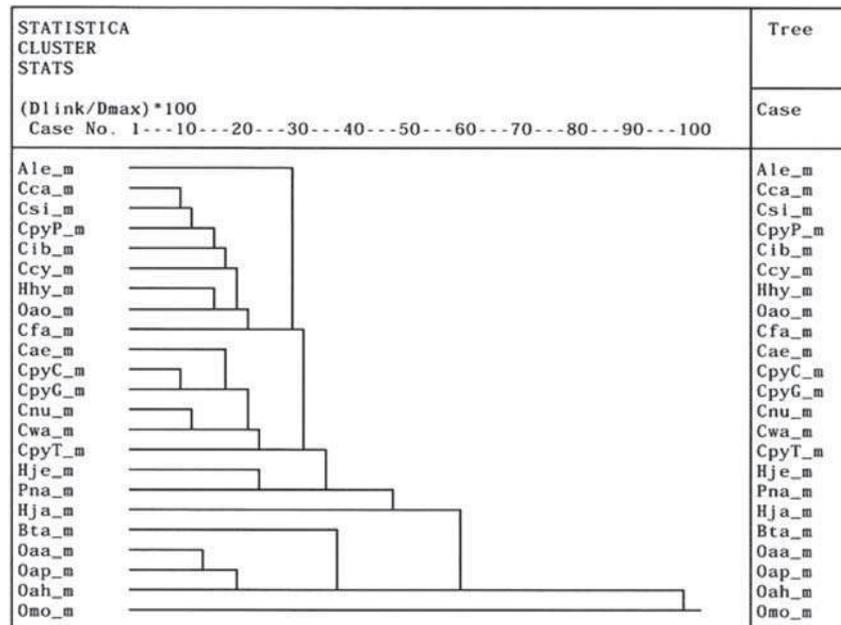


Fig. 13 : Classification des genres *Capra*, *Hemitragus*, *Pseudois*, *Ammotragus*, *Ovis*, *Budorcas* et *Ovibos* par la méthode de l'analyse de distance. Crâne des mâles.

Abbréviations: Ale: *A. lervia*. Bta: *B. tibetana*. Cae: *C. aegagrus*. Cca: *C. caucasica*. Ccy: *C. cylindricornis*. Cfa: *C. falconeri*. Cib: *C. ibex*. Cnu: *C. nubiana*. Cpy: *C. pyrenaica*. C: population de Cazorla. G: population de Gredos. P: population de Pyrénées. T: population de Tortosa. Csi: *C. sibirica*. Cwa: *C. walie*. Hje: *H. jemlahicus*. Hhy: *H. hylodrius*. Hja: *H. jayakari*. Oa.: *O. ammon*: a: *ammon*, h: *hodgsoni*, o: *orientalis*, p: *poloi*. Omo: *O. moschatus*. Pn: *P. nayaur*.

Fig. 15: Classification of the genera *Capra*, *Hemitragus*, *Pseudois*, *Ammotragus*, *Ovis*, *Budorcas* and *Ovibos* according the UGPA method. Male skull. Abbreviation: Ale: *A. lervia*. Bta: *B. tibetana*. Cae: *C. aegagrus*. Cca: *C. caucasica*. Ccy: *C. cylindricornis*. Cfa: *C. falconeri*. Cib: *C. ibex*. Cnu: *C. nubiana*. Cpy: *C. pyrenaica*. C: population of Cazorla. G: population of Gredos. P: population of Pyrénées. T: population of Tortosa. Csi: *C. sibirica*. Cwa: *C. walie*. Hje: *H. jemlahicus*. Hhy: *H. hylodrius*. Hja: *H. jayakari*. Oa.: *O. ammon*: a: *ammon*, h: *hodgsoni*, o: *orientalis*, p: *poloi*. Omo: *O. moschatus*. Pn: *P. nayaur*.

Celles-ci ont par ailleurs une morphologie crânienne différente (tab. 21). Pour les crânes femelles, la population des Pyrénées est incluse dans le groupe oriental, le taux de similarité avec *C. caucasica* étant fort (fig. 14). Les populations ibériques sont à nouveau distinctes de celle des Pyrénées et le taux de similarité entre Cazorla et Gredos est

également fort. Dans tous les cas, les résultats ne reflètent en rien le renforcement de la population de Tortosa par l'introduction d'individus de Cazorla (Crampe, 1991).

Dans ce débat, la parasitologie et la paléontologie fournissent des informations validant la filiation *C. caucasica-C. pyrenaica* :

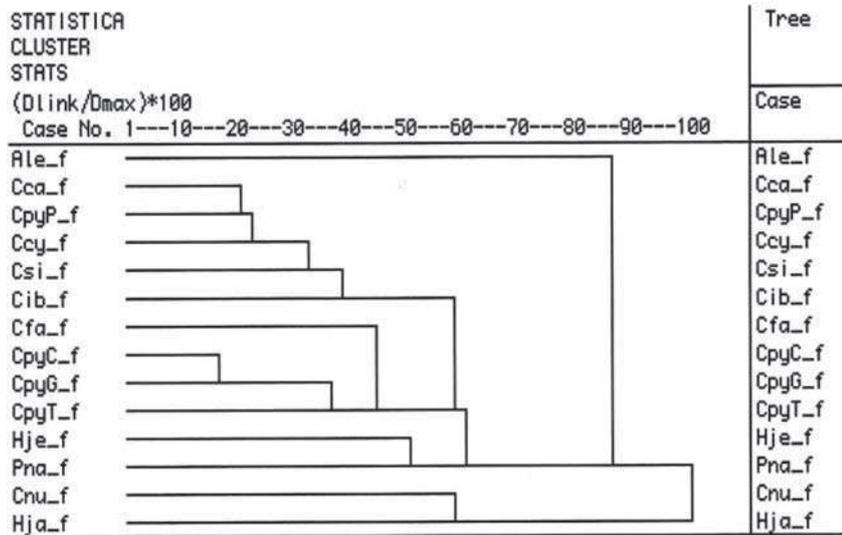


Fig. 14: Classification des genres *Capra*, *Hemitragus*, *Pseudois*, *Ammotragus*, *Ovis*, *Budorcas* et *Ovibos* par la méthode de l'analyse de distance. Crâne des femelles. Mêmes abréviations que la figure 15.

Fig. 16: Classification of the genera *Capra*, *Hemitragus*, *Pseudois*, *Ammotragus*, *Ovis*, *Budorcas* and *Ovibos* according the UGPMa methodology. Female skull. Abbreviations: see figure 15.

	Mâles			
	Pyrénées (n=11)	Tortosa (n=42)	Cazorla (n=22)	Gredos (n=22)
Constriction de la crête anté-prémolaire forte		+	+	+
faible	+		+	+
<i>Nasal</i>				
tronqué avec échancrure latérale		+		
en pointe avec échancrure latérale	+		+	
en pointe sans échancrure latérale				+
<i>Frontal entre les chevilles</i>				
aplatissement		+		
convexité modérée			+	+
convexité forte	+			
<i>Enfoncement glabellaire</i>				
modéré		+	+	+
fort	+			
<i>Chevilles osseuses</i>				
courbure rostro-caudale		+		
absente			+	+
modérée	+			
forte				
<i>Allongement</i>				
important		+		
modéré	+		+	+
<i>écartement apical</i>				
très fort		+		
fort			+	
modéré	+			+
<i>Torsion apicale (vers l'arrière et l'intérieur)</i>				
présente	+		+	+
absente		+		
<i>Carène postéro-médiale</i>				
présente		+	+	+
absente	+			
Femelles				
	Tortosa (n=13)	Cazorla (n=23)	Gredos (n=27)	
<i>Nasal</i>				
en pointe avec échancrure latérale	+	+		
en pointe sans échancrure latérale			+	
surface plane	+			
surface plano-convexe		+	+	
<i>Enfoncement glabellaire</i>				
modéré	+		+	
fort		+		
<i>Chevilles osseuses</i>				
<i>Allongement</i>				
important		+		
modéré	+		+	

Tab. 21 : Caractères morphologiques des populations actuelles de *Capra pyrenaica*.

Tab. 21: Comparative morphology of the recent populations of *Capra pyrenaica*.

– le Diptère *Oestrus caucasicus* parasite le groupe des bouquetins orientaux (Caucase et Sibérie) et ibériques mais pas le bouquetin des Alpes (Perez *et al.*, 1996; Couturier, 1962; Crégut-Bonnoure, 2002; D. Gauthier, communication orale).

– si l'on considère les bouquetins du Pléistocène moyen de Petralona en Grèce et du Lazaret en France (Crégut-Bonnoure & Tsoukala, 1999; Valensi *in* Lumley *et al.*, 2004), on constate qu'ils ont déjà acquis le morphotype alpin : leur transformation éventuelle vers un morphotype proche de celui de *C. caucasica* actuel impliquerait un phénomène simultané d'évolution des chevilles et de régression des caractères évolués de la denture à savoir raccourcissement de la surface interstyloïde distale de la M3 supérieure, réduction de l'aile métastyloïde et réapparition d'une troisième racine à la P2 supérieure. Ce scénario me paraît discutable.

La position systématique du bouquetin des Pyrénées par rapport aux bouquetins du Caucase et des Alpes reste donc confuse, aucune des approches ne concordant totalement :

- la génétique et les allozymes mettent en avant la monophylie *C. pyrenaica-C. ibex*
- la morphologie externe et crânienne rapproche *C. pyrenaica* des Pyrénées et *C. caucasica*
- les diagrammes de rapports montrent quelques affinités entre Pyrénées et Caucase, surtout chez la femelle
- l'analyse de distance montre un rapprochement *C. pyrenaica-C. ibex* chez le mâle et *C. pyrenaica-C. caucasica* chez la femelle
- la parasitologie inclut *C. pyrenaica* avec *C. sibirica* et *C. caucasica*
- la paléontologie reste favorable à une filiation *C. caucasica-C. pyrenaica*

Le désaccord majeur concerne surtout les résultats de la génétique. Ne peut-il s'expliquer par le fait que les individus actuels des Pyrénées et des Alpes testés lors de ces analyses résultent de deux populations qui ont connu un fort goulot d'étranglement au XIX^e siècle (Crampe, 1991, 1992; Gauthier *et al.*, 1991) : peut-on considérer qu'ils soient représentatifs du polymorphisme initial ?

Une recherche sur l'ADN fossile s'avère désormais essentielle pour tenter de résoudre ce problème et, peut-être, clore le débat.

Quoi qu'il en soit, le bouquetin de type *C. caucasica* le plus ancien connu en France est celui de la couche U de Saint-Marcel d'Ardèche datée de l'Eemien. La M3/ se révèle proportionnellement très proche de celle du *C. caucasica* de Koudaro III, site du Caucase daté du début du Würm ancien (Crégut-Bonnoure & Baryshnikov, 2005; fig. 15; tab. 22) : ce point milite en faveur d'une migration du Caucase vers l'Occident. La découverte d'un bouquetin similaire à *C. caucasica* dès le Pléistocène moyen dans les Balkans, conduit à penser que cette région a pu constituer une zone de passage vers l'Ouest (Fernandez & Crégut-Bonnoure, 2007).

Les populations du Würm ancien présentent entre elles des similitudes de proportions (fig. 15 & 16; tab. 22). *C. caucasica* est alors de grande taille, comme à la grotte de l'Hortus et celle de Soulabé. Notons qu'au même moment, ce bouquetin est présent en Bulgarie à Kozarnika où il se révèle identique à la population caucasienne de la grotte de l'Ours (Fernandez & Crégut-Bonnoure, 2007). A partir du Würm III, la morphométrie des populations françaises change (fig. 16). Globalement, du Würm ancien au Würm récent, la couronne des jugales se raccourcit et s'amincit. Parallèlement, la morphologie des crânes se modifie annonçant

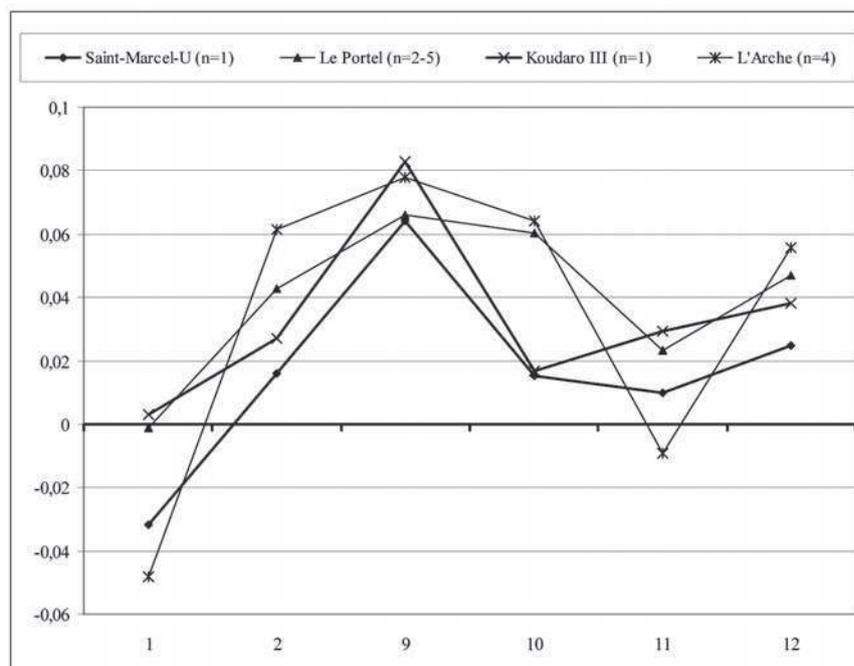


Fig. 15: Diagramme des rapports des dimensions moyennes de la M3 supérieure de *Capra caucasica* du Pléistocène supérieur.

Axe de référence : *C. pyrenaica* actuel de Tortosa. Référence des mesures et abréviations dans le tableau 22.

Fig. 13: Ratio diagram of the upper M3 for *C. caucasica* from Upper Pleistocene. Standard base: *C. pyrenaica* from recent Tortosa population. Measurements and abbreviations in table 22.

le morphotype observé chez *C. pyrenaica* : la cheville s'arrondit puis se redresse. Ce n'est qu'à la fin du Pléistocène supérieur, c'est-à-dire vers – 18 000 ans, qu'apparaît le bouquetin des Pyrénées *sensu stricto*. Le crâne

de l'espèce est identique à la forme actuelle mais, en ce qui concerne les dents, leur morphologie tout comme leurs proportions sont comparables à celles du bouquetin du Caucase.

M3 supérieures	1	2	9	10	11	12		1	2	9	10	11
<i>C. caucasica</i>												
St Marcel												
Couche U												
n=1	39,5	18,2	7,2	8,0	17,0	17,3						
Le Portel												
Nombre	5	2	5	5	5	4						
Extrêmes	19 - 20,2	21,2 - 22,5	6,3 - 7,5	8,2 - 9,3	17,0 - 18,0	17,8 - 18,6						
Moyenne	19,50	21,85	7,20	8,82	17,56	18,23						
Écart-type	0,51	0,92	0,51	0,41	0,38	0,35						
Koudaro 3												
n=1	19,7	21,1	7,5	8	17,8	17,9						
L'Arche												
Nombre	4	4	4	4	4	4						
Moyenne	17,5	22,8	7,4	8,5	16,3	18,6						
L'Hortus												
Nombre	24	23	24	24	23	22						
Extrêmes	17,5 - 26,8	21,1 - 28,9	5,78 - 9,0	6,9 - 11,2	16,7 - 23,7	16,4 - 23,0						
Moyenne	22,26	24,97	7,31	8,60	19,81	19,63						
Écart-type	2,49	2,25	0,75	1,22	1,63	1,54						
Soulabé												
Würm ancien												
Nombre	8	7	8	8	8	8						
Extrêmes	20,4 - 27,9	23,7 - 30,8	6,3 - 8,6	8,1 - 10,4	18,2 - 22,2	18,3 - 21,5						
Moyenne	24,36	26,06	7,35	9,53	20,24	19,89						
Écart-type	2,68	2,37	0,80	0,82	1,38	1,03						
Würm récent												
Nombre	10	10	10	10	10	10						
Extrêmes	16,6 - 25,3	21,7 - 26,5	6,4 - 8,1	8,4 - 10,6	16,4 - 20,4	17,3 - 19,8						
Moyenne	21,39	23,71	7,32	9,31	18,73	18,60						
Écart-type	2,81	1,44	0,59	0,64	1,32	0,87						
La Crouzade												
Nombre	9	7	9	9	9	9						
Extrêmes	17,9 - 24,1	22,3 - 27,3	6,1 - 9,1	7,6 - 10,2	16,2 - 21,2	17,0 - 20,9						
Moyenne	20,09	25,02	7,38	8,87	17,98	18,49						
Écart-type	1,86	1,93	0,96	0,78	1,40	1,09						
Balazuc												
Nombre	9	7	8	8	7	5						
Extrêmes	18,1 - 27,1	23,6 - 29,2	7,5 - 9,1	9,1 - 12,7	17,7 - 23,4	19,0 - 23,0						
Moyenne	22,74	26,63	8,05	11,09	20,54	21,02						
Écart-type	3,21	1,86	0,50	1,03	1,81	1,87						
Bouxès												
Nombre	20	20	20	20	20	18						
Extrêmes	17,1 - 21,5	19,5 - 26,0	6 - 8,4	6,6 - 9,8	16,4 - 19,0	15,3 - 20,0						
Moyenne	19,65	23,24	7,16	8,36	17,75	18,37						
Écart-type	1,09	1,84	0,55	0,89	0,69	1,18						
<i>C. ibex</i>												
Les Pêcheurs												
Nombre	26	24	20	20	10							
Extrêmes	17 - 26,5	21,2 - 30,4	6,7 - 8,9	8 - 11,6	17 - 20,5							
Moyenne	21,08	25,99	7,87	9,73	18,93							
Écart-type	2,38	2,51	0,66	1,21	1,05							
La Sarranette												
Nombre	9	8	9	9	9							
Extrêmes	17,5 - 23,6	24,9 - 27,0	6,8 - 8,9	7,8 - 10,8	17,5 - 20,2							
Moyenne	20,34	25,86	7,61	9,61	18,59							
Écart-type	1,85	0,85	0,71	1,03	0,94							
Mialet												
Nombre	7	6	7	7	6							
Extrêmes	18,8 - 24,8	23,0 - 28,1	6,7 - 8,1	7,9 - 10,2	17,8 - 20,8							
Moyenne	21,89	25,53	7,28	9,34	18,95							
Écart-type	2,69	1,57	0,46	0,85	1,08							
Baume Flandin												
n=1	39,0	16,7	6,9	8,9	16,1							
Balazuc												
Nombre	9	7	8	8	7							
Extrêmes	18,1 - 27,1	23,6 - 29,2	7,5 - 9,1	9,1 - 12,7	17,7 - 23,4							
Moyenne	22,74	26,63	8,05	11,09	20,54							
Écart-type	3,21	1,86	0,50	1,03	1,81							
Vallescure												
Nombre	16	16	16	16	17							
Extrêmes	18,9 - 27,0	22,2 - 28,9	6,2 - 8,6	8,3 - 12,3	17,0 - 21,0							
Moyenne	22,90	25,12	7,52	9,83	19,34							
Écart-type	2,41	1,50	0,63	0,99	0,91							
Les Peyrards												
Nombre	11	8	11	11	11							
Extrêmes	18,1 - 24,9	23,2 - 25,1	6,5 - 8,7	8,0 - 11,1	16,9 - 20,6							
Moyenne	21,59	24,05	7,36	9,69	18,70							
Écart-type	2,06	0,58	0,64	1,09	1,13							
<i>C. pyrenaica</i>												
Actuel Tortosa												
Nombre	38	9	38	38	9							
Extrêmes	16,2 - 21,8	18,0 - 21,8	5,2 - 7,1	6,4 - 8,9	16,0 - 18,6							
Moyenne	19,55	19,79	6,19	7,68	16,64							
Écart-type	1,17	1,08	0,47	0,70	0,79							

Tab. 22 : Dimensions (en mm) de la M3 supérieure de *Capra caucasica* et *Capra ibex* du Pléistocène supérieur.

Abréviations : 1 : longueur occlusale ; 2 : longueur basale ; 9 : longueur de la surface interstyliare antérieure ; 10 : longueur de la surface interstyliare postérieure ; 11 : longueur occlusale des deux lobes côté lingual ; 12 : longueur basale des deux lobes côté lingual. Référence des mesures in Crégut-Bonnouire, 1991.

Tab. 22: Upper Pleistocene *Capra caucasica* and *Capra ibex*, measurements of the upper M3 (in mm). Abbreviations: Length: 1: occlusal. 2: basal. 9: anterior interstyliar surface. 10: posterior interstyliar surface. 11: occlusal, first + second lobes (lingual side). 12: basal, first + second lobes (lingual side). References of the measurements in Crégut-Bonnouire, 1991.

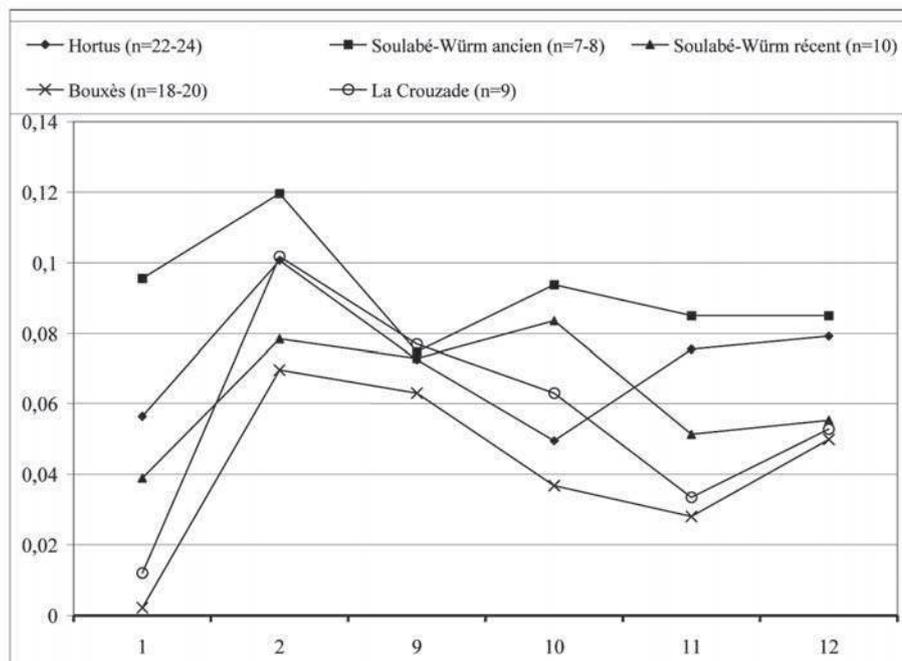


Fig. 16 : Diagramme des rapports des dimensions moyennes de la M3 supérieure de *Capra caucasica* du Pléistocène supérieur.

Axe de référence : *C. pyrenaica* actuel de Tortosa. Référence des mesures et abréviations dans le tableau 22.

Fig. 14: Ratio-diagram of the upper M3 for *C. caucasica*. Standard base: *C. pyrenaica* from recent Tortosa population. Measurements and abbreviations in table 22.

2.6 - CAPRA IBEX

Pour l'instant, l'apparition du bouquetin alpin en Europe occidentale est datée de la fin du Pléistocène moyen, aux alentours du Riss moyen (stade isotopique 7). A partir du début du Würm, l'espèce occupe pratiquement tous les reliefs, notamment du Sud de la France. Une différence de morphologie se note entre les populations du Pléistocène moyen et celles du Pléistocène supérieur : au cours du temps le métaconide des P/3 se

redresse et dans le cas de la Provence se dilate. La base labiale des P/4 se gonfle. La M3/ possède toujours une surface interstylière postérieure allongée. Ce n'est qu'en Provence qu'on assiste à une augmentation de la longueur et à un rétrécissement des lobes. On peut ajouter aussi le dédoublement de la base du métastyle qui apparaît dans les populations les plus récentes (de l'Alleröd au Préboréal). J'ai déjà discuté de ce phénomène qui, joint à la perte de la P/2 (oligodontie) et à l'excessive dilatation du métaconide, est révélateur d'un resserre-

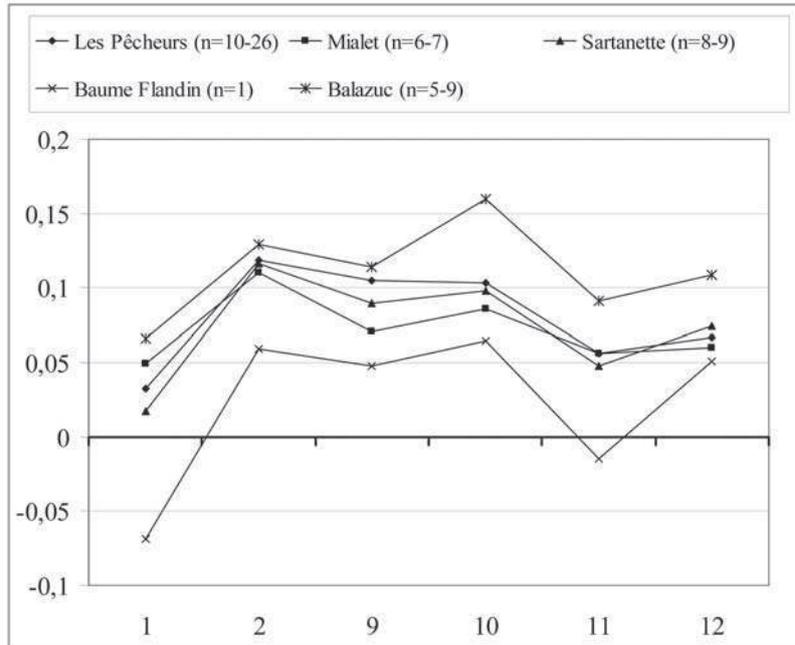


Fig. 17: Diagramme des rapports des dimensions moyennes de la M3 supérieure de *Capra ibex* du Pléistocène supérieur, ouest du Rhône.

Axe de référence : *C. pyrenaica* actuel de Tortosa. Référence des mesures et abréviations dans le tableau 22.

Fig. 17: Ratio diagram of upper M3 for *Capra ibex* from Upper Pleistocene, western side of the Rhone River. Standard base: *C. pyrenaica* from recent Tortosa population. Measurements and abbreviations in table 22.

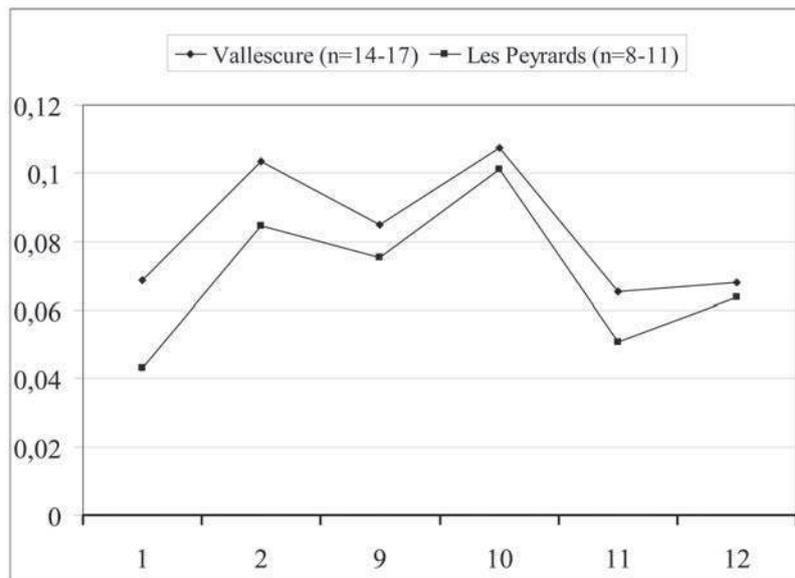


Fig. 18: Diagramme des rapports des dimensions moyennes de la M3 supérieure de *Capra ibex* du Pléistocène supérieur, est du Rhône.

Axe de référence : *C. pyrenaica* actuel de Tortosa. Référence des mesures et abréviations dans le tableau 22.

Fig. 18: Ratio diagram of upper M3 for *Capra ibex* from Upper Pleistocene, eastern side of the Rhone River. Standard base: *C. pyrenaica* from recent Tortosa population. Measurements and abbreviations in table 22.

ment important de l'importance numérique de la population (goulot d'étranglement ou goulot démographique).

Au Würm ancien, les populations situées de part et d'autre de l'axe rhodanien forment des unités morphologiques et biométriques distinctes. Parmi les nombreuses différences, signalons la petite taille des deux premières molaire des populations provençales et le relatif développement de la troisième, l'inverse étant de mise à l'ouest du Rhône : dans ce dernier domaine il est possible de définir une sous-espèce à la fois chronologique et géographique *C. ibex cebennarum* (Gervais, 1859) (=morpho-

type des Pêcheurs). J'interprète ces différences comme l'indice d'une quasi-absence d'échanges est-ouest.

Quelles que soient les époques et la situation géographique, il est possible par le biais des diagrammes de Simpson de dater les populations, les espèces contemporaines présentant des similitudes de proportions (fig. 17 & 18; tab. 22).

Il est difficile de déceler les tendances évolutives de l'espèce au Würm du fait de l'isolement des populations. La plus évidente concerne la cheville osseuse des femelles qui se raccourcit fortement (fig. 19: mesure 45; tab. 23).

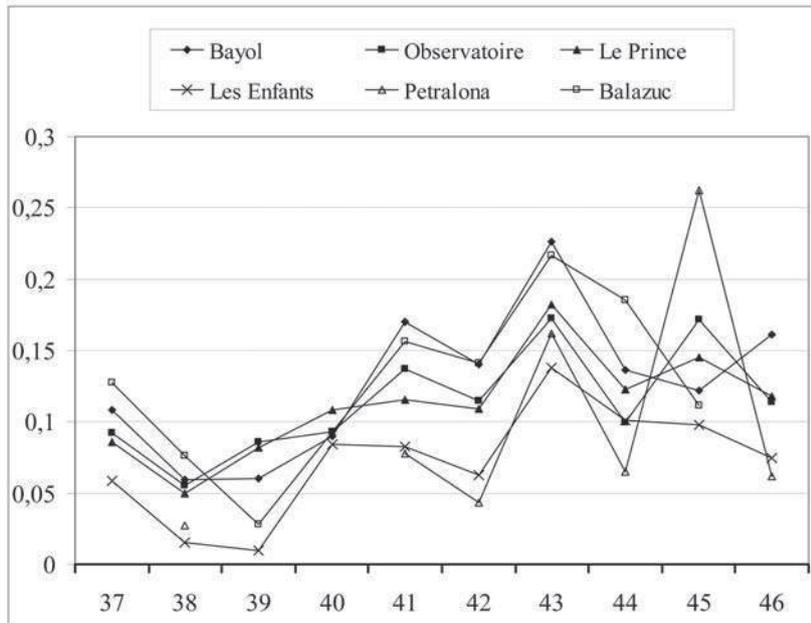


Fig. 19: Diagramme des rapports des dimensions moyennes de la cheville osseuse de *Capra ibex* femelle du Pléistocène moyen et supérieur. Axe de référence: *C. ibex* femelle actuel. Référence des mesures et abréviations dans le tableau 23.

Fig. 19: Ratio diagram of the horncores for *Capra ibex* female from Middle and Upper Pleistocene. Standard base: recent *C. ibex* female. Measurements and abbreviations in table 23.

	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46
<i>C. ibex</i> femelles										
Petralona										
Nombre		1			4	4	2	2	1	4
Extrêmes		38,5			36,7 - 43,9	30,9 - 33,1	37,3 - 38,3	23,8 - 26,1	190,0	110,0 - 125
Moyenne					40,38	31,90	37,81	24,98		116,50
Bayol										
Nombre	2	3	2	2	3	3	2	2	2	2
Extrêmes	113,0 - 118,3	38,0 - 46,2	70,7 - 79,5	142,6 - 144,5	48,8 - 52,1	39,2 - 40,4	43,6 - 44,1	28,6 - 30,4	130,0 - 145,0	145,0 - 148,0
Moyenne	118,3	46,2	79,5	144,5	52,1	40,4	44,1	30,4	145,0	148,0
Écart-type	115,67	41,39	75,08	143,54	49,91	39,88	43,84	29,45	137,50	146,50
Observatoire										
Nombre	5	6	5	5	6	6	5	5	6	6
Extrêmes	107,8 - 113,2	37,2 - 48,2	70,8 - 94,1	128,5 - 158,7	41,6 - 50,6	33,3 - 40,1	35,7 - 41,5	24,9 - 29,2	130,0 - 180,0	120,0 - 145,0
Moyenne	111,37	41,03	79,60	144,40	46,31	37,64	38,71	27,06	154,17	131,33
Écart-type	2,157	4,407	9,169	11,973	3,484	2,865	2,493	1,763	16,253	10,985
Le Prince										
Nombre	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Extrêmes	104,4 - 115,1	40,4 - 40,6	77,3 - 80,5	143,9 - 155,6	40,1 - 47,9	33,0 - 41,3	34,5 - 44,6	26,3 - 30,8	140,0 - 150,0	120,0 - 145
Moyenne	109,71	40,50	78,92	149,74	44,01	37,14	39,58	28,55	145,00	132,50
Les Enfants										
n=1	103,0	37,4	66,8	141,7	40,8	33,4	35,8	27,2	130,0	120,0
Balazuc										
n=1	120,9	43,1	69,8	144,4	48,4	40	42,9	33	134,2	145,7

Tab. 23: Dimensions (en mm) des chevilles osseuses du crâne femelle des *Capra ibex* du Pléistocène supérieur.

Abréviations: 37: écartement externe à la base. 38: écartement interne à la base. 39: écartement interne au milieu. 40: écartement apical. 41: diamètre rostro-caudal à la base. 42: diamètre transversal à la base. 43: diamètre rostro-caudal au milieu. 44: diamètre transversal au milieu. 45: longueur de la face rostrale. 46: circonférence à la base. Référence des mesures in Crégut-Bonnoure, 2002.

Tab. 23: Upper Pleistocene *Capra ibex*, measurements of the female horncore. Abbreviations: 37: width between lateral sides of the horn cores. 38: width between internal sides of the horn cores in the middle. 41: rostro-caudal diameter at the base. 42: transversal diameter at the base. 43: rostro-caudal diameter at the middle. 44: transversal diameter at the middle. 45: length of the rostral side. 46: circumference at the base. References of the measurements Crégut-Bonnoure, 2002.

3 - CONCLUSION

Hemitragus et *Capra* sont les taxons les plus abondamment représentés dans les sites du Pléistocène moyen pour l'un et Pléistocène supérieur pour l'autre. Tous deux ont connu des évolutions, parfois rapides, ce qui permet de les utiliser pour dater les gisements. Les analyses morphologiques et métriques permettent en effet de rapprocher entre elles des populations par unité de temps mais aussi par unité géographique. Cela montre qu'il y a eu des populations morphométriquement stables sur des périodes plus ou moins longues. Cependant, la relative rapidité des transformations morphologiques jointe à l'interférence des phénomènes de dérive génétique liés à des isolats géographiques et à des goulots d'étranglement sont parfois à l'origine de la difficulté de l'appréciation des parentés. Ainsi, la morphologie de la cheville osseuse des populations des petits Caprini du Pléistocène inférieur me paraît représenter plus l'état primitif du genre *Hemitragus* que traduire la présence du genre *Capra*. Le caractère microdonte des tahr de la fin du Pléistocène moyen localisés en dehors de la Provence et la tendance à la molarisation des prémolaires inférieures ne traduisent pas nécessairement une appartenance à *H. cedrensis* mais sont plus en correspondance avec la tendance évolutive générale de *H. bonali*. En l'état actuel des connaissances, *H. cedrensis* reste un taxon particulier à l'extrême sud-est de la France. Quant à *C. pyrenaica*, la question de sa parenté reste problématique : la morpho-anatomie, la parasitologie et la génétique fournissent des résultats en opposition, ce qui ouvre le débat autour de la question des relations existant entre phénotype et génotype chez les groupes zoologiques de différenciation récente.

REMERCIEMENTS

Mes remerciements s'adressent à Patrick Auguste qui m'a conviée à participer à cette journée consacrée à la biochronologie. Je suis profondément reconnaissante à Serge Legendre de l'U.M.R. Paléoenvironnement et Paléobiosphère de l'Université Claude Bernard-Lyon qui a réalisé l'analyse de distance. Je remercie sincèrement Maia Bukhsianidze du Muséum national de Géorgie pour les discussions que nous avons eues et qui m'a aimablement procuré des moules du matériel de Dmanissi. Je remercie de même Miguel Mancheño et Juan Abel Calero du Département de Chimie agricole, géologie et édaphologie de l'Université de Murcia qui m'ont donné accès au matériel de Quibas. Que Dominique Gauthier du Laboratoire départemental vétérinaire des Hautes-Alpes soit aussi assuré de ma gratitude pour ses renseignements sur les œstres. J'associe à ces remerciements Claude Guérin et Florent Rivals pour leurs remarques et commentaires qui ont contribué à améliorer ce texte.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BONIFAY M.-F., 1974-1975 - *Hemitragus bonali* Harlé & Stehlin, Caprini de la grotte de l'Escale (Saint-Estève-Janson, Bouches-du-Rhône). *Quaternaria*, **18**, 215-302.
- BUKHSIANIDZE M., 2006 - *Capra dalii* nov. sp. (Caprinae, Bovidae, Mammalia) at the limit of Plio-Pleistocene from Dmanisi (Georgia). In R.D. Kahlke, L.C. Maul & P. Mazza (ed.), *Late Neogene and Quaternary biodiversity and evolution: Regional developments and interregional correlations*. 18th International Senckenberg Conference, VI International Paleontological Colloquium in Weimar, *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **256**, 159-171
- CARLOS CALERO J.A., MADE J. van der, MANCHEÑO M.A., MONTOYA P., & ROMERO G., 2006 - *Capra alba* Moyà-Solà, 1987 del Pleistoceno inferior de la Sierra de Quibas (Albanilla, Murcia, España). *Estudios Geológicos*, **62** (1), 571-578
- COUTURIER, M., 1962 - *Le bouquetin des Alpes*. Couturier M. édit., Grenoble, 1-1564
- CRAMPE J.-P., 1991 - *Projet de réintroduction du bouquetin ibérique au versant nord des Pyrénées occidentales*. Parc National des Pyrénées édit., Tarbes, 3 vol., 187 p.
- CRAMPE J.-P., 1992 - Le bouquetin ibérique. *Pyrénées*, **172** (4), 389-404
- CRÉGUT-BONNOURE E., 1987 - Caractères distinctifs du carpe et du tarse d'*Hemitragus* et de *Capra* (Mammalia, Bovidae, Caprinae). *Bulletin du Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco*, **30**, 43-94
- 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*, **306** (II), 255-258.
- CRÉGUT-BONNOURE E., 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.
- CRÉGUT-BONNOURE E., 1991 - Intérêt biostratigraphique de la morphologie dentaire de *Capra* (Mammalia, Bovidae). *Annales Zoologici Fennici*, **28**, 273-290
- CRÉGUT-BONNOURE E., 1992 a - Dynamics of Bovid migration in Western Europe during the Middle and the Late Pleistocene. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **153**, 177-185.
- CRÉGUT-BONNOURE E., 1992 b - Pleistocene tahr, ibexes and chamois of France. In F. Spitz, G. Janeau, G. Gonzalez & S. Aulanier (eds.), *Actes du Symposium international d'Étude des Ongulés sauvages Ongulés/Ungulates 91*. Toulouse, 1991, S.F.E.P.M.-I.R.G.M., Paris-Toulouse, 49-56.
- CRÉGUT-BONNOURE E., 1992 c - Les Caprinae (Mammalia, Bovidae) du Pléistocène d'Europe. Intérêt biostratigraphique, paléocologique et archéozoologique. *Mémoire de la Société géologique de France*, numéro spécial, **160**, 85-93.
- CRÉGUT-BONNOURE E., 1995 - Les grands mammifères. In A. Defleur & E. Crégut-Bonnoure (dir.), *Le gisement Paléolithique moyen de la grotte des Cèdres (Var)*. *Documents d'Archéologie française*, **49**, 54-142
- CRÉGUT-BONNOURE E., 1999 - Les petits Bovidae de Venta Micena (Orce, Espagne) et de Cueva Victoria (Murcia, Espagne). In J. Gibert, F. Sanchez, L. Gibert & F. Ribot (eds.), *The Hominid and their environment during the Lower and Middle Pleistocene of Eurasia*. Proceedings of the International Conference of Human Palaeontology, Orce, 1995, Museo de Prehistoria y Paleontología "J. Gibert" édit., Orce, 191-228.
- CRÉGUT-BONNOURE E., 2002 - *Les Ovipovini et Caprini (Mammalia, Artiodactyla, Bovidae, Caprinae) du Plio-Pléistocène d'Europe: systématique, évolution et biochronologie*. Thèse de Doctorat d'Etat, Université Claude Bernard Lyon I, 3 volumes, 415 p.
- CRÉGUT-BONNOURE E., 2006 a - Nouvelles données paléogéographiques et chronologiques sur les Caprinae (Mammalia, Bovidae) du Pléistocène moyen et supérieur d'Europe. In Homenaje a Jesús Altuna. *Munibe*, **57** (1), 205-219.
- CRÉGUT-BONNOURE E., 2006 b - European Ovipovini, Ovis, Caprini (Bovidae, Caprinae, Mammalia) from the Plio-Pleistocene: new interpretations. In R.D. Kahlke, L.C. Maul & P. Mazza (eds.), *Late Neogene and Quaternary biodiversity and evolution: Regional developments and interregional correlations*. 18th International Senckenberg Conference, VI International Paleontological Colloquium in Weimar, *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **256**, 139-158
- CRÉGUT-BONNOURE E., 2006 c - Apport des Caprinae et Antilopinae (Mammalia, Bovidae) à la biostratigraphie du Pliocène terminal et du Pléistocène d'Europe. *Quaternaire*, **18** (1), 73-97
- CRÉGUT-BONNOURE E., 2008 - Les Caprinae (tahr). In M.-H. Moncel (dir.), *Le site de Payre. Occupations humaines dans la vallée du Rhône à la fin du Pléistocène moyen et au début du Pléistocène supérieur*. *Mémoire de la Société Préhistorique Française*, **XLVI**, 78-86

- CRÉGUT-BONNOURE E., & BARYSHNIKOV G., 2005** - New results on the Caprini (Bovidae, Caprinae) from Caucasus Mountains. In E. Crégut-Bonnoure (dir.), *Les Ongulés holarctiques du Pliocène et du Pléistocène*. Actes Colloque International, Avignon, 19-22 septembre 2000, *Quaternaire*, hors-série, **2**, 145-159.
- CRÉGUT-BONNOURE E., & GUÉRIN C., 1996** - Famille des Bovidae. In C. Guérin & M. Patou-Mathis (eds.), *Les grands mammifères plio-pléistocènes d'Europe*. Masson édit., Paris, 62-106.
- CRÉGUT-BONNOURE E., & SPASSOV N., 2002** - *Hemitragus orientalis* nov. sp. (Mammalia, Artiodactyla, Bovidae): un nouveau taxon d'Europe orientale. *Paléobiologie*, **21** (2), 553-573
- CRÉGUT-BONNOURE E., & TSOUKALA E., 2005** - The Pleistocene Caprinae (Mammalia, Bovidae) from the Petralona Cave (Macedonia, Greece): new interpretation and biogeographical implications. In E. Crégut-Bonnoure (dir.), *Les ongulés holarctiques du Pliocène et du Pléistocène*. Actes colloque international Avignon, 10-22 septembre 2000. *Quaternaire*, hors-série, **2**, 161-178.
- DAXNER G., 1968** - Die Wildziegen (Bovidae, Mammalia) aus der Altquarthören Karstspalte von Hundsheim in Niederösterreich. *Berichte der Deutschen Gesellschaft für Geologische Wissenschaften*, **A**, **13** (3), 305-334.
- DELPECH F., 1988** - Les grands mammifères, à l'exception des Ursidés. In J.-P. Rigaud (dir.), *La grotte Vaufray. Mémoire de la Société Préhistorique Française*, **XIX**, 213-289.
- DELPECH F., & HEINTZ E., 1976** - Les Artiodactyles: Bovidés. In Lumley H. de (dir.), *La Préhistorique française*. C.N.R.S. édit., Paris, **I** (1), 386-394.
- FERNANDEZ P., 2006** - Etude paléontologique des ongulés du gisement moustérien du Bau de l'Aubesier (Vaucluse, France): morphométrie et contexte biochronologique. *Documents des laboratoires de Géologie de Lyon*, **161**, 1-231
- FERNANDEZ P., & CRÉGUT-BONNOURE E., 2007** - Les Caprinae (Rupicaprini, Ovibovini, Ovini et Caprini) de la séquence pléistocène de Kozarnika (Bulgarie du Nord): morphométrie, biochronologie et implications phylogéniques. *Revue de Paleobiologie*, **26** (2), 425-503
- GARRIDO ÁLVAREZ-COLO G., 2006** - *Paleontología sistemática de grandes mamíferos del yacimiento del Villafranquiense superior de Fonelas P-1 (Cuenca de Guadix, Granada)*. Thèse de Doctorat, Facultad de Ciencias Geológicas de la Universidad Complutense de Madrid, 72 p.
- GAUTHIER D., MARTINOT J.-P., CHOISY J.-P., MICHALET J., VILLARET J.-C., & FAURE E., 1991** - Le bouquetin des Alpes. *Revue Ecologique (Terre Vie)*, **6**, 233-275.
- GENTRY A.W., 2000** - The ruminant radiation In E.S. Vrba & G.B. Schaller (eds.), *Antelopes, Deer, and Relatives. Fossil Record, behavioral Ecology, Systematics and Conservation*. Yale University Press éd., New Haven & London, 11-25
- HARTL G.B., MENEGUZ P.G., APOLLONIO, M., MARCO-SANCHEZ I., NADLINGER K., & SUCHENTRUNK F., 1992** - Molecular systematics of ibex in Western Europe. *Congreso Internacional del Genero Capra en Europa*, Ronda, 21-26.
- LAVILLE H., PRAT F., & THIBAUT C., 1972** - Un gisement à faune du Pléistocène moyen: la grotte de l'Église à Cénac-et-Saint-Julien (Dordogne). *Quaternaria*, **XVI**, 71-119.
- LUMLEY H. de, ECHASSOUX A., BAILON S., CAUCHE D., MARCHI M.-P. de, DESCLAUX E., GUENNOUNI K. EI, KAHTIB S., LACOMBAT F., ROGER T., & VALENSI P. 2004** - *Le sol d'occupation acheuléen de l'unité archéostratigraphique UA 25 de la grotte du Lazaret, Nice, Alpes-Maritimes*. Edisud, Aix-en-Provence, 1-493
- LYDEKKER R., 1898** - *Wild oxen, sheep and goats of all lands, living and extinct*. British Museum (Natural History) éd., London, **XIV**, 318 p.
- MANCEAU V., CRAMPE J.-P., BOURSOT P. & TABERLET P., 1999** - Identification of evolutionary significant units in the Spanish Wild Goat, *Capra pyrenaica* (Mammalia, Artiodactyla) *Animal Conservation*, **2**, 33-39.
- MANCEAU V., DESPRÉS L., BOUVET J., & TABERLET P., 1999** - Systematics of the *Capra* genus inferred from mitochondrial DNA sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **13** (3), 504-510
- PAVLOW M., 1903** - *Études sur l'histoire paléontologique des Ongulés. VIII: Sélénodontes tertiaires de la Russie*. Moscou, 200-221
- PEREZ J.M., GRANADOS J.E., SORIGUER R.C., & RUIZ-MARTINEZ I., 1996** - Prevalence and seasonality of *Oestrus caucasicus* Grunin, 1948 (Diptera: Oestridae) parasitizing the spanish ibex, *Capra pyrenaica* (Mammalia, Artiodactyla). *Journal of Parasitology*, **82** (2), 233-236
- PIDANCIER N., JORDAN S., LUIKART G., & TABERLET P., 2006** - Evolutionary history of the genus *Capra* (Mammalia, Artiodactyla): Discordance between mitochondrial DNA and Y-chromosome phylogenies. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **40**, 739-749
- PILGRIM G.E., 1939** - The fossil Bovidae of India. *Palaeontologica Indica*, **XXVI** (1), 1-356
- RIVALS F., 2004** - *Les petits Bovidés pléistocènes dans le bassin méditerranéen et le Caucase. Étude paléontologique, taphonomique, archéozoologique et paléoécologique*. *British Archeological Report, International series*, Archeopress, Oxford, **1327**, 1-252.
- RIVALS F., & BLASCO R., 2008** - Presence of *Hemitragus* aff. *cedrensis* (Mammalia, Bovidae) in the Iberian Peninsula: Biochronological and biogeographical implications of its discovery at Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Comptes-Rendus Palevol*, **7**, 391-399
- ROPIQUET A., & HASSANIN A., 2005** - Molecular evidence for the polyphyly of the genus *Hemitragus*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **36**, 154-168
- SCHAFFER W.M., & REED C.A., 1972** - The co-evolution of social behavior and cranial morphology in sheep and goats. *Fieldiana Zoology*, **61** (1), 1-88