

Intérêt biostratigraphique de la morphologie dentaire de *Capra* (Mammalia, Bovidae)

Evelyne Crégut-Bonnoure

Crégut-Bonnoure, E., Muséum Requien 67, Rue Joseph-Vernet, 84000 Avignon, France

Received 6 February 1990, accepted 15 October 1990

Analysis of the morphology of the cheek teeth of *Capra* suggests that four fundamental types occur among some Late Pleistocene populations of Southern France. Two of these correspond to populations craniologically close to the *caucasica-cylindricornis* group and form part of the lineage leading towards *pyrenaica*: Portel and Bouxès. The other two succeed each other in time and correspond to the lineage towards *Capra ibex ibex*: Pêcheurs and Adaouste. In the *C. i. ibex* lineage, the third lower premolar and the third upper molar are the teeth that best register the evolutionary tendency of the group, which, in the Würmian, consists of an increase in the complexity of the lingual structure of the lower cheek teeth and a development of the metastylar “wing” of the upper M3. There is thus evidence of some geographic isolation in Provence in the final Würmian.

1. Introduction

Une étude morphométrique des genres *Capra* Linné, 1758 (le bouquetin) et *Hemitragus* Hodgson, 1841 (le tahr) est en cours de réalisation. Les premières analyses ont porté sur le squelette post-crânien. Elles ont mis en évidence d'intéressants critères de distinction, notamment au niveau des carpiens et tarsiens (Crégut-Bonnoure 1987, 1988). Pour chacun de ces genres, elles ont aussi conclu à une nette différence entre populations.

La poursuite des analyses vient de permettre la mise en évidence d'au moins deux espèces

différentes de tahr au Pléistocène moyen (Crégut-Bonnoure 1989, Defleur et al. 1989a, Defleur & Crégut-Bonnoure, sous-pressé). Pour le bouquetin, l'examen de plusieurs populations d'âge würmien confirme la grande variabilité non seulement des proportions du squelette post-crânien mais aussi de la morphologie dentaire. Parmi les jugales, la 3° prémolaires inférieure et la 3° molaire supérieure, à un degré moindre la 4° prémolaires et les deux premières molaires inférieures, sont les dents qui présentent le plus de différences morphologiques entre populations.

2. Les populations pléistocènes et holocènes étudiées

Les populations examinées proviennent des 40 gisements suivants:

- Abri de Chinchon 1 (Saumanes, Vaucluse), Würm récent (Paccard 1964).
- Abri des Pêcheurs (Casteljau, Ardèche), Würm ancien (Lhomme 1979; Debard 1988).
- Abri des Peyruges (Orniac, Lot), Würm récent (Fouilles Allard, inédit).
- Abri Moula (Soyons, Ardèche), Würm ancien (Crégut-Bonnoure & Guérin 1986).
- Abri Soubeyras (Ménerbes, Vaucluse), Würm récent (Paccard 1956).
- Baume des Peyrards, collection Deydier (Buoux, Vaucluse), Würm ancien (de Lumley 1969).
- Baume d'Oullins (Labastide de Virac, Ardèche), Würm récent (Bazile et al. 1982).
- Baume Périgaud (Tourrette-les-Vens, Alpes-Maritimes), Würm récent (Onoratini 1982).
- Caunho de Montségur (Montségur, Ariège), Holocène (Pales 1976–77 1981).
- Grotte Bayol ou grotte de Collias (Collias, Gard), Würm récent (Bayol 1933).
- Grotte d'Aldène (Cessero, Hérault), Riss (Barral & Simone 1976).
- Grotte de l'Adaouste (Jouques, Bouches-du-Rhône), Würm ancien et Würm récent (Onoratini & Crégut-Bonnoure 1988, Defleur et al. 1989 b).
- Grotte de Belvis (Belvis, Aude), Würm récent (Sacchi 1974–76).
- Grotte de Bouxès (La-Roque-Sainte-Marguerite, Aveyron), Würm ancien (Fouilles Tavoso, inédit).
- Grotte de Gazel (Sallèles-Cabardès, Aude), Würm récent (Sacchi 1974–76).
- Grotte de La Balauzière (Vers, Gard), Würm ancien (Bonifay 1966).
- Grotte de La Baume-Longue (Dions, Gard), Würm ancien (Gagnière & Germand 1930, Crégut-Bonnoure & Gagnière 1989).
- Grotte de La Montagne (Sénas, Bouches-du-Rhône), Holocène (Onoratini 1982).
- Grotte de La Rainaude (Le Muy, Var), Würm récent (Onoratini 1982).
- Grotte de La Salpêtrière (Rémoulins, Gard), Würm récent (Bazile et al. 1982).
- Grotte de La Sartanette (Dions, Gard), Würm ancien (Fouilles Bonnet 1945).
- Grotte de La Vache (Aillat, Ariège) Würm récent (vu en partie, Koby 1958).
- Grotte de La Vacheresse (Vallon-Pont-d'Arc, Ardèche) Würm ancien final (Fouilles Defleur, inédit).
- Grotte de l'Observatoire (Monaco), Riss, Würm ancien et récent (Boule & de Villeneuve 1927, Barral 1976).
- Grotte de Malarnaud (Montsérone, Ariège), Würm récent (Pales 1976–77 1981, Clot & Duranthon 1990).

- Grotte de Mialet (Alès, Gard), Würm ancien probable (Bourdier 1961, de Lumley 1969).
- Grotte de Padern (Tuchan, Aude), Würm récent (Collection Barnier, inédit).
- Grotte de Rigabe (Artigues, Var), Riss et Würm ancien (Bonifay 1965, Escalon de Fonton & de Lumley 1960).
- Grotte de Roquefure (Bonnieux, Vaucluse), Würm récent (Paccard 1963).
- Grotte de Saint-Marcel-d'Ardèche (Bidon, Ardèche), Würm ancien (Debard 1988, Debard et al. 1986).
- Grotte de Soulabé (Montsérone, Ariège), Würm récent (Pales 1976–77, 1981).
- Grotte de Vallescure (Saumanes, Vaucluse), Würm ancien (Gagnière & Germand 1934, de Lumley 1969).
- Grotte des Cèdres (Le Plan d'Aups, Var), Mésolithique (Crégut-Bonnoure 1989, Defleur et al. 1989a, Defleur & Crégut-Bonnoure, sous-presses).
- Grotte des Espélugues (Lourdes, Hautes-Pyrénées), Würm récent (Omnes et al. 1980).
- Grotte des Gras (Escagnolles, Var), Würm récent (Fouilles Fromaget, inédit).
- Grotte d'Unang (Mallemort, Vaucluse), Würm récent et Holocène (Paccard 1954).
- Grotte du Figuier (Saint-Martin-d'Ardèche, Ardèche), Würm ancien et récent (Combié 1967).
- Grotte du Prince (Grimaldi, Italie), Riss (Simone 1968–69).
- Grotte du Saut-du-Loup ou Abri Dumas (Bidon, Ardèche), Würm récent (Gilles 1976).
- Grotte du Portel (Loubens, Ariège), Würm ancien (Gardeisen 1988, Pales 1981).

3. Description des morphotypes dentaires

En fonction de ces populations, 4 morphotypes dentaires peuvent être décrits à partir de la structure de la face linguale des jugales inférieures (P_3 , P_4 , M_1 , M_2) et de celle de la face vestibulaire de la M^3 . Chacun d'entre eux est désigné par le nom du gisement où il a été reconnu la première fois et où il est le mieux figuré.

3.1. Type Le Portel, niveaux würmiens anciens à industrie moustérienne

La P_3 a une vallée linguale à sillon mésial profond en bordure du métaconide (Fig. 1a, b, Fig. 2a–c). La face mésiale est plutôt étroite et la face distale est élargie: en vue occlusale la face linguale est donc assez oblique vers l'arrière. Le métaconide est dilaté en colonnette dans son tiers supérieur

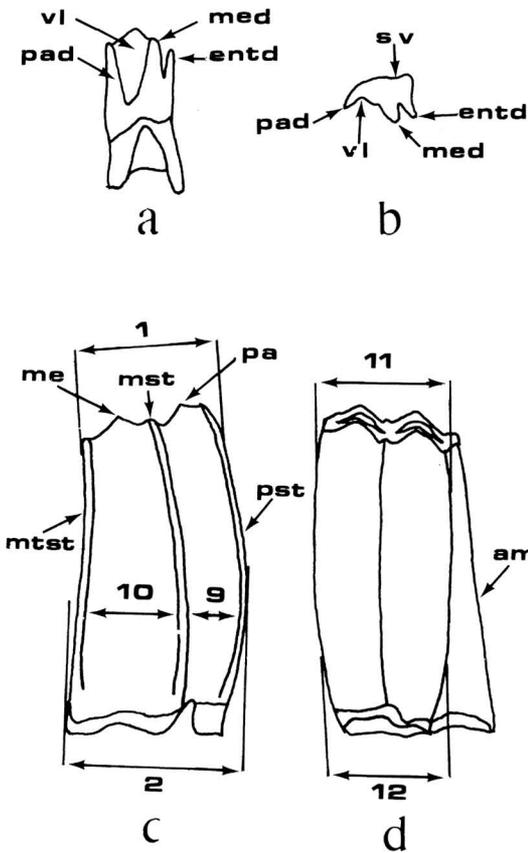


Fig. 1. P_3 (a, vue linguale; b, vue occlusale) et M^3 (c, vue vestibulaire; d, vue linguale) de *Capra*. — Nomenclature et référence des mesures. pad: paraconide, vl: vallée linguale, med: métaconide, entd: entoconide, sv: sillon vestibulaire, pst: parastyle, mst: mésostyle, mtst: métastyle, am: aile métastylaire; pa: paracône, me: métacône.

sur les spécimens peu usés (Fig. 2a, b). En vue occlusale, il forme une petite boucle dont l'axe vestibulo-lingual est perpendiculaire à l'axe antéro-postérieur de la dent. Il est bordé distalement par une étroite vallée remplie de ciment. Vers la base, la dilatation est absente et le métaconide, réuni à l'entoconide, forme une surface plane et oblique vers l'intérieur et le milieu de la dent (Fig. 2c). Le sillon vestibulaire est étroit, mal différencié.

Sur la P_3 , la dilatation du paraconide est plus importante au sommet de la couronne. Aucune

dilatation de l'entoconide n'a été observée: la partie postérieure de la face vestibulo-distale est nettement en creux, mettant ainsi en relief le pli de l'entostylide.

La M_1 et la M_2 ont des conides peu dilatés, étroits, encadrant une vallée médiane large.

La M^3 a des styles étroits et des surfaces interstylières de largeur sub-égale (Fig. 1c, d, 3a-c). En vue vestibulaire et en vue linguale, le métastyle est sub-vertical à peu oblique (Fig. 3, 4a-c).

3.2 Type Bouxès, niveaux würmiens anciens probables

La P_3 a une vallée linguale présentant un sillon mésial profond en bordure du paraconide. La partie distale de la face linguale est mal différenciée: le métaconide, peu dilaté, est réuni à l'entoconide pour former une surface oblique vers l'avant et l'extérieur de la dent (Fig. 1a, b, 2e-j). Le paraconide tend à se courber vers l'arrière dans son tiers supérieur (échantillons non usés) et l'entoconide est nettement saillant. En vue occlusale, le paraconide et l'entoconide sont pratiquement au même niveau. Sur les dents peu usées, le métaconide, dans son tiers supérieur, peut occasionnellement se dilater formant alors une colonnette très peu saillante: une petite boucle occlusale est visible (Fig. 2g). Le sillon vestibulaire est étroit, rarement élargi.

La P_4 a un paraconide bien dilaté sur toute sa hauteur. L'entoconide est dilaté sur plus de sa moitié supérieure: seule la base de la face vestibulo-linguale est en creux. Le parastylide est très saillant.

La M^3 a des styles saillants (Fig. 1c, d, 3e-j). Le parastyle est très épais, surtout à la base. Les surfaces interstylières ont une largeur presque sub-égale et la surface interstylière distale s'inscrit dans un rectangle. En vue vestibulaire, le métastyle est sub-vertical tout le long de son développement et s'épaissit fortement à la base où il est parfois dédoublé (Fig. 3g, h). En vue linguale, il demeure sub-vertical dans ses deux tiers supérieurs, ne s'élargissant que vers la base pour former une "aile" peu saillante (Fig. 4e-j). En vue distale, il est sub-rectiligne et très épais.

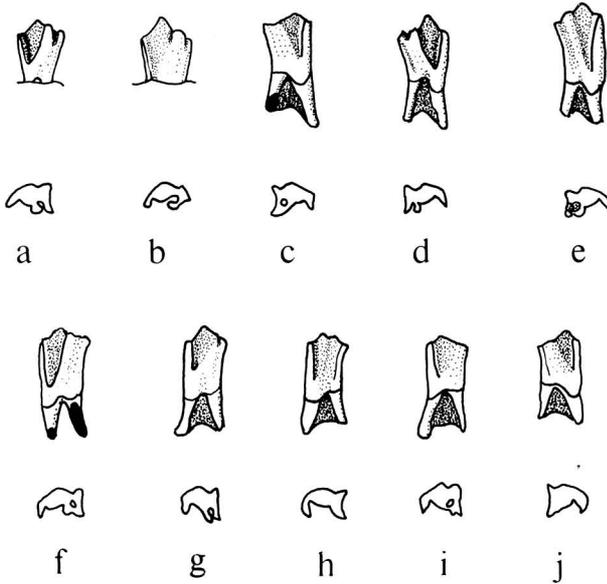


Fig. 2. P_3 de la lignée *Capra pyrenaica*, morphotypes du Portel et de Bouxès. Vues linguales et occlusales. Echelle en cm. — a à c: Le Portel, Coll. J. Vézian: a: F8 4,50-0,35, b: F1 4,70-1,70-3,50, c: G 4,20-1,25-3,73 — d: Saint-Marcel d'Ardèche, Coll. R. Gilles: U C2 557 — e à j: Bouxès, Coll. Musée Millau: e: 21, f: zone B, G: D4 CO, h: zone A-1, i: zone A-2, j: zone A-3

3.3. Type des Pêcheurs, niveaux würmiens anciens à industrie moustérienne

La P_3 a une vallée linguale en V très net, profonde à très profonde (Fig. 1a, b, 5a-d). Le paraconide est antérieurement large et il est réuni à la base du métaconide pour former la pointe aiguë du V. Ils surplombent la vallée par un rebord très dégagé. Sur les dents non usées, le métaconide peut-être légèrement dilaté dans son tiers supérieur, formant une ébauche de colonne. Sur les exemplaires plus abrasés, le métaconide est à peine dilaté et pratiquement solidaire de l'entoconide formant ainsi une surface plane et sub-verticale. En vue occlusale, le paraconide et le métaconide sont le plus souvent au même niveau. Le sillon vestibulaire est large à très large.

La P_4 et les molaires inférieures ont une morphologie identique à celle du morphotype Bouxès.

La M^3 a un parastyle rarement épais et un métastyle rarement saillant (Fig. 1c, d, 6a-f). La surface interstylienne distale est plus élargie que la mésiale dans son tiers inférieur. En vue vestibulaire, le métastyle est très légèrement divergent vers la base (Fig. 6a-f). En vue linguale, il est oblique dans sa moitié supérieure puis s'élargit nettement vers la base, pouvant former une aile très saillante (Fig. 7a-f). En vue distale, il est

plutôt étroit, le plus souvent rectiligne mais parfois sinueux à la base.

3.4. Type Adaouste, niveaux würmiens récents à industrie magdalénienne

La P_3 a une vallée linguale bordée antérieurement par un paraconide ouvert vers l'avant et postérieurement par un métaconide très dilaté (Fig. 1a, b, 5m-p). Sur les échantillons non usés, il forme une colonne très dégagée de la surface linguale presque sur la moitié de son développement (Fig. 5p). Vers la base, il peut s'infléchir légèrement vers l'avant: le bord distal de la vallée est alors coudé. Le métaconide est séparé de l'entoconide par une deuxième vallée, en forme de sillon étroit et profond, sans ciment. Au niveau occlusal, le métaconide dessine donc une boucle très nette dont l'axe vestibulo-lingual est oblique vers l'arrière. La partie postérieure de la surface linguale est sub-verticale, le bord lingual du métaconide étant au même niveau que celui de l'entoconide alors que le paraconide, peu courbé, est en position plus interne.

La P_4 et les molaires inférieures ont des conides bien dilatés et élargis. Sur les molaires, la vallée médiane qu'ils encadrent est de ce fait étroite. Les styliques sont peu saillants.

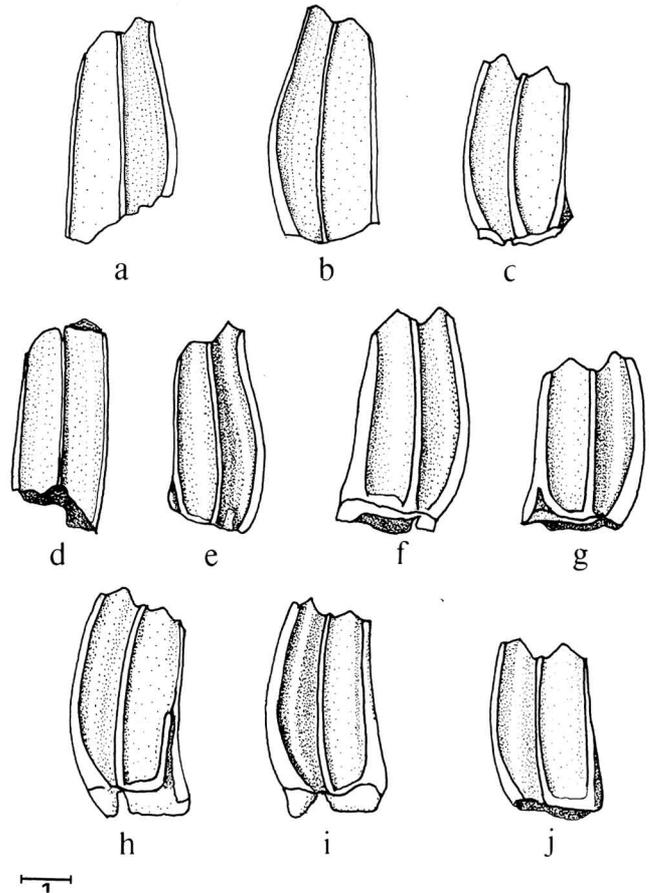


Fig. 3. M^3 de la lignée *Capra pyrenaica*, morphotypes du Portel et de Bouxès. Vues vestibulaires. Echelle en cm. — a à c: Le Portel, coll. J. Vézian: a: F2 3,34-0,28-3,19, b: F3 3,60-0,95,3,60, c: B1 — d: Saint-Marcel d'Ardèche, coll. R. Gilles, U C2 468 — e à j: Bouxès, coll. Musée de Millau: e: IV, f: Zone A-1, g: III, h: zone A-2, i: sous-plancher, j: VII.

La M^3 a un parastyle et un métastyle plutôt étroits et très peu saillants (Fig. 1c, d, 8a-f). La surface interstylière distale est plus large que la mésiale. L'élargissement est régulier depuis la face occlusale jusque vers la base. En vue vestibulaire, le métastyle est plutôt oblique vers le bas (Fig. 8a-f). En vue linguale, il forme de la face occlusale vers la base une aile, parfois très importante, qui s'élargit régulièrement (Fig. 9a-f).

A la différence des morphotypes précédents, 5 des 6 héli-mandibules complètes sont dépourvues de P_2 .

4. Analyse de morphotypes

4.1. Le Portel et Bouxès

Ces deux premiers morphotypes dentaires sont associés à des restes crâniens interprétés ici

comme des formes archaïques de la lignée *pyrenaica*.

Au Portel, un massacre présente deux chevilles osseuses. Elles sont aussi puissantes que celles des mâles de *Capra i. ibex*. Elles en diffèrent par leur implantation oblique par rapport au plan frontal (le bord externe de la face antérieure est en position plus antérieure que le bord interne), leur fort écartement basal et leur importante divergence vers l'extérieur: l'angle de divergence, "pris du sommet du frontal, les côtés de l'angle étant tangents au bord médial de chaque cheville" (Pales 1976-77:80), est de 76° . La face interne des chevilles est convexe et l'externe concave. Leur courbure vers l'extérieur se situe dans un seul plan. A la différence de *C. pyrenaica* actuel et sub-fossile, la divergence est plus importante, la partie supérieure subsistante ne semble pas s'incurver vers l'arrière et l'intérieur et la section des chevilles est sub-triangulaire (Fig. 10a).

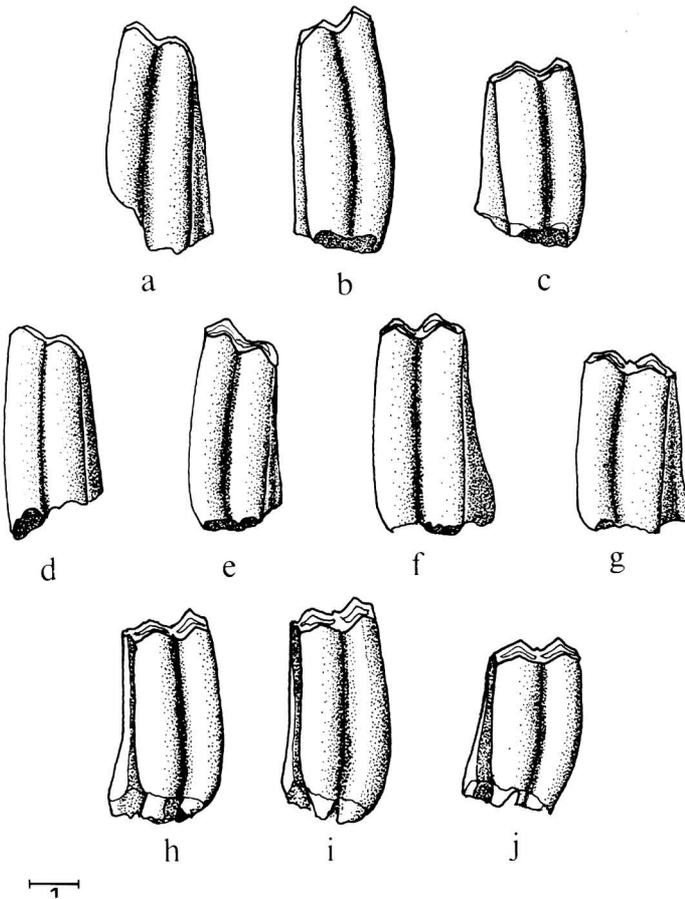


Fig. 4. M³ de la lignée *Capra pyrenaica*, morphotypes du Portel et de Bouxès. Vues linguales. Echelle en cm. Mêmes spécimens que ceux de la Fig. 3.

Comme Pales l'avait souligné (1981), la morphologie crânienne de l'individu du Portel est proche de celle du bouquetin würmien de Soulabé qui a été rapproché du bouquetin du Caucase Oriental ou Tour, *C. i. cylindricornis* (Pales 1976–77). La seule différence que l'on peut noter concerne la section des chevilles qui est plus arrondie sur les deux spécimens de Soulabé (Fig. 10b). L'étude d'une dizaine de crânes actuels de bouquetin du Caucase Occidental, *C. i. caucasica*, et de deux crânes de *C. i. cylindricornis*, montre d'intéressantes analogies entre ces espèces et ces spécimens fossiles, notamment en ce qui concerne leur section (Fig. 10d), l'implantation oblique des chevilles, leur divergence et leur courbure dans un seul plan. Les individus du Portel et de Soulabé peuvent être sûrement rattachés au groupe des bouquetins de type *caucasica-cylindricornis*. Pour l'instant le nombre réduit de crânes actuels examinés ne permet pas de préciser

leur position au sein de ce groupe. Il faut noter que les caractères crâniens observés distinguent ces crânes de ceux du bouquetin de Sibérie, *C. i. sibirica*, chez qui les chevilles des 18 crânes examinés sont sub-rectilignes, ont une face antérieure dans le plan frontal, une section très triangulaire et des carènes sur les bords de la face antérieure: l'hypothèse avancée sur une éventuelle filiation du bouquetin de Soulabé avec cette espèce peut donc être réfutée (Pales 1976–77). L'arrondissement de la section de la cheville de ce même bouquetin par rapport à celui du Portel (Fig. 10b), chronologiquement plus ancien, et la position très antérieure du bord latéral de la face antérieure sur ces deux spécimens autorise à envisager leur filiation avec *C. pyrenaica*: du Würm ancien (Le Portel, Würm I ou II) au début du Würm récent (Soulabé, Würm III) la face antérieure des chevilles s'arrondit nettement (Fig. 10a, b). Chez *C. pyrenaica*, à la fin du Würm

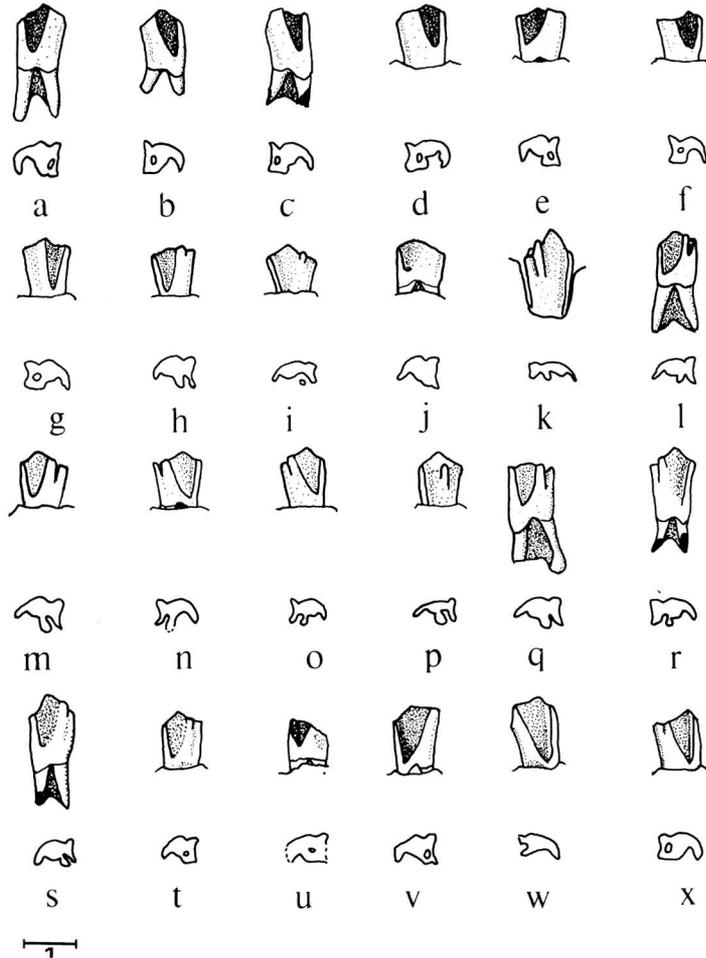


Fig. 5. P_3 de la lignée *Capra i. ibex*, morphotypes des Pêcheurs et de l'Adaouste. Vues linguales et occlusales. Echelle en cm. — a à d: Les Pêcheurs, coll. G. Lhomme: a: Pech D10, b: Pech 82 D10 437, c: Pech 81 D10 428, d: Pech 81 D10 402 — e & f: Baume des Peyrards, coll. Deydier, Muséum Requier, Avignon: e & f: couche 4 — g à j: Grotte Bayol, g: Cls 44 Don Bayol, Faculté des Sciences, Lyon I, h & i: coll. Bayol, Muséum de Nîmes (sans n° d'inventaire), j: Coll. Gagnière, Don Bayol, Muséum Requier, Avignon — k: Baume Périgaud, coll. G. Onoratini, C4 — l: Baume des Peyrards, coll. M. Deydier, Muséum Requier, Avignon, couche 4 — m à p: Adaouste, coll. G. Onoratini: m: A17 F20, n: A17 F21 8 C17 Deca, o: A17 F20, p: A17 A F20. — q: Chinchon 1, coll. M. Paccard, Muséum Requier, Avignon, niveau C. — r: Baume d'Oullins, coll. F. Bazile, Laboratoire de Préhistoire, Vauvert, E10 C9 — s & t: Unang, coll. M. Paccard, Muséum Requier, Avignon, s: CC1, t: EMB — u: brèche du Prince, Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco, Br2 86 673 — v à x: Observatoire, Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco: v: 2127, w: 2140, x: 2081.

récent et à l'Holocène (Les Espéluges, Padern, Montségur, Lourdes, Bagnères-de-Luchon), la section des chevilles devient ovale et la face antérieure, étroite, est courbe (Fig. 10e, f). Le passage des formes du Portel-Soulabé à *C. pyrenaica* semble s'être effectué par un redressement des chevilles réduisant l'importance de

leur divergence, l'apparition d'une courbure des pointes vers l'intérieur et l'arrière, un arrondissement de la section des chevilles s'accompagnant d'une réduction de leur volume et du développement du bord externe de la face antérieure au détriment du bord interne. Cette hypothèse paraît justifiée par l'étude du crâne de Malarnaud, qui

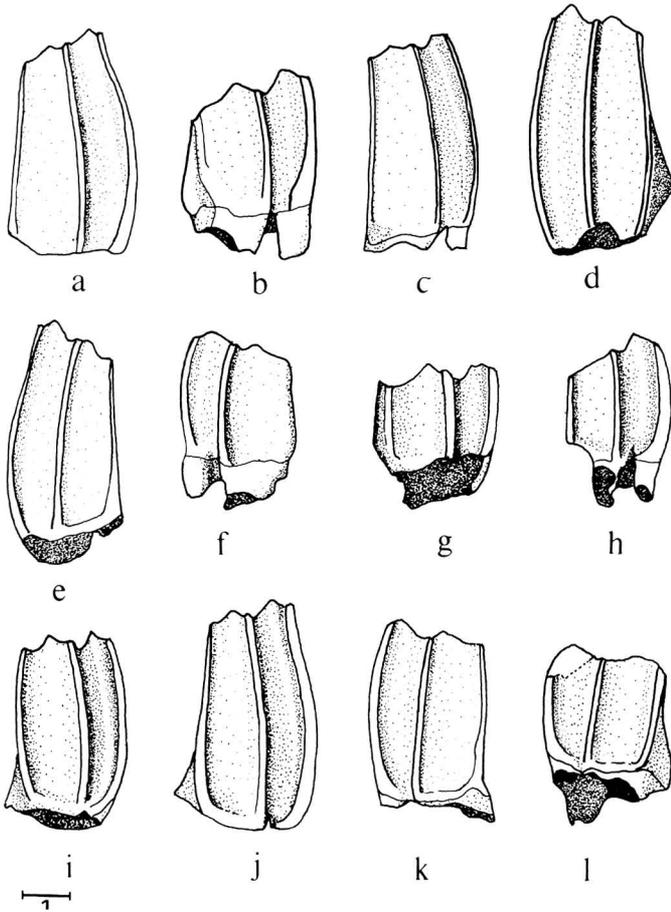


Fig. 6. M^3 de la lignée *Capra i. ibex*, morphotypes des Pêcheurs. Vues vestibulaires. Echelle en cm. — a à f: Les Pêcheurs, coll. G. Lhomme: a: Pech D10 Z420, b: Pech 82 D10 Z430, c: Pech 78 D9 Z430, d: Pech 86 D10-E10 Z380-420, e: Pech 78 D9 Z420-430 122, f: Pech 78 D9 Z430 — g & h: Saint-Marcel-d'Ardèche, coll. R. Gilles: g: I D3 686, h: F F2 74 — i: La Sartanette, coll. A. Bonnet, Muséum de Nîmes, T60 28-VII-1941 — j: grotte Bayol, coll. Bayol, Muséum de Nîmes, 3 — k & l: la Salpêtrière, coll. F. Bazile, Laboratoire de Préhistoire, Vauvert, k: Salp.78 P3 C6b 1547, l: Salp.75 N3 C5b 324.

pourrait être légèrement plus récent que celui de Soulabé. La section des chevilles osseuses est assez proche du type *pyrenaica* (Fig. 10c) mais elles sont plus écartées à leur base, l'angle de divergence étant de 66° , ce qui les rapproche des crânes du Portel (angle de divergence de 76°) et de Soulabé (angle de divergence 66° et 76° ; Pales 1976-77). Chez *C. pyrenaica* les chevilles sont très rapprochées à leur base (angle de divergence variant de 43° à 45° pour 5 spécimens actuels et sub-actuels).

A Bouxès, le matériel dentaire est associé à deux restes crâniens incomplets et à la partie supérieure d'une cheville osseuse fragmentaire. La face antérieure de ce spécimen est légèrement bombée et la section est plutôt triangulaire. La face externe est nettement concave. Ces caractéristiques permettent un rapprochement avec les individus du Portel.

L'hypothèse d'appartenance des morphotypes dentaires du Portel et de Bouxès à des formes de la lignée *pyrenaica* est confirmée par l'analyse des populations magdaléniennes des sites pyrénéens de Gazel (couche 7 du Magdalénien IV datée de $15\ 070\ \text{BP} \pm 270$, Sacchi 1974), de Belvis (couche 3 du magdalénien VI datée de $12\ 270 \pm 280\ \text{BP}$, Sacchi 1974-76) et de La Vache (Magdalénien VI, Koby 1957-58). Les P_3 se révèlent identiques à celles de Bouxès avec comme unique différence une face disto-linguale un peu moins oblique vers l'intérieur et le milieu de la dent. Les M^3 de Belvis et de La Vache, les plus récentes, ne diffèrent de celles du Portel et de Bouxès que par l'élargissement basal légèrement plus important de l'aile métastylaire. Le diagramme des rapports de la figure 11 précise que les populations du Portel et de Bouxès ont des M^3 de proportions voisines qui sont plus

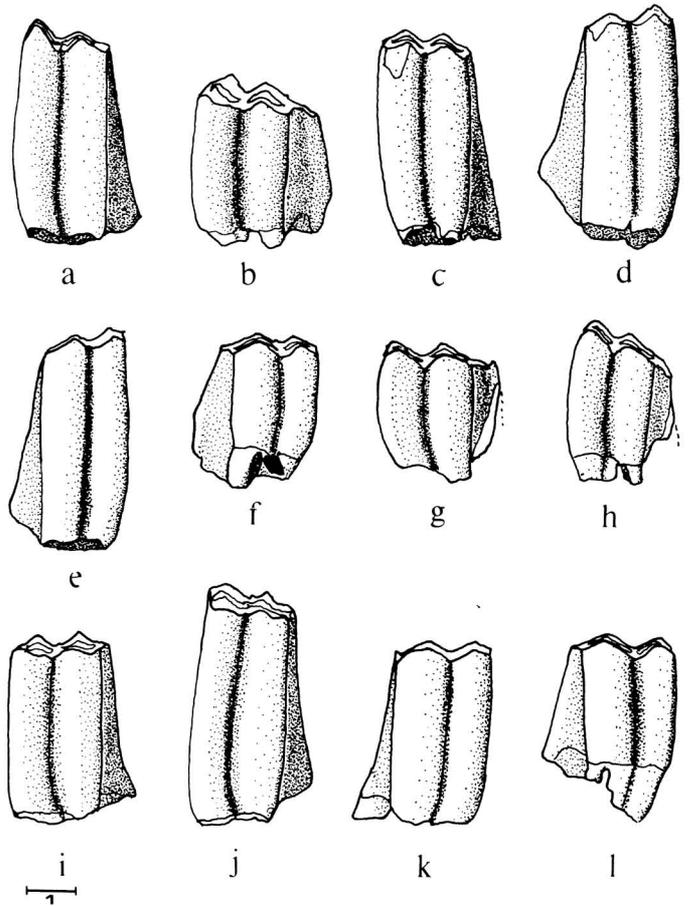


Fig. 7. M³ de la lignée *Capra i. ibex*, morphotype des Pêcheurs. Vues linguales. Echelle en cm. Mêmes spécimens que ceux de la Fig. 6.

petites que celles du bouquetin pyrénéen de Belvis. Elles paraissent plus étroites à la base (paramètres 2, 12, Fig. 1c, d). A Belvis, l'élargissement de la couronne s'accompagne du développement de la base des lobes et de la surface interstylière distale (paramètres 12, 10). Enfin, la surface interstylière distale de la population de Bouxès paraît nettement plus étroite que celle du Portel et de Belvis (Fig. 11, paramètre 10). Cette étroitesse est la conséquence du fort épaissement basal du métastyle.

Actuellement, le morphotype du Portel n'a été reconnu que dans la couche U de Saint-Marcel-d'Ardèche, datée de l'extrême début du Würm I (Debard 1988, Fig. 2-4d). Aucun site n'a encore livré de matériel identique à celui de Bouxès même si ceux de Belvis, Gazel et La Vache présentent quelques analogies. Malgré l'absence de datation absolue et d'industrie, l'âge

de Bouxès peut être estimé par la faune associée. Elle se compose de *Canis lupus*, *Gulo spelaeus*, *Meles meles*, *Martes* sp., *Mustela nivalis*, *Ursus arctos*, *Oryctolagus cuniculus*, *Lepus* sp. (détermination E. Crégut-Bonnoure) ainsi que de *Apodemus sylvaticus*, *Glis glis*, *Microtus* sp., *Rhinolophus ferrumequinum*, *Barbastella barbastella* (détermination P. Mein) et de *Pyrhcorax graculus*, *Columba* cf. *oenas* (détermination C. Mourer-Chauviré). Il s'agit d'une association typiquement würmienne. D'après les proportions de la canine supérieure du loup (*C. lupus*, 12,6 mm de longueur au collet pour une largeur de 10,0 mm), intermédiaires entre celles des loups du Pléistocène moyen et du Würmien récent tel celui de Jaurens (Nespouls, Corrèze, Ballesio 1979), la faune de Bouxès pourrait dater du Würm II. Bien évidemment cette attribution chronologique devra être confirmée. En conséquence la succes-

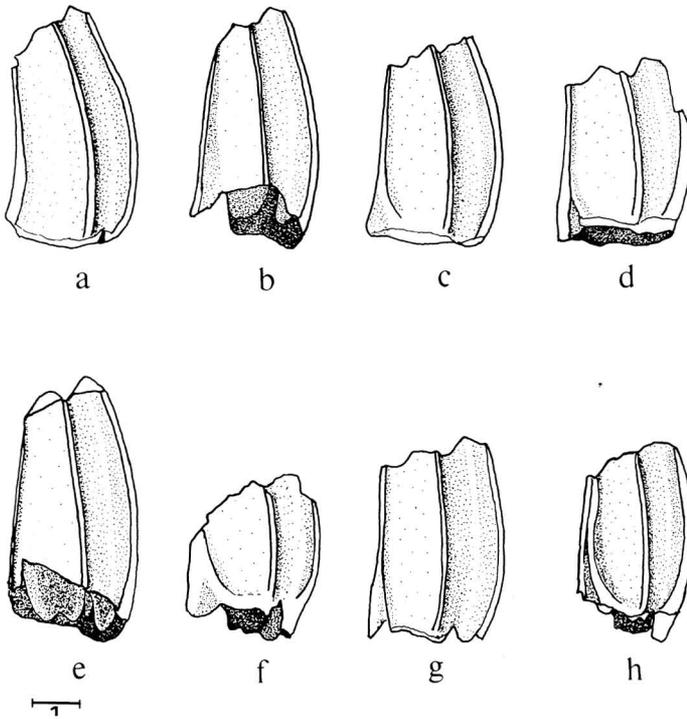


Fig. 8. M^3 de la lignée *Capra i. ibex*, morphotype de l'Adaouste. Vues vestibulaires. Echelle en cm. — a à d: Adaouste, a à e, coll. G. Onorati et e & f, coll. M. Escalon de Fonton, Muséum Longchamp, Marseille: a: A15 5, b: A17 2, c: A17 1, d: A17 F21. — e: A17 4. — f: A12 6. — g: Soubeyras, coll. M. Paccard, Muséum Requien, Avignon, Foyer 3. — h: Unang, coll. M. Paccard, Muséum Requien, Avignon, Foyer 5.

sion des types du Portel-Bouxès est hypothétique. Dans l'éventualité où le type du Portel précède bien celui de Bouxès, on assisterait à la disparition du métaconide de la P_3 . Exprimé sous forme de colonnette dans le tiers supérieur de la couronne des spécimens peu usés du Würm ancien (Le Portel, Saint-Marcel-d'Ardèche couche U), le métaconide n'est plus dilaté qu'à l'extrême partie supérieure des P_3 non usées des populations de Bouxès, de Belvis, de Gazel et de la Vache, ces trois dernières datant du Würm IV. Parallèlement, la partie arrière de la P_3 tend à s'amincir tandis que le paraconide s'épaissit. La tendance à la disparition du métaconide pourrait être d'ordre spécifique. Cette hypothèse est étayée par l'analyse de photographies, aimablement communiquées par P. Fandos, des P_3 de bouquetins pyrénéens actuels des populations de Cazorla (*Capra pyrenaica hispanica*) et de la Sierra de Gredos (*C. pyrenaica victoriae*). Le métaconide

peut soit être totalement absent soit former une colonnette à l'extrémité supérieure de la couronne. Au niveau de la P_4 des matériaux fossiles, la dilatation du paraconide et du métaconide se propage du sommet vers la base de la couronne. Peu de changements s'observent au niveau de la M^3 : les styles s'épaississent et l'aile métastylaire semble s'élargir à la base dans les populations magdaléniennes.

Le type du Portel est donc interprété comme une forme affine des bouquetins du Caucase (groupe *caucasica-cylindricornis*) à l'origine de la lignée menant à *C. pyrenaica*. Il semble caractériser l'extrême base de la période würmienne. Le morphotype de Bouxès, n'a pu être encore daté avec beaucoup de précision mais correspond à cette même lignée. Aucune population des gisements dont j'ai révisé le matériel et qui se situent à l'Est du Rhône ne se rattache à cet ensemble morphologiquement homogène.

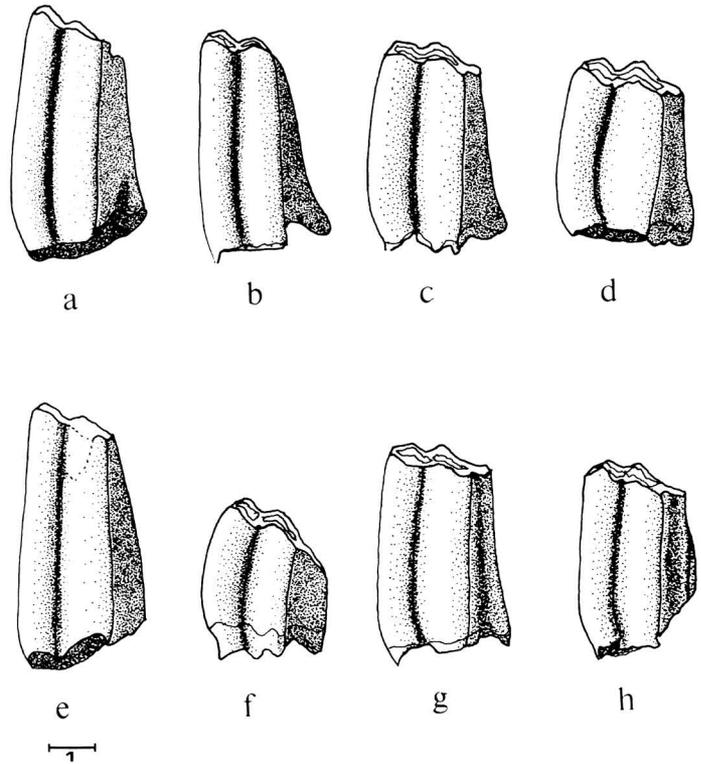


Fig. 9. M³ de la lignée *Capra i. ibex*, morphotype de l'Adaouste. Vues linguales. Echelle en cm. Mêmes spécimens que ceux de la Fig. 8.

4.2. Les Pêcheurs et l'Adaouste

Les morphotypes des Pêcheurs et de l'Adaouste sont associés à des fragments crâniens de type *Capra i. ibex* (= type alpin).

Aux Pêcheurs un crâne est muni de ses chevilles. Celles-ci sont sub-rectilignes, à face externe bombée et à face interne plane. Ce spécimen correspond à une femelle de type alpin.

À l'Adaouste les chevilles osseuses ($n = 5$) sont toutes rectilignes. La face interne est plane et son bord antérieur, dans le tiers supérieur, forme une légère arête. La face externe est nettement bombée. Trois de ces pièces correspondent à des femelles de la lignée alpine, les deux autres à de jeunes mâles.

Le matériel des Pêcheurs provient de niveaux situés entre -4 m et -6 m datés du Moustérien final d'âge antérieur à 31 000 BP (Evin et al. 1985). Un morphotype dentaire très proche s'observe dans les niveaux moustériens de l'Abri

Moula datés de $33\ 200 \pm 1500$ BP (Crégut-Bonnoure & Guérin 1986), dans les couches F, I et J de saint-Marcel-d'Ardèche correspondant, d'après la faune et l'industrie associées, à une phase très tempérée du Würmien ancien (détermination Crégut-Bonnoure; Debard et al. 1986, Debard 1988), (Fig. 6, 7g, h) ainsi que dans quelques gisements vauclusiens de même âge: Vallescure, Baume des Peyrards (couche 4 des fouilles M. Deydier d'âge Würm II; Fig. 5e, f).

Dans le site de La Sartanette, les M³ ne montrent aucune différence notable avec celles des Pêcheurs (Tabl. 1, 2, 3, 4, Fig. 6, 7i). Cette analogie est nette sur le diagramme des rapports de la figure 12. De même, à la grotte Bayol, dont certains niveaux ont fourni de l'industrie aurignacienne et des crânes aux chevilles osseuses de type *C. i. ibex* (Bayol 1933), les M³ ont une morphologie et des dimensions presque identiques à celles des Pêcheurs (Tabl. 1, 3, 4, Fig. 6, 7j).

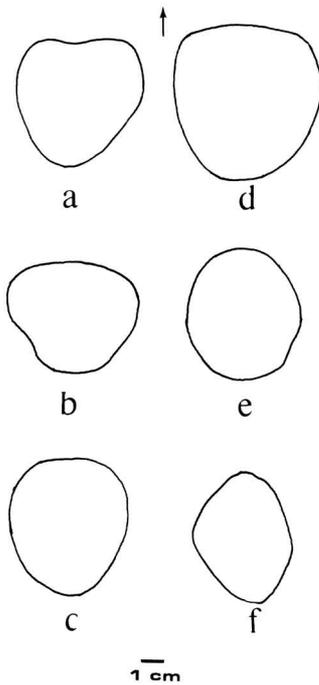


Fig. 10. Section basale des chevilles osseuses des bouquetins affines du groupe *Capra caucasica-cylindricornis* et du groupe *pyrenaica*. La flèche indique l'avant. Echelle: 1 cm. — a: Le Portel, coll. Vézian, mâle, cheville droite, b: Soulabé, Coll. L. Pales, Laboratoire de Préhistoire de Montséron, mâle, cheville droite (d'après Pales, 1976-77), c: Malarnaud, coll. E. Harlé, Muséum de Bordeaux, mâle, cheville gauche, d: *C. caucasica*, actuel, coll. Naturhistorische Museum, Wien, mâle, côté droit, e: *C. pyrenaica pyrenaica*, sub-actuel, Musée de Lourdes, cheville droite, f: *C. pyrenaica pyrenaica*, actuel, Bagnères-de-Luchon (Haute-Garonne), Muséum de Toulouse, cheville gauche.

Toutefois, les proportions sont légèrement différentes (Fig. 12, axe 0). En effet dans certains gisements post-moustériens examinés, les jugales, notamment la P_3 , ont une morphologie intermédiaire entre le morphotype des Pêcheurs et celui de l'Adaouste. Ainsi à Bayol, dans la couche 3 du site de La Vacheresse (Defleur, inédit) et dans les niveaux du Gravettien supérieur de la Baume Périgaud (Onoratini 1982), les P_3 non usées présentent toutes un métaconide plus dilaté que sur les spécimens des Pêcheurs. Il est

différencié en fine colonnette dans l'extrême partie supérieure de la couronne (Grotte Bayol, Fig. 5g-j) où dans son tiers supérieur (La Vacheresse, Baume Périgaud, Fig. 5k). Dans le niveau du Salpêtrien ancien de La Salpêtrière (couche 6 b), les M^3 ont une morphologie de type Pêcheurs (Fig. 6, 7k, l) alors que l'unique P_3 du niveau a une morphologie intermédiaire entre celle des spécimens de Bayol et de la Baume d'Oullins. En effet, dans les niveaux du Solutréen supérieur de ce dernier site (niveau d daté de $20\,920 \pm 350$ BP, Bazile et al. 1982), la P_3 présente un métaconide isolé en colonnette (Fig. 5r). La boucle occlusale est aussi nette que celle des P_3 de

Tableau 1. Dimensions comparées des M^3 de *Capra* (en mm). — Mesures concernées (Fig. 1) : diamètre mésio-distal total occlusal (1) et basal (2), diamètre mésio-distal basal de la surface interstyloïde mésiale (9) et distale (10), diamètre mésio-distal lingual des lobes au niveau occlusal (11) et basal (12).

	n	Moyenne	Extrêmes	C. V.
Le Portel				
1	5	19.50	19.0-20.2	2.61
2	2	(21.85)	21.2-22.5	—
9	5	7.20	6.3-7.5	7.08
10	5	8.82	8.2-9.3	4.63
11	5	17.56	17.0-18.0	2.15
12	4	(18.22)	17.8-18.6	1.92
Bouxès				
1	16	19.66	17.1-21.5	6.01
2	16	23.73	20.0-26.0	6.27
9	16	7.26	6.4-8.4	6.95
10	16	8.64	7.3-9.8	7.43
11	15	17.92	16.4-19.0	3.69
12	15	18.58	16.5-20.0	5.51
Les Pêcheurs				
1	27	21.12	17.0-26.5	11.07
2	25	26.62	21.2-30.6	10.02
9	21	7.91	6.7-8.9	8.48
10	21	9.79	8.0-11.6	12.34
11	11	18.93	17.0-20.5	5.56
12	11	19.07	17.9-20.5	5.07
Adaouste				
1	11	21.80	18.8-26.2	9.57
2	9	26.86	26.0-27.8	2.54
9	10	8.38	7.4-9.4	7.35
10	10	11.10	9.3-12.0	7.48
11	11	17.77	16.1-20.5	7.33
12	11	18.95	17.5-21.3	6.30

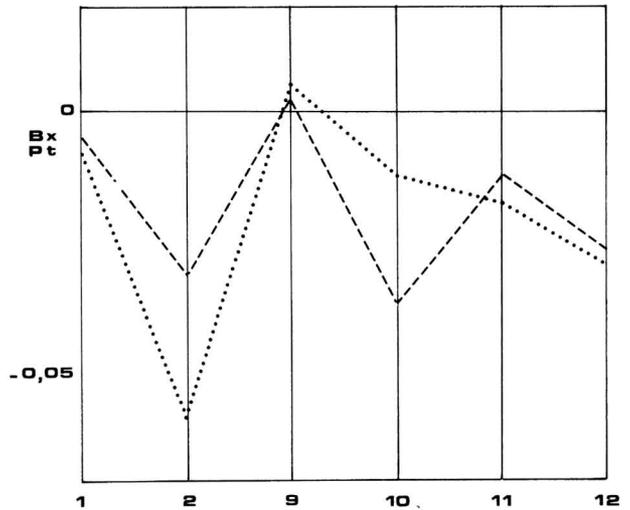


Fig. 11. Diagramme de Simpson (1941; ratio-diagram) ou diagramme des rapports des M^3 de la lignée *Capra pyrenaica*. Les variables sont définies sur la Fig. 1c & d. Base de référence 0: Belvis (Tabl. 3). Bx: Bouxès (Tabl. 1), Pt: Le Portel (Tabl. 1)

l'Adaouste mais de moindre développement. Un spécimen de la couche 4 de la Baume des Peyrards possède cette même morphologie (Fig. 5l).

Le type des Pêcheurs est donc présent à la fin de la période moustérienne, au moins jusque vers 33 000 BP et pourrait caractériser le Würm ancien. Dès le Würm III, de l'Aurignacien jusqu'à 18 920 \pm 300 BP (La Salpêtrière), le morphotype des Pêcheurs laisse place à un groupe de populations intermédiaires avec les bouquetins de l'Adaouste.

Le type Adaouste a été reconnu dans les niveaux 17 à 12 de ce gisement ainsi qu'à Chinchon 1 (niveaux 11 & 15, Fig. 5q), à Soubeyras (niveau 3, Fig. 8, 9g) et à Unang (foyer 5, Fig. 8, 9h). La

couche 17 de l'Adaouste est datée du Magdalénien. Le radiocarbone lui confère un âge de 12 760 \pm 250 BP (Brochier 1977) et tout dernièrement un âge de 12 980 \pm 270 BP (Onoratini & Cregut-Bonnoure 1988). Pour la couche 12, plus récente, les datations varient de 12 280 \pm 190 BP à 12 054 \pm 375 BP. A Chinchon, ce morphotype est décelable dans la couche de l'habitat C, datée de 12 000 \pm 420 BP et s'observe jusque dans la couche du Magdalénien VI (habitat B) dont l'âge minimum serait de 8980 \pm 850 BP (Paccard 1964, Brochier 1977). Ce morphotype pourrait être aussi présent dans la couche 17 attribuée au Tardigravettien. Mais cette détermination ne pouvant s'appuyer que sur une M1 inférieure, une certaine réserve me paraît nécessaire. A Soubeyras, il existe dans l'ensemble 3 attribué au Magdalénien VI (Paccard 1956). A Unang, il a pu être retrouvé dans le niveau du foyer de base qui pourrait dater du Magdalénien VI (Paccard 1954). On le retrouve sous une forme légèrement différente dans les niveaux épipaléolithiques (couches EMB et CC1): le métaconide de la P₃ a subi un écrasement lingual important (Fig. 5s, t). En résumé, le morphotype de l'Adaouste est présent en Provence peut-être dès la fin du Gravettien, sinon sûrement au Magdalénien final et ce jusqu'à l'Holocène où il semble se modifier légèrement.

Tableau 2. Test de Student, résultats concernant les M^3 de *Capra*. — Pt = Portel, Bx = Bouxès, Ad = Adouste, Pc = Pêcheurs. Référence des mesures sur la Fig. 1c et d.

	Pt-Bx	Pt-Pc	Pt-Ad	Bx-Pc	Bx-Ad	Ad-Pc
1	0.29	1.529	2.39*	2.30*	3.39**	0.84
2	1.04	2.28*	8.99**	3.38**	5.93**	0.77
9	0.17	2.20*	3.68**	3.19**	5.02**	1.08
10	1.13	1.75	5.72**	3.43**	8.47**	3.08**
11	0.59	2.78*	0.35	2.98**	0.39	2.27*
12	0.23	1.67	1.18	1.54	1.54	0.55

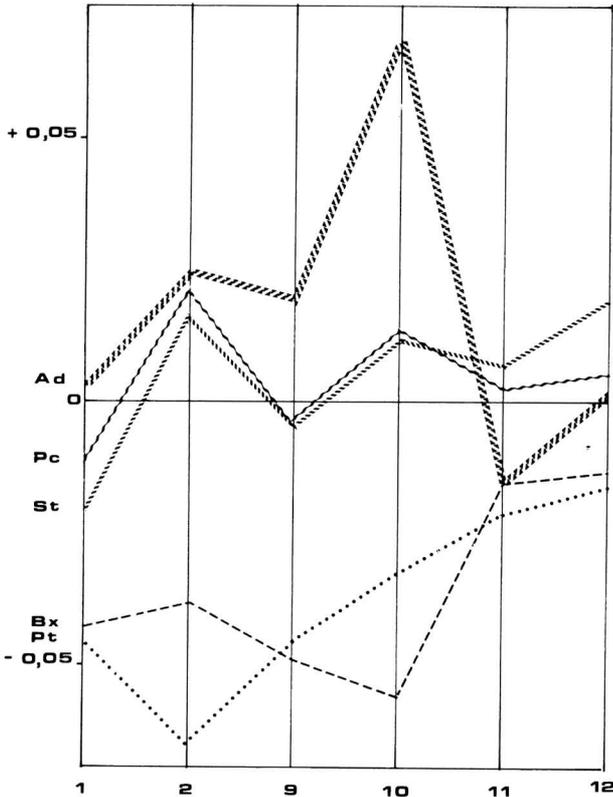


Fig. 12. Diagramme de Simpson (1941; ratio-diagram) ou diagramme des rapports des M^3 de la lignée *Capra i. ibex*. Les variables sont définies sur la Fig. 1c & d. — Base de référence 0: Bayol (Tabl. 3). Ad: Adaouste (Tabl. 1), Pc: Les Pêcheurs (Tabl. 1), St: La Sartanette (Tabl. 3), Bx: Bouxès (Tabl. 1), Pt: Le Portel (Tabl. 1).

La synthèse de ces observations indique que les bouquetins de type alpin du Würm ancien possèdent une P_3 large, à vallée fermée et profonde, sans dilatation du métaconide. Par la suite, aux alentours du Würm III, La P_3 s'amincit et le métaconide se dilate, formant une colonnette (Grotte Bayol, de La Vacheresse et de La Salpêtrière, Baume Périgaud, d'Oullins, des Peyrards, Abri des Peyrugues). A la fin du Würm, apparaît uniquement dans le domaine provençal un type à P_3 possédant un métaconide très dilaté et en grande partie isolé en colonne, entraînant ainsi l'ouverture d'une deuxième "vallée" étroite. Par ailleurs, les denticules de la face linguale de la P_4 et de la M_1 et M_2 s'élargissent, réduisant ainsi la vallée médiane qu'ils encadrent. Enfin, sur la M^3 on assiste à l'élargissement vers le haut de la surface interstylienne distale (Fig. 12, paramètre 10) qui s'accompagne du développement de l'aile métastylienne. Le test t de Student indique que l'allongement total de la couronne est sensiblement le même entre la population des Pêcheurs et celle de l'Adaouste (Fig. 1c, Tabl. 1, 2, paramètres 1 &

2). Une analyse plus poussée montre que le développement vers le haut de l'aile métastylienne s'est accompagné d'une réduction parallèle de l'allongement occlusal des deux lobes de la M^3 . Ainsi la population de l'Adaouste possède des lobes qui, sur environ leur moitié supérieure, sont plus courts que ceux des Pêcheurs, pratiquement aussi peu étendus que ceux des M^3 de Bouxès (Fig. 1d, 12, Tabl. 1, 2, paramètres 11 & 12).

En conclusion, des populations du Würm ancien à celles du Würm récent, l'évolution de la denture des bouquetins de type *Capra i. ibex* s'est effectuée dans le sens d'une augmentation de la dilatation des piliers des faces linguales des jugales inférieures et de l'élargissement vers le haut de l'aile métastylienne. La tendance à la disparition de la P_2 des individus de l'Adaouste, jointe à l'importante dilatation du métaconide de la P_3 et des conides des molaires inférieures ainsi que le fort développement de l'aile métastylienne de la M^3 suggèrent que les bouquetins de type alpin du Würm final de Provence ont évolué très

rapidement en isolat géographique. Ce phénomène est peut-être à corrélérer avec un changement de l'environnement et donc du substrat végétal. L'absence de la P2 inférieure est un phénomène assez rare dans les populations actuelles de bouquetins alpins (Couturier 1962). Dans l'état actuel des recherches, seuls les bouquetins du site Riss-Würm de la grotte de Mussolini-Subalyuk (Hongrie) ont été affectés par ce processus de disparition (Mottl 1938).

Chez *Capra i. ibex* actuel, les mandibules examinées présentent des P3 inférieures assez semblables à celles du morphotype de l'Adaouste (Collections du Naturhistorische Museum de Wien, Autriche). Il est probable que les populations magdaléniennes de Provence, qui sont présentes dans cette région jusqu'au Chalcolithique (Helmer 1979, Defleur et al. 1989a, Defleur & Crégut-Bonnoure, sous presse) soient l'un des foyers d'origine des bouquetins alpins actuels.

Tableau 3. Dimensions comparées des M³ de *Capra* (en mm). Populations de la lignée *C. pyrenaica* (Belvis) et de la lignée *C. i. ibex* (Bayol, Sartanette). Références des mesures dans la Fig. 1.

	<i>n</i>	Moyenne	Extrêmes	C. V.
Belvis				
1	4	(19.9)	17.9–24.0	14.34
2	4	(24.97)	22.2–27.8	9.39
9	4	(7.12)	6.9–7.4	3.04
10	4	(9.06)	7.6–10.2	11.56
11	5	18.24	16.2–19.9	8.50
12	4	(19.47)	18.6–20.7	4.98
Bayol				
1	20	21.71	17.4–27.4	12.57
2	16	25.39	19.6–28.5	8.79
9	21	8.01	7.2–9.4	7.12
10	20	9.49	7.5–11.4	10.92
11	20	18.43	16.6–20.5	5.78
12	14	18.89	16.0–21.0	7.74
Sartanette				
1	10	20.70	17.5–23.9	10.04
2	9	26.32	24.9–30.0	6.04
9	10	7.92	6.8–10.7	14.93
10	10	9.73	7.8–10.8	10.67
11	10	18.68	17.5–20.0	4.97
12	9	19.74	18.0–22.3	6.06

4.3. Les populations péri-alpines

Dans la brèche rissienne de la grotte du Prince (Simone 1968–69) et dans le site de l'Observatoire (Boule & de Villeneuve 1927) aucun des 4 morphotypes qui viennent d'être définis n'est observable.

A la grotte du Prince, le matériel se compose d'un fragment mandibulaire portant la P₃ et la P₄ assez usées. Sur la P₃ seule la base de la vallée linguale est conservée (Fig. 5u). Elle est profonde, à bords très nets et dégagés, ce qui rappelle le morphotype des Pêcheurs. Dans sa partie postérieure, la face linguale est légèrement oblique vers la base de la couronne: la base est donc légèrement plus épaisse que le sommet de la couronne.

Un groupe de P₃ de l'Observatoire a cette même morphologie. Sur les spécimens peu usés, on remarque que la vallée est largement ouverte au sommet de la couronne et qu'elle se rétrécit et s'approfondit uniquement vers la base. Le paraconide, épais, est suivi d'un profond sillon (Fig. 5v, w). En arrière, le fond de la vallée est oblique vers l'avant et l'extérieur. Le métaconide, au sommet de la couronne, est proche du métastylide. La partie postérieure de la face linguale est oblique vers le bas, le sommet de la couronne étant beaucoup plus étroit que la base.

Sur les autres hémi-mandibules de l'Observatoire, la partie postérieure de la face linguale de la P₃ est sensiblement plus verticale et le métaconide, qui est très légèrement dilaté sur 2 des 77 spécimens examinés, est plus éloigné du métastylide (Fig. 5x). Le fond de la vallée est plus oblique vers l'avant et l'extérieur. La vallée

Tableau 4. Test de Student, résultats concernant les M³ de *Capra i. ibex*. Populations proches du morphotype des Pêcheurs. — Pc = Pêcheurs, Ba = Bayol, St = Sartanette. Références des mesures dans la Fig. 1.

	Pc-Ba	Pc-St	Ba-St
1	0.80	0.50	1.03
2	0.98	0.16	1.10
9	0.54	0.03	0.30
10	0.85	0.14	0.60
11	1.20	0.56	0.62
12	0.33	1.36	1.50

linguale est donc moins ouverte au sommet de la couronne et paraît plus profonde. Quant aux M^3 , elles sont toutes très proches de la morphologie du type des Pêcheurs.

Les bouquetins de l'Observatoire ont tous des crânes de type *Capra i. ibex* (Boule & Villeneuve 1927, Chaix & Desse 1983). Le matériel provient de tous les niveaux du remplissage, qui s'est formé du Riss au Würm final (Barral 1976). Aucune pièce ne porte d'indication stratigraphique. Il est donc difficile d'interpréter l'évolution de cette population. On peut simplement envisager que le lot d'hémi-mandibules à P_3 morphologiquement proche de celle du niveau rissien de la grotte du Prince correspond aux individus contemporains au moins de la phase pré-würmienne. Jusqu'au Würm III, le type *C. i. ibex* est toujours présent, mais sous une forme différente de celle des Pêcheurs qui en demeure proche par l'absence de dilatation du métaconide. Cette dilatation ne deviendrait sensible que chez les populations plus éloignées de l'axe alpin (Baume Périgaud, des Peyrards, d'Oullins, grotte des Gras, de La Vacheresse, Bayol, de l'Adaouste). Cette hypothèse devra être confirmée par l'analyse d'autres sites alpins, tel celui du Lazaret (Nice, Alpes-Maritimes). Quoiqu'il en soit, la $M3$ supérieure de ces populations avait déjà acquis une forte aile métastylaire dès la fin du Pléistocène moyen. Ceci confirme qu'il est impossible que les types du Portel et de Bouxès se soient différenciés à partir des populations péri-alpines du Pléistocène moyen, déjà hautement spécialisées.

5. Conclusion

Bien que l'analyse morphométrique des bouquetins würmiens n'ait pas encore été étendue à un très grand nombre de populations, il apparaît clairement qu'en l'absence de matériel crânien les jugales permettent de diagnostiquer sûrement les populations de la lignée pyrénéenne et celles de la lignée alpine. La M^3 est la dent la plus utile pour la détermination spécifique: chez les formes affines des actuels *Capra* du groupe *caucasica-cylindricornis* (Le Portel, Bouxès) et voisines de *C. pyrenaica* (Gazel, Belvis, La Vache, Les Espéluques, Padern) les surfaces interstylières

ont presque la même largeur et l'aile métastylaire est peu développée. Chez *C. i. ibex* la surface interstylière distale est toujours beaucoup plus élargie que la mésiale et l'aile métastylaire est très saillante.

L'évolution de la denture chez ces deux espèces ne semble pas suivre le même processus: en admettant que le morphotype de Bouxès dérive bien du Portel, on assiste à la disparition de la dilatation du métaconide de la $P3$ inférieure, c'est à dire à une simplification de sa structure linguale. Inversement, chez *C. i. ibex* on observe l'apparition de la dilatation de ce même métaconide. Ce phénomène pourrait être précédé par la fermeture de la vallée linguale (Observatoire). Il y a donc augmentation de la complexité de la structure linguale de cette prémolaire. Ce phénomène étant progressif, cette espèce semble être un bon marqueur stratigraphique, tout du moins pour le dernier glaciaire et dans le domaine méridional de la France.

Il est aussi possible d'affirmer que le type *pyrenaica* n'a pu évoluer à partir des populations de bouquetins alpins du Pléistocène moyen. Il semble dériver des populations du Würmien ancien proches des actuels bouquetins du groupe *caucasica-cylindricornis*. L'individualisation de *C. pyrenaica* à partir de ces populations est un phénomène récent qui se situe bien au Würm IV (Boule 1910). Au niveau crânien les modalités de l'évolution portent sur un redressement de la divergence latérale des chevilles osseuses avec apparition d'une courbure des pointes vers l'intérieur et l'arrière et sur un arrondissement des chevilles. L'extension géographique du groupe, dans l'état actuel de mes recherches, couvre une zone s'étendant entre les Pyrénées et la bordure Est du Massif Central, région où il a parfois cotoyé des bouquetins de type *C. i. ibex*. Le type alpin, déjà présent en France à la fin du Pléistocène moyen, a pu être reconnu pour l'instant dans tout le Sud-Est. A la fin du Würm IV, un phénomène d'isolat géographique se note au sein des populations provençales chez qui la tendance évolutive de l'espèce s'exprime d'une manière exagérée.

En conclusion, on remarque que les bouquetins de France sont apparus à des périodes différentes et ont connu des évolutions rapides. L'arrivée du genre *Capra* en France date du

Pléistocène moyen et se situe au cours de la période rissienne (Le Prince, Observatoire, Rigabe) (Crégut-Bonnoure, 1988, 1989). Pour l'instant, seule l'espèce *C. ibex* a pu être reconnue. Au Pléistocène supérieur, plus précisément au début du Würm une deuxième espèce de bouquetin, apparenté au groupe actuel *caucasica-cylindricornis*, fait son apparition. Son évolution est à l'origine de l'actuel *C. pyrenaica*. La poursuite de cette étude à d'autres domaines géographiques ainsi que la confrontation des résultats avec ceux qui pourront être obtenus chez les différentes espèces actuelles du genre *Capra* devraient permettre d'affiner ces résultats très préliminaires, mais prometteurs.

Remerciements. Mes remerciements s'adressent aux Préhistoriens, Paléontologistes, qui ont bien voulu me confier l'étude de leurs matériaux ainsi qu'aux Conservateurs et responsables de Musées et d'Universités qui m'ont accordé toutes facilités d'étude: Mmes C. Mourer-Chauviré, A. Pales-Gobilliard, J. Prud'homme, Melles A. Gardeisen, G. Marsan, S. Simone, C. Sudre, M. & Mme Bonifay, M. & Mme Jeantet, Ms M. Allard, F. Bazile, J.-P. Besson, A. Bonnet, J.-F. Bussière, J.-Y. Crochet, G. Dal Pra, A. Defleur, A. Ducos, F. Duranthon, M. Escalon de Fonton, R. Fournier, S. Gagnière, L. Germand, R. Gilles, J. Granier, † P. Huchard, F. Juillard, G. Lhomme, H. de Lumley, R. Madelain, M. Maurel, P. Mein, J. Michaux, G. Onoratini, M. Paccard, P. Payen, M. Philippe, A. Prieur, E. Pucher, K. Raucher, D. Sacchi, J. Sciau, E. Thenius et J. Vezean. Je tiens aussi à remercier mon collègue P. Fandos pour les précieux renseignements qu'il m'a communiqué sur les bouquetins actuels. J'exprime toute ma reconnaissance à C. Guerin pour ses conseils et la lecture critique de ce texte ainsi qu'à A. Lister et M. Fortelius pour leurs suggestions et remarques constructives. Qu'il me soit permis de dédier ce travail à André Tavoso, ami trop tôt disparu, qui m'avait confié l'étude de la faune de Bouxès.

Bibliographie

- Ballesio, R. 1979: Le gisement pléistocène supérieur de la grotte de Jaurens à Nespouls, Corrèze, France: les Carnivores (Mammalia, Carnivora). I. Canidae et Hyaenidae. — *Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon* 17:25–55.
- Barral, L. 1976: Grotte de l'Observatoire, jardin exotique de Monaco. — In: de Lumley, H., & Barral, L., (dir.), Sites Paléolithiques de la région de Nice et grottes de Grimaldi, U.I.S.P.P. édit., B1:77–81. Paris.
- Barral, L. & Simone, S. 1976: Le Pléistocène moyen de la grotte d'Aldène (Cesseras, Hérault). — In: de Lumley, H., & Barral, L., (dir.), Provence et Languedoc méditerranéen: sites paléolithiques et néolithiques, U.I.S.P.P. édit., C2:255–266. Paris.
- Bayol, Abbé 1933: Mémoires d'un vieux fouilleur. III: la grotte à peintures de Collias (Gard) dite grotte Bayol. — *Rhodania* 1651:1–40. Vienne.
- Bazile, F., Bazile-Robert, E. & Guillaumont, P. 1982: Chronostratigraphie et paléoclimatologie du Paléolithique supérieur en Languedoc oriental. — *Et. Quat. Languedociennes* 2:15–18. Montpellier.
- Bonifay, E. 1965: Moustérien et Prémoustérien de la grotte de Rigabe (Artigues, Var). — *Quartär* 15/6:61–78. Berlin.
- Bonifay, M.-F. 1966: Etude paléontologique de la grotte de La Balauzière (Gard). — *Bull. Mus. Anthropol. Préhist. Monaco* 13:91–139.
- Bonnet, A. 1945: Les faunes pléistocènes du Gard. — *Bull. S.P.F.* 42(1/3):43–48. Paris.
- Boule, M. 1910: Les grottes de Grimaldi (Baoussé-Roussé). — *Impr. Monaco* 1(3):222–231.
- Boule, M. & Villeneuve, L. de 1927: La grotte de l'Observatoire à Monaco. — *Arch. Inst. Paléont. Hum.* 1:1–113. Paris.
- Bourdier, F. 1961: Le bassin du Rhône au Quaternaire. — *Géologie et Préhistoire*. C.N.R.S. édit. Paris. 364 pp.
- Brochier, J.-L. 1977: Evolution des climats et des paysages vauclusiens au cours du Würmien récent et du Post-glaciaire. — *Paléoécologie de l'Homme fossile*, C.N.R.S. édit. 1:1–180. Paris.
- Chaix, L. & Desse, J. 1983: Les bouquetins de l'Observatoire (Monaco) et des Baoussé-Roussé (Ligurie, Italie). Première partie: cranium, atlas, epistropheus. — *Bull. Mus. Anthropol. Monaco* 26:41–74.
- Clot, A. & Duranthon, F. 1990: Les Mammifères fossiles du Quaternaire dans les Pyrénées. — *Mus. Hist. Nat. Toulouse* édit.: 1–159.
- Combié, J. 1967: Le Paléolithique de l'Ardèche dans son cadre paléoclimatique. — *Mém. Inst. Préhist.* 4:1–462. Bordeaux.
- Couturier, M. 1962: Le bouquetin des Alpes. — *Couturier* édit., Grenoble. 1564 pp.
- Crégut-Bonnoure, E. 1987: Caractères distinctifs du carpe et du tarse d'*Hemitragus* et de *Capra* (Mammalia, Bovidae, Caprinae). — *Bull. Mus. Anthropol. Préhist. Monaco* 30:43–94.
- 1988: Balaruc VII (Sète, Hérault), un nouveau gisement à *Hemitragus Hodgson*, 1841 (Mammalia, Bovidae). Intérêt biogéographique du genre et de *Capra* Linné, 1758. — *C. R. Acad. Sci. Paris* 306, II:255–258.
- 1989: Un nouveau Caprinae, *Hemitragus cedrensis* nov. sp. (Mammalia, Bovidae) des niveaux pléistocènes moyen de la grotte des Cèdres (Le Plan d'Aups, Var). Intérêt biogéographique. — *Géobios* 22(5):653–663. Lyon.
- Crégut-Bonnoure, E. & Gagnière, S. 1989: Le problème de l'existence d'éléments extrême-orientaux dans la faune du Pléistocène européen: découverte d'*Ursus thibetanus* (Mammalia, Carnivora, Ursidae) dans le site de la Baume-Longue (Dions, Gard, France). — *Rev. Paléobiol.* 8(1):65–71. Genève.

- Crégut-Bonnoure, E. & Guérin, C. 1986: La faune de Mammifères de l'Abri Moula (Soyons, Ardèche). — Bull. Soc. Et. Sci. Nat. Vaucluse 2:41–87. Avignon.
- Debard, E. 1988: La Quaternaire du Bas-Vivarais d'après l'étude des remplissages d'avens, de porches de grottes et d'abris sous-roche. Dynamique sédimentaire, paléoclimatologie et chronologie. — Docum. Lab. Géol. Lyon 103:1–317.
- Debard, E., Bazile, F., Bazile-Robert, E., Gilles, R. & Guillerault, P. 1986: Les oscillations climatiques entre 125 000 ans et le maximum glaciaire dans le Bas-Vivarais (S-E, France). — Bull. A.F.E.Q. 1/2:47–55. Paris
- Defleur, A. & Crégut-Bonnoure, E. (sous-pressé): Le gisement pléistocène moyen de la grotte des Cèdres (Le Plan d'Aups, Var). — Doc. Archéol. Française. Paris.
- Defleur, A., Crégut-Bonnoure, E. & Radulescu, C. 1989a: Nouvelles données stratigraphiques et fauniques sur la grotte des Cèdres (Le Plan d'Aups, Var). Un nouveau gisement d'âge rissien à *Hemitragus*. — C. R. Acad. Sci. Paris 308(II):259–264.
- Defleur, A., Onoratini, G. & Crégut-Bonnoure, E. 1989b: Découverte de niveaux moustériens dans la grotte de l'Adaouste (Jouques, Bouches-du-Rhône). — Bull. S.P.F. 86(3):76–78. Paris.
- Evin, E., Marechal, J. & Marien, G. 1985: Lyon natural radiocarbon measurements. — Radiocarbon 27(2b): 386–454. New Haven.
- Escalon de Fonton, M. & de Lumley, H. 1960: Le Paléolithique moyen de la grotte de Rigabe (Artigues, Var). — Gallia Préhistoire 3:1–39. Paris.
- Gagnière, S. & Germand, L. 1930: Ossements quaternaires trouvés à la Baume Longue près de Dions (Gard). — Bull. Soc. Et. Sci. Nat. Nîmes: 1–6.
- 1934: Contribution à l'étude de la faune quaternaire dans la vallée du Rhône. La grotte à ossements de la Vallescure (Vaucluse). — Rhodania 1615:3–11. Vienne.
- Gardeisen, A. 1988: La faune de la grotte Ouest du Portel (Loubens, Ariège): premiers résultats. — Bull. S.P.F. 9:275–276. Paris.
- Gilles, R. 1976: L'abri du Saut-du-Loup. — In: Combier, J. & Thevenot, J.-P. (dir.), Bassin du Rhône. Paléolithique et Néolithique, U.I.S.P.P. édit. A8:206. Paris.
- Helmer, D. 1979: Recherches sur l'économie alimentaire et l'origine des animaux domestiques d'après l'étude des mammifères post-paléolithiques (du Mésolithique à l'âge du Bronze) en Provence. — Thèse 3^e Cycle U.S.T.L. Montpellier. 165 pp.
- Koby, F. E. 1958: Ostéologie de la chèvre fossile des Pyrénées. — Ecol. Geol. Helv. 51, 2:475–480. Basel.
- Lhomme, G. 1979: Un nouveau gisement paléolithique en Ardèche: l'abri des Pêcheurs à Casteljaou (Ardèche): premiers résultats. — Et. Préhist. Lyon 13:1–8, Paris: 182–188.
- de Lumley, H. 1969: Le Paléolithique inférieur et moyen du Midi méditerranéen dans son cadre géologique. I: Ligurie-Provence, II: Bas-Languedoc, Roussillon, Catalogne. — C.N.R.S. édit. Paris. I, 433 pp., II, 443 pp.
- Mottl, M. 1938: A lerakódások allatvilága. — In: A Cserépfalui Mussolini-Bar-Lang (Subalyuk). Geologica Hungarica, Ser. Paléontol. 14:207–308. Budapest.
- Omnes, J., Clot, A., Jeannet, M., Marsan, G. & Mourer-Chauvire, C. 1980: Le gisement préhistorique des Espélugues à Lourdes (Hautes-Pyrénées). Essai d'inventaire des fouilles anciennes. — Mém. C.A.R.S.T. 1:1–233.
- Onoratini, G. 1982: Préhistoire, sédiments, climats du Würm III à l'Holocène dans le Sud-Est de la France. — Publ. Univ. Aix-Marseille III, 1. I, 384 pp., II, 401 pp.
- Onoratini, G. & Crégut-Bonnoure, E. 1988: La caverne de l'Adaouste (Bouches-du-Rhône). Halte de chasseurs magdaléniens vers les territoires orientaux. — Colloque international: Le peuplement magdalénien, paléogéographie physique et humaine. Centenaire de la découverte de l'Homme de Chancelade. Pré-actes: 149–169. Périgueux.
- Paccard, M. 1954: La grotte d'Unang (Gorges de La Nesque, Mallemort, Vaucluse). — Cahiers Ligures de Préhistoire et d'Archéologie 4:3–27. Bordighera.
- 1956: Du Magdalénien en Vaucluse: l'abri Soubeyras (Ménerbes, Vaucluse). — Cahiers Ligures de Préhistoire et d'Archéologie 10:1–20. Bordighera.
- 1963: Le gisement préhistorique de Roquefure (commune de Bonnieux, Vaucluse). — Cahiers Rhodaniens 10:3–36. Bordighera.
- 1964: L'abri n° 1 de Chinchon (Saumanes, Vaucluse). — Cahiers Ligures de Préhistoire et d'Archéologie 13, 1:3–67. Bordighera.
- Pales, L. 1976–77: Les Ovicapridés franco-ibériques au naturel et au figuré. — Sautula II:67–105. Santander.
- 1981: Les gravures de La Marche. II: Equidés et Bovidés. — Ophrys, Paris.
- Sacchi, D. 1974: Chronologie absolue de quelques industries préhistoriques du Languedoc Occidental, du 14^e au 7^e millénaire avant l'ère chrétienne. — Bull. Soc. Langued. Géogr. 8(3/4):301–308. Montpellier.
- 1974–76: Les industries datées, du Paléolithique supérieur à l'épipaléolithique, dans le bassin de l'Aude. — Congr. Préhist. Fr., XX^e session, Provence: 551–556
- Simone, S. 1968–69: Les formations de la mer du Mindel-Riss et les brèches à ossements rissiennes de la grotte du Prince (Grimaldi, Ligurie Italienne). — Bull. Mus. Anthr. Préhist. Monaco 15:5–90.
- Simpson, G. G. 1941: Large pleistocene felines of North America. — Amer. Mus. Novitates 1136:1–27. New York.