

Découverte de *Capra caucasica* et d'*Hemitragus cedrensis*
(Mammalia, Bovidae) dans les niveaux
du Pléistocène supérieur de la Caune de l'Arago (Tautavel, France) :
implication biochronologique dans le contexte du Bassin Méditerranéen

Discovery of *Capra caucasica* and *Hemitragus cedrensis*
(Mammalia, Bovidae) in the Late Pleistocene levels
of the Caune de l'Arago (Tautavel, France): biochronological implication
in the Mediterranean Basin context

Florent Rivals^{a,b}

^a University of Hamburg, Biozentrum Grindel and Zoological Museum Martin-Luther-King Platz 3, 20146 Hamburg, Allemagne

^b Centre Européen de Recherches Préhistoriques, Avenue Léon-Jean-Grégory, 66720 Tautavel, France

Reçu le 27 octobre 2003 ; accepté le 3 août 2004

Disponible sur internet le 05 janvier 2006

Résumé

Deux espèces de la tribu des Caprini, *Hemitragus cedrensis* et *Capra caucasica*, ont été identifiées dans les niveaux du complexe sommital de la Caune de l'Arago (Pyrénées-Orientales, France). L'analyse des caractères morphologiques et métriques permet de mettre en évidence l'évolution de ces deux espèces dans cette région et de corréliser ces dépôts à la fin du stade 5 ou au début du stade 4 (correspondant aux biozones MNQ 25 et MNQ 26). La réduction de taille de ces Caprinae observée à la Caune de l'Arago et dans deux sites de comparaison évoque une éventuelle évolution locale.

© 2006 Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Abstract

Two species of the Caprini tribe, *Hemitragus cedrensis* and *Capra caucasica*, were identified in the top deposits of the Caune de l'Arago (Pyrénées-Orientales, France). Morphological and metrical analyses have shown how these two species evolved in this area. Owing to these results the Caune de l'Arago deposits can be correlated with the end of OIS 5 or the beginning of OIS 4 (corresponding to MNQ 25 and MNQ 26 biozones). The size reduction of these Caprinae, observed at the Caune de l'Arago and in two other sites, suggests a possible local evolution.

© 2006 Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Mots clés : Biochronologie ; Caprini ; Pyrénées ; Caune de l'Arago ; *Capra* ; *Hemitragus*

Keywords: Biochronology; Caprini; Pyrénées; Caune de l'Arago; *Capra*; *Hemitragus*

Adresse e-mail : florent.rivals@gmail.com (F. Rivals).

0016-6995/\$ - see front matter © 2006 Elsevier SAS. Tous droits réservés.

doi:10.1016/j.geobios.2004.08.004

1. Introduction

L'intérêt biochronologique des membres de la sous-famille des Caprinae est bien connu pour le Pléistocène, période au cours de laquelle plusieurs phases d'immigrations et de changements ont été mises en évidence (Crégut-Bonnoure, 1984, 1992a, 1992b, 1992c, 2002). La morphologie des chevilles osseuses, de certaines dents jugales et du squelette postcrânien s'avèrent être les plus utiles pour la distinction des genres *Capra* et *Hemitragus* ainsi que des diverses espèces qui les composent.

Parmi les différentes espèces reconnues dans le Pléistocène d'Europe, deux d'entre elles présentent une distribution chronologique et géographique particulièrement intéressante. Il s'agit du bouquetin du Caucase (*Capra caucasica* *Güldenstaedt et Pallas, 1783*) et du tahr des Cèdres (*Hemitragus cedrensis* *Crégut-Bonnoure, 1989*). La première est connue dans le Caucase depuis la fin du Pléistocène moyen où elle perdure jusqu'à nos jours (Vereshchagin, 1967) et dans le sud de la France du début du Pléistocène supérieur à la fin du wurmien ancien (Crégut-Bonnoure, 1992c). La seconde n'est présente que dans le sud de la France, de la fin du Pléistocène moyen (stade isotopique 6) et au début du Pléistocène supérieur (stade 5) (Crégut-Bonnoure, 1992c ; Defleur et al., 2001).

À ce jour, les gisements d'Europe occidentale ayant livré en association les restes de ces deux espèces sont très rares : le Bau de l'Aubesier dans le Vaucluse (Fernandez, 2001) et Saint-Marcel-d'Ardèche (Crégut-Bonnoure, 1995 ; Defleur et al., 2001). Dans le remplissage du Bau de l'Aubesier, le tahr des Cèdres se trouve dans des niveaux corrélés au stade isotopique 6 à 5e alors que le bouquetin du Caucase provient de niveaux des stades 5d à 5a. À Saint-Marcel, ces deux taxons ont été trouvés dans la couche U datée de l'Eémien.

La découverte de ces deux espèces à la Caune de l'Arago à Tautavel permet d'élargir la distribution géographique d'*H. cedrensis* et de proposer une datation relative pour le niveau du complexe sommital qui les a livré.

2. Présentation du site

La Caune de l'Arago est située sur le territoire de la commune de Tautavel (Pyrénées-Orientales), à une vingtaine de kilomètres au nord-ouest de Perpignan (Fig. 1). Actuellement, le porche de la grotte s'ouvre vers l'est, sur un escarpement à 88 m au-dessus du Verdoube, rivière qui débouche dans la plaine de Tautavel par les gorges des Gouleyrous. La Caune de l'Arago se présente comme une vaste galerie karstique creusée dans des calcaires urgoaptiens du massif des Corbières. La cavité a une longueur de 35 m sur 7 à 10 m de large. La grotte est fouillée chaque année, depuis 1964, par les équipes du Pr Henry de Lumley.

Le complexe sommital scelle un remplissage de 15 m d'épaisseur qui intègre une séquence qui s'étend de 690 000 à 100 000 ans (De Lumley et al., 1984). Il contient une formation appelée « terres brunes », correspondant à un niveau qui se trouvait au sommet du remplissage et qui a été injecté dans les couches sous-jacentes par un système de fissures. Selon l'étude stratigraphique de Perrenoud (1993), ces « terres brunes » sont plus récentes que 92 000 ans. Ces niveaux sont donc remaniés et correspondent vraisemblablement à moins de deux couches différentes. Ces dépôts ont subi des phénomènes d'évolution géochimique, le matériel archéologique est donc altéré. Ceci rend impossible les analyses sédimentologiques et palynologiques susceptibles d'apporter plus d'informations et de proposer une datation plus précise. Les ossements présentent généralement une coloration brune caractéristique. La fouille de ces niveaux a livré 84 restes osseux et dentaires attribués à deux espèces de petits Caprini : le bouquetin du Caucase, *C. caucasica* et le tahr des Cèdres, *H. cedrensis*. Le matériel est conservé au Centre Européen de Recherches Préhistoriques de Tautavel.

3. Le bouquetin du Caucase, *C. caucasica* *Güldenstaedt et Pallas, 1783*

Dans le sud de la France, des vestiges de *C. caucasica* ont déjà été identifiés dans plusieurs gisements du Pléistocène su-

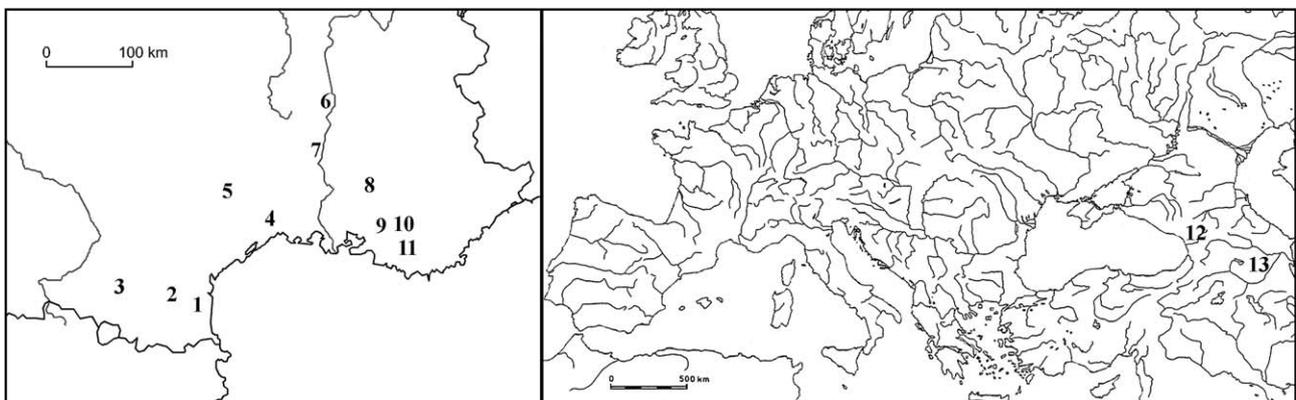


Fig. 1. Carte de localisation des sites étudiés (1–4 et 12, 13) et des sites de comparaison (5–11). (1) Caune de l'Arago ; (2) Arche 98 ; (3) Portel-Ouest ; (4) Hortus ; (5) Bouxès ; (6) Moula-Guercy ; (7) Saint-Marcel-d'Ardèche ; (8) Bau de l'Aubesier ; (9) Adaouste ; (10) Rigabe ; (11) Cèdres ; (12) Dzudzuana, Grotte du Bronze, Ortvala Cave, Ortvala-Klde, Sakazia ; (13) Azych.

Fig. 1. Map showing the location of the studied sites (1–4 and 12, 13) and some reference sites (5–11).

périeur situés à l'Ouest du Rhône : Saint-Marcel-d'Ardèche (Ardèche, Crégut-Bonnoure, 1995), l'Hortus (Hérault, Crégut-Bonnoure, 1992c), le Portel-Ouest (Ariège, Crégut-Bonnoure, 1992c), Bouxès (Aveyron, Crégut-Bonnoure, 1992c) et Arche 98 (Aude, Rivals, 2002). L'espèce est aussi présente à l'Est du Rhône, mais elle y est plus rare : l'Adaouste (Bouches-du-Rhône, Defleur et al., 1994), le Bau de l'Aubesier (Vaucluse, Fernandez, 2001). La position géographique de ces sites est présentée dans la Fig. 1. Cette espèce est surtout abondante dans le Caucase où on la signale dans de nombreux sites du Pléistocène supérieur, tels que Sakazia et la grotte du Bronze en Géorgie et Azych en Azerbaïdjan (Vereshchagin, 1967 ; Aliyev, 1969 ; Vekua et Lordkipanidze, 1998 ; Rivals, 2002).

À la Caune de l'Arago, les restes attribuables au bouquetin du Caucase, sont très fragmentaires et peu abondants (NR = 28 ; Rivals, 2002). Il s'agit de cinq jugales supérieures (deux P⁴, un M¹, un M², un M³), trois jugales inférieures (un P₄, un M₁, un M₃) et de 20 ossements (un humérus fragmenté, un pyramidal, une extrémité distale de tibia, un os malléolaire, un talus, six premières phalanges, cinq deuxième phalanges, quatre troisième phalanges).

Seuls les éléments les plus caractéristiques de l'espèce sont décrits ici. Il s'agit des troisième molaires supérieures et inférieures et des deuxième phalanges.

3.1. Troisième molaire supérieure

La M³ (AR J19 JKD14 1401) présente une aile métastylaire peu développée (Fig. 2). La face linguale du premier lobe est oblique et courbe. La face linguale du deuxième lobe est de section arrondie, elle ne présente pas le pincement visible chez *Hemitragus*. Le métastyle est subvertical dans les deux tiers supérieurs et s'élargit vers la base pour former une aile métastylaire peu saillante. Les surfaces interstylières sont de largeur égale. Ces deux caractères sont spécifiques de la lignée *caucasica* (Crégut-Bonnoure, 1992c) et se retrouvent sur les M³ de *C. caucasica* des sites moustériens du Caucase (Fig. 3). À la différence du *C. caucasica* de Bouxès et de l'Hortus (Fig. 4), les styles sont peu saillants et étroits surtout le parastyle et, dans une moindre importance, le métastyle. Cette dent se rapproche plutôt du morphotype du Portel dont certains exemplaires ont des styles peu marqués et étroits. Ce caractère ne

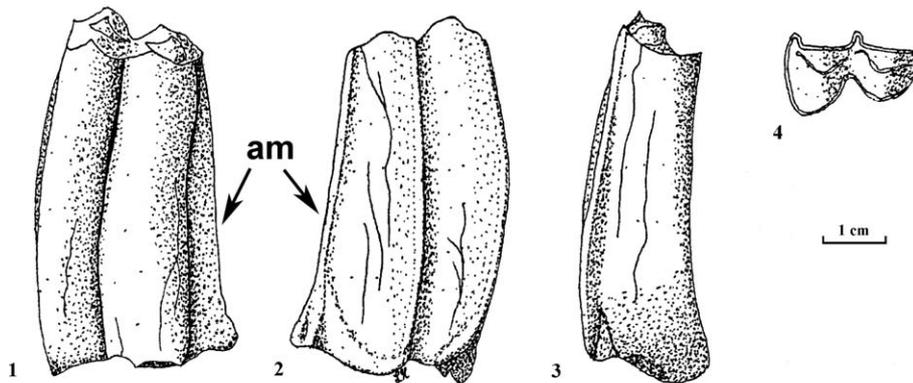


Fig. 2. M³ gauche de *Capra caucasica* de la Caune de l'Arago. Vues linguale (1), labiale (2), mésiale (3) et occlusale (4). am = aile métastylaire. Spécimen AR J19 JKD14 1401 (dessin : L. Macary, CERP Tautavel).

Fig. 2. *Capra caucasica* left M³ from the Caune de l'Arago. Lingual (1), buccal (2), mesial (3) and occlusal (4) views. Specimen AR J19 JKD14 1401 (drawing by L. Macary, CERP Tautavel).

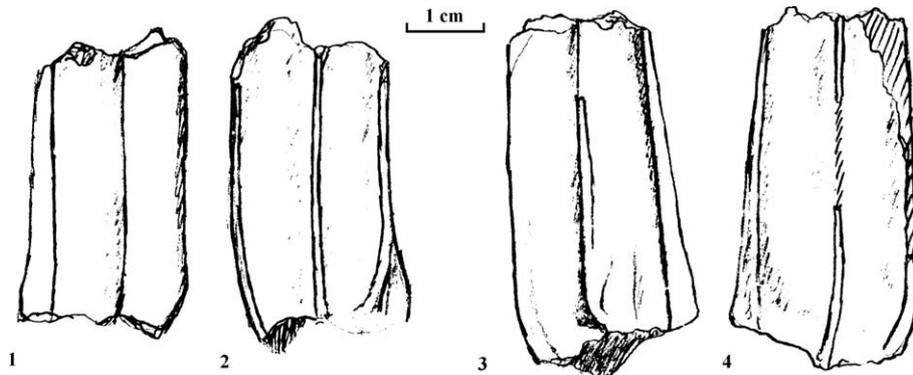


Fig. 3. M³ de *Capra caucasica* de Ortvala Cave (Géorgie). Vues linguale (1, 3) et labiale (2, 4). Spécimens Ort.181 (1, 2) et Ort.220 (3, 4) (dessin de l'auteur).

Fig. 3. *Capra caucasica* M³ from Ortvala Cave (Georgia). Lingual (1, 3) and buccal (2, 4) views. Specimens Ort.181 (1, 2) and Ort.220 (3, 4) (drawing by the author).

Tableau 1

Dimensions des M³ de *Capra* (en mm) de la Caune de l'Arago et des sites de comparaison. *n* = nombre de spécimens, **DMD** = diamètre mésiodistal
Capra M³ measurements (in mm) from the Caune de l'Arago specimen and from other comparative sites. *N* = number of specimens, **DMD** = mesiodistal diameter.

Espèce	Gisement	N	DMD total		Largeur de la surface interstylière		DMD lobes		Références
			occl.	bas.	mésiale	distale	occl.	bas.	
<i>C. caucasica</i>	Caune de l'Arago	1	17,6	23,9	8,5	9,0	16,7	18,3	Rivals, 2002
<i>C. caucasica</i>	Le Portel-Ouest	5	17,3	22,1	7,5	8,7	16,3	18,3	Rivals, 2002
<i>C. caucasica</i>	Arche 98	4	17,5	22,8	7,4	8,9	16,3	18,6	Rivals, 2002
<i>C. caucasica</i>	Hortus	35	22,0	25,7	7,6	8,6	19,1	18,8	Rivals, 2002
<i>C. caucasica</i>	Adaouste	3	22,9	23,1	6,9	8,7	18,7	18,1	Defleur et al., 2001
<i>C. caucasica</i>	Moula-Guercy	2	24,6	23,7	6,5	9,5	18,8	17,6	Defleur et al., 2001
<i>C. caucasica</i>	Bau de l'Aubesier	1	19,7	21,4	7,2	8,9	16,5	16,5	Fernandez, 2001
<i>C. caucasica</i>	Bouxès	16	19,7	23,7	7,3	8,6	17,9	18,6	Crégut-Bonnoure, 1992c
<i>C. caucasica</i>	Saint-Marcel	3	21,7	22,5	7,2	8,7	18,3	17,9	Crégut-Bonnoure, 1992c
<i>C. ibex</i>	Bayol	21	21,7	25,4	8,0	9,5	18,4	18,9	Crégut-Bonnoure, 1992c

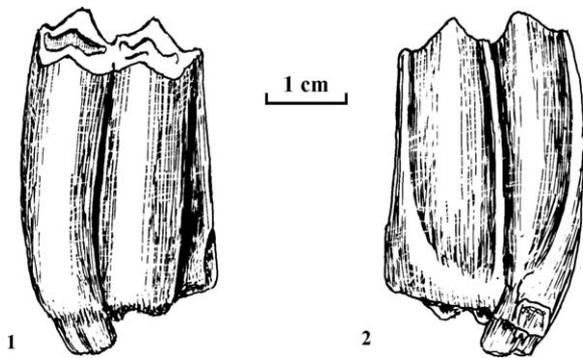


Fig. 4. M³ gauche de *Capra caucasica* de l'Hortus. Vues linguale (1) et labiale (2). Spécimen H10 c.29 1828 (dessin : E. Richard, Laboratoire Départemental du Lazaret, Nice).

Fig. 4. *Capra caucasica* left M³ from Hortus cave. Lingual (1) and buccal (2) views. Specimen H10 c.29 1828 (drawing by E. Richard, Laboratoire Départemental du Lazaret, Nice).

semble pas lié au dimorphisme sexuel puisqu'il est présent aussi bien sur des spécimens robustes que sur des spécimens de plus petite taille.

Les données métriques (Tableau 1 et Fig. 5) mettent en avant les différences du bouquetin de l'Arago par rapport au bouquetin alpin, *Capra ibex* (spécimen de Bayol, Gard). Par contre, il existe une affinité très importante avec les *C. caucasica* des sites pyrénéens d'Arche 98 et du Portel-Ouest, ce qui est conforme aux données de la morphologie. On note que les spécimens de l'Hortus se rapprochent plus des populations extrapyréennnes comme celles de l'Adaouste, du Bau de l'Aubesier ou de Saint-Marcel-d'Ardèche, et à un degré moindre, celle de Moula-Guercy.

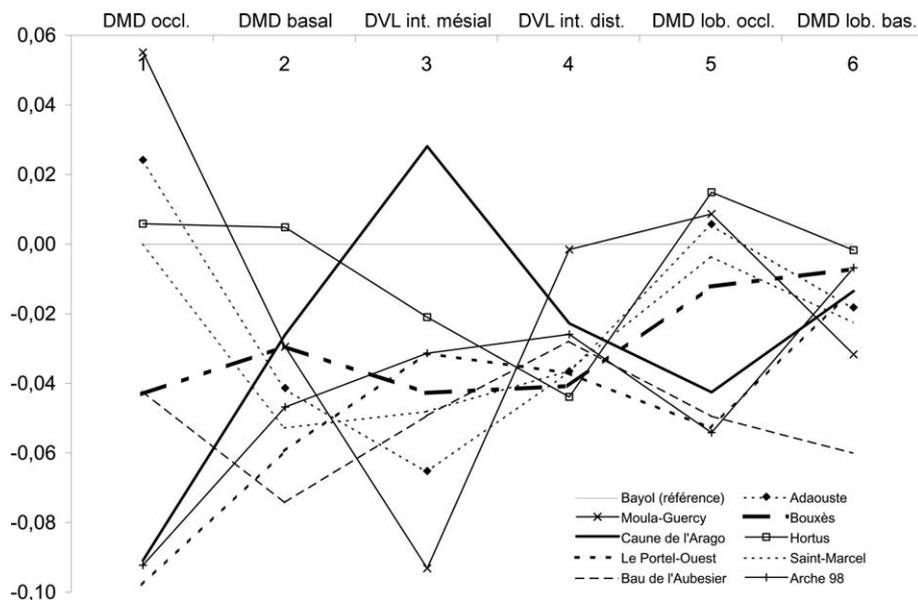


Fig. 5. Diagramme des rapports des dimensions moyennes des M³ de *Capra caucasica* et de *Capra ibex* : Bayol (Base de référence).

Fig. 5. Ratio diagram of M³ average measurements of *Capra caucasica* from various deposits and *Capra ibex* from Bayol (Standard base).

3.2. Troisième molaire inférieure

La M₃ (AR H19 HKD11 106) est assez usée mais bien conservée (Fig. 6). Le pli caprin est très faiblement marqué à la base de la couronne comme pour les *C. caucasica* des populations européennes.

La M₃, malgré la variabilité de taille, est celle qui présente la plus grande homogénéité métrique (Tableau 2 et Fig. 7) et le spécimen de l’Arago s’inscrit parfaitement dans les limites de variation des populations de France et dans celles du Caucase occidental (Dzudzuana, Ortvala-Klde et Sakazia).

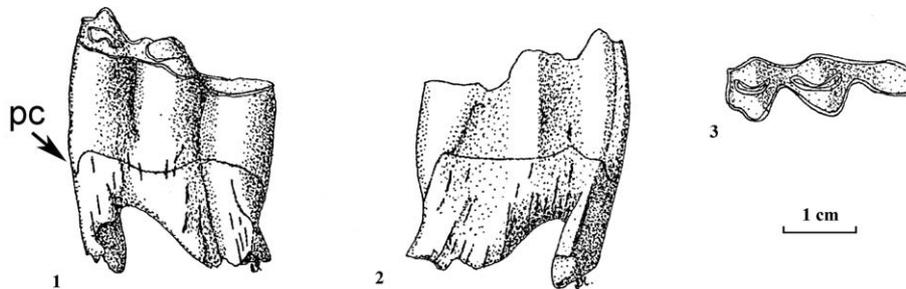


Fig. 6. M₃ de *Capra caucasica* de la Caune de l’Arago. Vues linguale (1), labiale (2) et occlusale (3). pc = pli caprin. Spécimen AR H19 HKD11 106 (dessin : L. Macary, CERP Tautavel).

Fig. 6. *Capra caucasica* M₃ from the Caune de l’Arago. Lingual (1), buccal (2) and occlusal (3) views. Specimen AR H19 HKD11 106 (drawing by L. Macary, CERP Tautavel).

Tableau 2

Dimensions des M₃ de *Capra* (en mm) de la Caune de l’Arago et des sites de comparaison. n = nombre de spécimens, DMD = diamètre mésiodistal, DVL = diamètre vestibulolingual

Capra M₃ measurements (in mm) from the Caune de l’Arago specimen and from other comparative sites. N = number of specimens, DMD = mesiodistal diameter, DVL = buccolingual diameter.

Espèce	Gisement	N	DMD		DVL occlusal			DVL	Référence
			occl.	bas.	lobe 1	lobe 2	lobe 3	basal	
<i>C. caucasica</i>	Caune de l’Arago	1	27,4	27,4	9,6	9,4	6,5	9,6	Rivals, 2002
<i>C. caucasica</i>	Le Portel-Ouest	4	24,9	28,0	8,8	8,4	5,0	9,5	Rivals, 2002
<i>C. caucasica</i>	Baume Moula-Guercy	2	24,9	29,2	9,6	8,9	4,0	9,8	Defleur et al., 2001
<i>C. caucasica</i>	Saint-Marcel	3	26,6	28,4	9,4	9,3	5,4	10,2	Defleur et al., 2001
<i>C. caucasica</i>	Dzudzuana (Géorgie)	1	28,7	32,5	9,9	9,8	5,5	10,5	Rivals, 2002
<i>C. caucasica</i>	Ortvala-Klde (Géorgie)	4	26,5	30,3	8,6	8,2	5,6	10,4	Rivals, 2002
<i>C. caucasica</i>	Sakazia (Géorgie)	6	27,0	27,9	9,5	9,1	5,8	10,3	Rivals, 2002

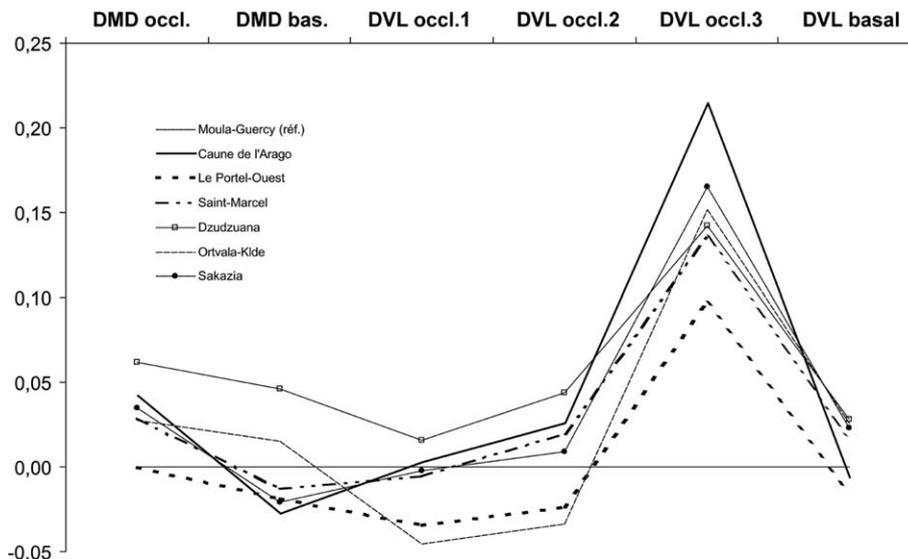


Fig. 7. Diagramme des rapports des dimensions moyennes des M₃ de *Capra caucasica* (Base de référence : Baume Moula-Guercy).

Fig. 7. Ratio diagram of M₃ average measurements of *Capra caucasica* (Standard base: Baume Moula-Guercy).

3.3. Deuxièmes phalanges

Sur la face palmaire des deuxièmes phalanges, le bord supérieur des condyles émet une digitation qui rejoint les tubercules proximoaxiaux. Le tubercule proximoabaxial forme une masse compacte (Fig. 8). Les mesures sont fournies dans les Tableaux 3 et 4.

3.3.1. Phalange antérieure

Le dos de la face axiale n'est pas pincé comme chez *Hemitragus* car le tubercule d'insertion proximoaxial est moins dé-

veloppé. Le condyle axial n'est pas aussi aigu que chez le tahr des Cèdres. Parmi toutes les populations considérées, c'est celle d'Ortvala Cave (Géorgie) qui présente le plus de similitudes métriques avec la Caune de l'Arago (Tableau 3 et Fig. 9). On remarque que, dans ce dernier site, les spécimens sont les plus petits connus à ce jour.

3.3.2. Phalange postérieure

À la différence d'*Hemitragus*, la phalange postérieure ne possède pas de dépression ovale (Crégut-Bonnoure, 1995), tout comme sur le *C. caucasica* de l'Hortus. Les données mé-

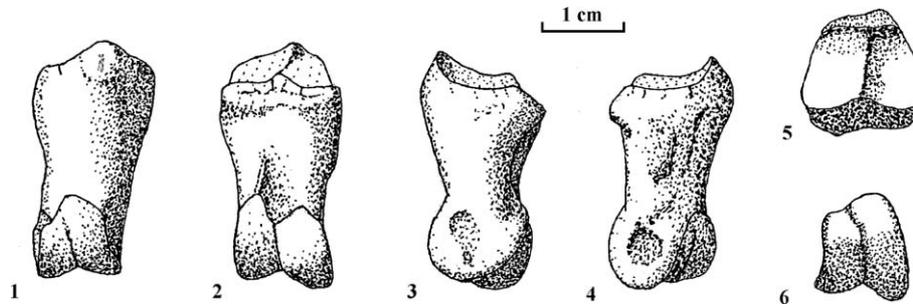


Fig. 8. Deuxième phalange postérieure de *Capra caucasica*. Vues dorsale (1), plantaire (2), abaxiale (3), axiale (4), proximale (5) et distale (6). Spécimen AR J20 JLE3 1514 (dessin : L. Macary, CERP Tautavel).
 Fig. 8. *Capra caucasica* posterior second phalanx. Volar (1), plantar (2), abaxial (3), axial (4), proximal (5) and distal (6) views. Specimen AR J20 JLE3 1514 (drawing by L. Macary, CERP Tautavel).

Tableau 3

Dimensions des deuxièmes phalanges antérieures de *Capra caucasica* (en mm) de la Caune de l'Arago et des sites de comparaison. *n* = nombre de spécimens. Description des mesures = 1 : Hauteur médiane. 2 : Hauteur latérale axiale. 3 : Hauteur latérale abaxiale. 4 : Diamètre transversal (DT) total de l'extrémité supérieure. 5 : Diamètre antépostérieur (DAP) total de l'extrémité supérieure. 6 : DT articulaire de l'extrémité supérieure. 7 : DAP médian de l'extrémité supérieure. 8 : DT de la facette articulaire axiale. 9 : DT de la facette articulaire abaxiale. 10 : DAP de la facette articulaire axiale. 11 : DAP de la facette articulaire abaxiale. 12 : DT du milieu de la diaphyse. 13 : DAP du milieu de la diaphyse. 14 : DT articulaire distal. 15 : DAP du condyle axial. 16 : DAP du condyle abaxial. 17 : DAP intercondyloire. 18 : Hauteur entre le sommet supromédian et le haut de l'articulation distale

Capra caucasica anterior second phalanx measurements (in mm) from the Caune de l'Arago specimen and from other comparative sites. *N* = number of specimens.

	N	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	Référence
Arago F24 FPD5 1325		26,8	25,6	22,9				11,4	8,2	8,8		12,5	12,5	12,7	12,9	11,5	16,4	11,3	15,6	
Arago J20 JLE3 1572					16,8	18,0		11,0		8,3	11,7	13,4								
Hortus	7	30,8	29,3	26,5	20,6	20,4	20,0	13,9	9,4	10,4	14,1	16,2	16,0	14,5	16,3	13,0	17,6	13,3	18,2	Rivals, 2002
Ortvala Cave	4	30,2	29,0	26,2	18,1	18,8	18,3	18,5	8,5	9,2	12,4	14,0	13,9	14,3	14,0	12,1	17,8	12,1	17,5	Rivals, 2002
Sakazia	1	28,4	27,6	24,3	18,2	18,0	17,2	11,6	9,3	9,2	12,4	13,1	14,1	13,0	14,3	11,5	15,5	11,3	17,0	Rivals, 2002
Ortvala-Klde	9	32,6	31,1	28,4	19,2	19,9	18,7	13,0	9,0	9,9	13,8	14,1	13,5	13,1	14,7	13,3	15,7	12,7	21,0	Rivals, 2002

Tableau 4

Dimensions des deuxièmes phalanges postérieures de *Capra caucasica* (en mm) de la Caune de l'Arago et des sites de comparaison. *n* = nombre de spécimens. Voir le Tableau 3 pour la description des mesures

Capra caucasica posterior second phalanx measurements (in mm) from the Caune de l'Arago specimen and from other comparative sites. *N* = number of specimens. See Table 3 for measurement description.

	N	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	Référence
Arago J20 JLE3 1514		27,4	25,1	23,8	14,7	14,9	14,7	9,9	7,0	8,0	10,7	11,1	11,1	9,5	11,5	9,8	12,7	9,7	18,2	Rivals, 2002
Arago K19 KKD3 R14248													11,6	11,2	11,8	11,2	12,4	10,0		Rivals, 2002
Hortus	9	31,5	29,1	27,3	18,3	18,7	17,6	11,9	8,0	9,1	12,4	13,3	13,8	11,7	14,0	12,4	14,9	12,1	20,7	Rivals, 2002
Portel-Ouest	1	28,8	26,7	25,2	15,0	15,6	14,4	9,9	6,9	7,4	10,7	11,6	11,5	10,3	11,1	10,0	14,0	10,4	19,4	Rivals, 2002
Bau de l'Aubesier	1	30,0	28,5	26,6	15,4	17,6	15,4	11,0	7,5	7,4	12,0	12,0	11,3	10,5					21,9	Fernandez, 2001
Ortvala Cave	4	34,9	33,9	33,6	18,4	18,4	17,6	15,8	8,4	8,7	12,9	13,5	13,3	12,2	14,2	12,7	15,8	12,2	23,7	Rivals, 2002
Ortvala-Klde	9	32,6	31,1	28,4	19,2	19,9	18,7	13,0	9,0	9,9	13,8	14,1	13,5	13,1	14,7	13,3	15,7	12,7	21,0	Rivals, 2002

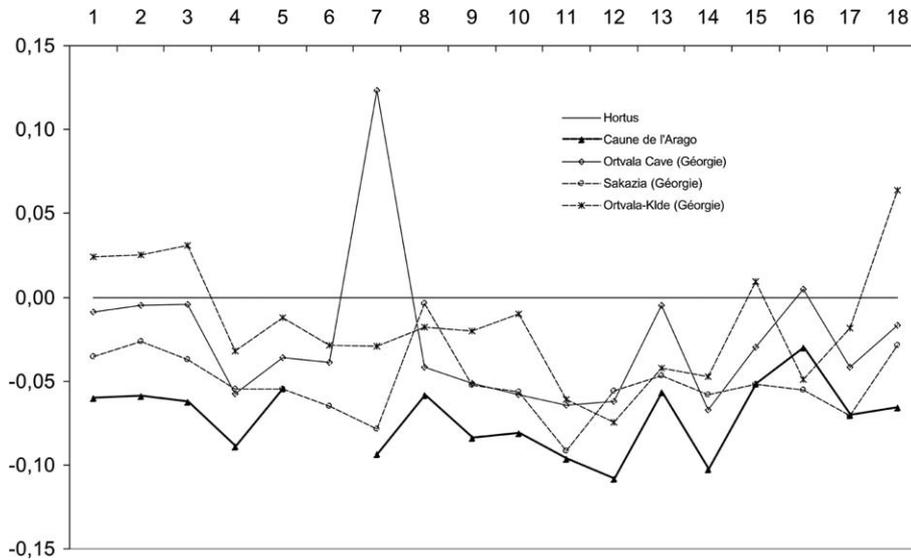


Fig. 9. Diagramme des rapports des dimensions moyennes de la deuxième phalange antérieure de *Capra caucasica* (Base de référence : Hortus). Voir le Tableau 3 pour la description des mesures.

Fig. 9. Ratio diagram of second anterior phalanx average measurements of *Capra caucasica* (Standard base: Hortus). See Table 3 for measurements description.

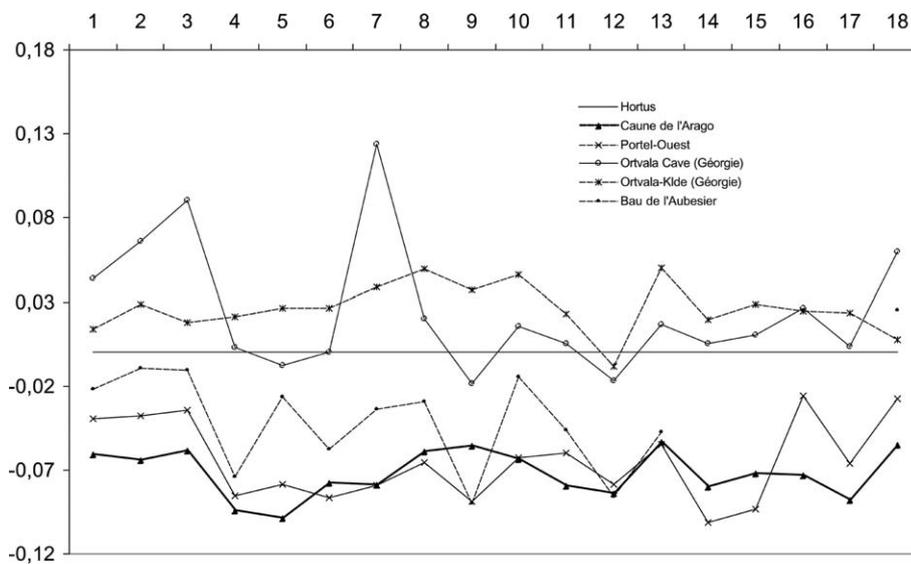


Fig. 10. Diagramme des rapports des dimensions moyennes de la deuxième phalange postérieure de *Capra caucasica* (Base de référence : Hortus). Voir le Tableau 3 pour la description des mesures.

Fig. 10. Ratio diagram of second posterior phalanx average measurements of *Capra caucasica* (Standard base: Hortus). See Table 3 for measurements description.

triques montrent une très forte affinité entre l'Arago et le Portel-Ouest (Tableau 4 et Fig. 10). Bien que morphologiquement identiques à ces deux dernières, les populations des sites du Caucase (Orvala Cave et Orvala-Klde) sont plus robustes. La population de la Caune de l'Arago reste toujours de taille inférieure à celle de l'Hortus et du Bau de l'Aubesier.

3.4. Synthèse

Les analyses montrent que le bouquetin de l'Arago correspond à *C. caucasica*. Il est très proche des populations pyrénéennes du Portel-Ouest et de l'Arche 98, ce qui suggère une différence entre le groupe pyrénéen et les populations du Mas-

sif Central (Bouxès, Hortus, Baume Moula-Guercy, Saint-Marcel-d'Ardèche) auxquelles s'adjoignent celles de Provence (Adaouste, Bau de l'Aubesier). Toutes ces populations ont été attribuées à *Capra caucasica praepyrenaica* Crégut-Bonnoure, 2002 (Crégut-Bonnoure, 2002).

Cependant en ce qui concerne nos sites, l'échantillonnage est faible et une certaine prudence est de rigueur. Les caractères morphologiques, en particulier ceux observés sur la M³ de la Caune de l'Arago, du Portel-Ouest et d'Arche 98, indiquent des affinités nettes avec le bouquetin des Pyrénées, *Capra pyrenaica*, chez qui l'aile métastylaire est peu saillante et les styles sont peu saillants et étroits. En revanche, ces caractères éloignent le *Capra* de la Caune de l'Arago des restes trouvés plus à l'Est (Massif Central et Provence).

4. Le tahr des Cèdres, *H. cedrensis* Crégut-Bonnoure, 1989

Le tahr des Cèdres, *H. cedrensis* a été défini sur le matériel fossile de la grotte des Cèdres, située dans le département du Var et dont la séquence est corrélée au stade isotopique 6 (Crégut-Bonnoure, 1989, 1995). L'espèce a également été reconnue dans les sites de Rigabe (Var) et Saint-Marcel-d'Ardèche (Ardèche) par Crégut-Bonnoure (1995) ainsi qu'au Bau de l'Aubesier (Vaucluse) par Fernandez (2001). Le taxon a été signalé à la Caune de l'Arago dans le niveau des Terres brunes par Monchot (1996) mais il y est décrit pour la première fois par Rivals (2002).

On peut inventorier 56 restes : 14 jugales supérieures (un D^4 , un P^2 , deux P^3 , deux P^4 , quatre M^1 , un M^2 , deux M^3 et un M^{1-2} , sept jugales inférieures (un P_3 , deux P_4 , deux M_1 et deux M_3) et 35 ossements (un fragment d'humérus, un fragment de radius, un fragment d'ulna, un pyramidal, un fragment de métapode antérieur, un cubonaviculaire, cinq talus, quatre métapodes postérieurs (dont un complet), neuf premières phalanges, six deuxième phalanges et cinq troisième phalanges).

À nouveau, seuls les éléments les plus significatifs sont présentés ici. Il s'agit de quelques restes dentaires et des métapodes postérieurs.

4.1. Premières et deuxième molaires supérieures

La racine postérolinguale de la M^1 est bien plus développée que celle de *Capra*, alors que la racine de la face distale est moins étendue. De plus, la limite cément–émail est assez basse (Fig. 11). D'après Crégut-Bonnoure (1995), ces deux critères sont caractéristiques du genre *Hemitragus*. Sur la M^1 de la Caune de l'Arago plusieurs caractères sont spécifiques à *H. cedrensis* : le parastyle est moins large et les plis du para-

cône et du métacône sont plus étroits que chez *Hemitragus bonali* Harle et Stehlin, 1913.

Un seul exemplaire, AR J19 JKD11 649, est attribuable à une M^2 gauche (Fig. 12). À la différence de celle du bouquetin, cette dent a des styles étroits. Elle ne présente pas d'épaississement basal du parastyle comme chez *H. bonali*. Vers la base le parastyle s'infléchit vers l'arrière tout en gardant une épaisseur constante (Crégut-Bonnoure, 1995).

Les dimensions des M^1 et M^2 sont du même ordre de grandeur que celles du tahr de la grotte des Cèdres et, excepté pour les longueurs (mesures 1 et 2), la dent est plus courte que celle des Cèdres (Tableaux 5,6 et Figs. 13,14).

4.2. Troisième molaire supérieure

Les deux spécimens (AR I23 IOB3 106 qui est sans lobe mésial et AR I24 IPB4 799) sont de petite taille (Fig. 15). Le métastyle est rectiligne et aucune aile métastylaire n'est discernable, ce qui est caractéristique du genre *Hemitragus*. De plus, le métastyle à une base faiblement infléchi vers le mésostyle (le parastyle est cassé sur les deux exemplaires). Du côté postérolingual, le lobe distal n'est pas caréné comme chez *H. bonali*, mais de contour arrondi comme chez *H. cedrensis*.

Les dimensions sont similaires à celles données pour les Cèdres et Rigabe (Tableau 7 et Fig. 16). Au niveau occlusal, le diamètre vestibulolingual total du lobe mésial (mesure 3) est inférieur à celui des populations varoises. Par rapport à Saint-Marcel-d'Ardèche, une différence importante apparaît quant à la largeur des surfaces interstyloires (mesures 9 et 10). Ces dernières sont plus étroites que celles des individus des autres sites de comparaison, caractère également observé à partir des données du Bau de l'Aubesier. La M^3 de la Caune de l'Arago est moins large que dans les populations provençales d'*H. cedrensis*.

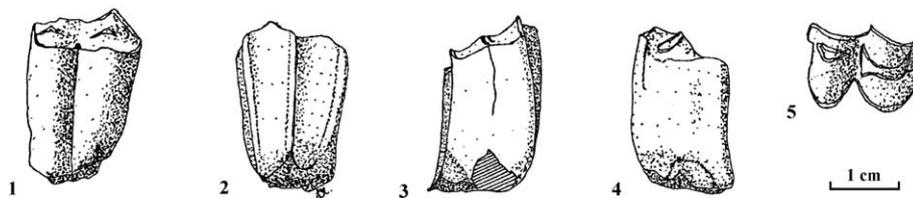


Fig. 11. M^1 gauche d'*Hemitragus cedrensis*. Vues linguale (1), labiale (2), distale (3), mésiale (4) et occlusale (5). Spécimen AR K19 KKD2 197 (dessin : L. Macary, CERP Tautavel).

Fig. 11. *Hemitragus cedrensis* left M^1 . Lingual (1), buccal (2), distal (3), mesial (4) and occlusal (5) views. Specimen AR K19 KKD2 197 (drawing by L. Macary, CERP Tautavel).

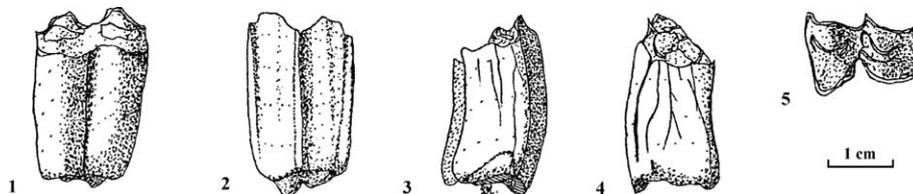


Fig. 12. M^2 gauche d'*Hemitragus cedrensis*. Vues linguale (1), labiale (2), distale (3), mésiale (4) et occlusale (5). Spécimen AR J19 JKD11 649 (dessin : L. Macary, CERP Tautavel).

Fig. 12. *Hemitragus cedrensis* left M^2 . Lingual (1), buccal (2), distal (3), mesial (4) and occlusal (5) views. Specimen AR J19 JKD11 649 (drawing by L. Macary, CERP Tautavel).

Tableau 5

Dimensions des M¹ d'*Hemitragus cedrensis* (en mm) de la Caune de l'Arago et des sites de comparaison. *n* = nombre de spécimens, **DMD** = diamètre mésiodistal, **DVL** = diamètre vestibulolingual

Hemitragus cedrensis M¹ measurements (in mm) from the Caune de l'Arago specimen and from other comparative sites. *N* = number of specimens, **DMD** = mesiodistal diameter, **DVL** = buccolingual diameter.

Espèce	Gisement	N	DMD		DVL occlusal				DVL basal	Références
			occl.	basal	1er lobe		2ème lobe		total	
					total	médian	total	médian		
1	2	3	4	5	6	7				
<i>H. cedrensis</i>	Arago I19 IKD8 223		13,3	11,1	11,7	11,5	10,2	10,2	12,2	Rivals, 2002
	Arago K19 KKD2 197		14,6	11,6	12,0	10,9	10,5	9,9	12,7	
	Arago K19 KKD46 1937		11,8		11,8	11,6	10,8	10,7	13,3	
	Arago R 12527		14,0							
<i>H. cedrensis</i>	Cèdres	8	15,86	12,73	11,88	11,04	10,35	9,64	12,51	Crégut-Bonnaure, 1995
<i>H. cedrensis</i>	Bau de l'Aubesier	23	15,15	11,12	11,09	10,33	9,72	8,87	11,95	Fernandez, 2001
<i>H. bonali</i>	Caune de l'Arago	13	16,25	13,43	12,44	11,72	10,86	10,2	14,29	Rivals, 2002

Tableau 6

Dimensions des M² d'*Hemitragus cedrensis* (en mm) de la Caune de l'Arago et des sites de comparaison. *n* = nombre de spécimens, **DMD** = diamètre mésiodistal, **DVL** = diamètre vestibulolingual

Hemitragus cedrensis M² measurements (in mm) from the Caune de l'Arago specimen and from other comparative sites. *N* = number of specimens, **DMD** = mesiodistal diameter, **DVL** = buccolingual diameter.

Espèce	Gisement	N	DMD		DVL occlusal				DVL basal	Références
			occl.	basal	1er lobe		2ème lobe		total	
					total	médian	total	médian		
1	2	3	4	5	6	7				
<i>H. cedrensis</i>	Arago J19 JKD11 649		15,42	12,60	11,63	10,76	9,77	9,28	13,15	Rivals, 2002
<i>H. cedrensis</i>	Cèdres	12	17,53	15,18	11,64	10,67	9,94	9,12	13,21	Crégut-Bonnaure, 1995
<i>H. cedrensis</i>	Bau de l'Aubesier	17	16,95	13,70	11,56	10,55	9,74	8,89	12,70	Fernandez, 2001
<i>H. bonali</i>	Caune de l'Arago	21	19,02	17,64	13,75	12,52	11,73	10,81	16,00	Rivals, 2002

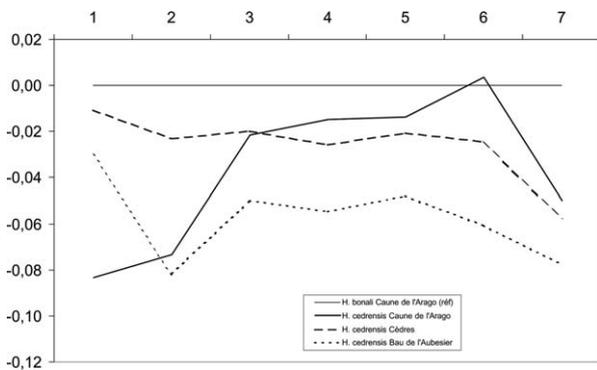


Fig. 13. Diagramme des rapports des dimensions moyennes des M¹ d'*Hemitragus cedrensis* (Base de référence : *H. bonali* de la Caune de l'Arago). Voir le Tableau 5 pour la description des mesures.

Fig. 13. Ratio diagram of M¹ average measurements of *Hemitragus cedrensis* (Standard base: *H. bonali* from the Caune de l'Arago). See Table 5 for measurements description.

4.3. Troisième prémolaire inférieure

La P₃ est représentée par deux exemplaires, AR I21 IMD4 689 (peu usée) et AR I18 IJD5 3152. Les nombreuses différen-

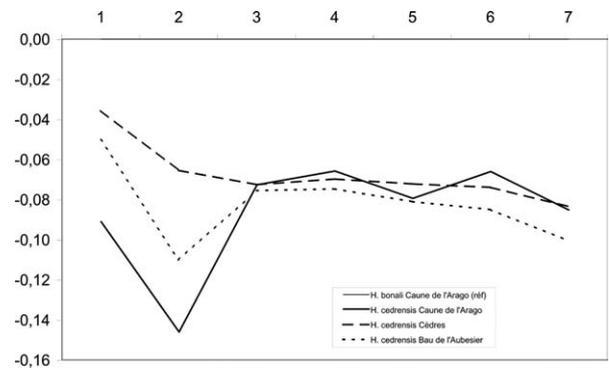


Fig. 14. Diagramme des rapports des dimensions moyennes des M² d'*Hemitragus cedrensis* (Base de référence : *H. bonali* de la Caune de l'Arago). Voir le Tableau 6 pour la description des mesures.

Fig. 14. Ratio diagram of M² average measurements of *Hemitragus cedrensis* (Standard base: *H. bonali* from the Caune de l'Arago). See Table 6 for measurements description.

ces par rapport à *H. bonali*, décrites par Crégut-Bonnaure (1995), se situent sur la face linguale. La vallée linguale est bien individualisée (Fig. 17). Le métaconide, fortement dilaté, est rectiligne et oblique, il ne forme pas un coude comme chez *H. bonali*. La partie distale, en arrière de la vallée linguale, est

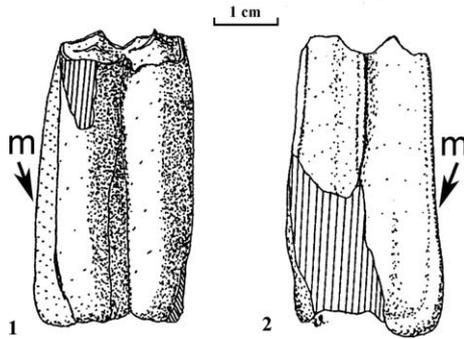


Fig. 15. M^3 droite d'*Hemitragus cedrensis*. Vues linguale (1) et labiale (2). m = métastyle. Spécimen AR I24 IPB4 799 (dessin : L. Macary, CERP Tautavel).

Fig. 15. *Hemitragus cedrensis* right M^3 . Lingual (1) and buccal (2) views. Specimen AR I24 IPB4 799 (drawing by L. Macary, CERP Tautavel).

sub-verticale. Au niveau de la surface vestibulaire, le sillon interlobaire est profond et l'hypoconide est bien développé.

Le diagramme de la Fig. 18 (réalisé à partir des mesures du Tableau 8) confirme la forte ressemblance métrique avec le tahr de la grotte des Cèdres. Un indice qui correspond au rapport de la longueur de la vallée linguale à la longueur occlusale a été établi. Il est supérieur à 0,5 pour les P_3 de tahr (*H. bonali* et *H. cedrensis*) alors que pour le bouquetin il est toujours inférieur à 0,5 (Rivals, 2002).

4.4. Quatrième prémolaire inférieure

Sur les deux spécimens identifiés, AR K19 KKE2B 2910 et AR F24 FPD5 526, le métaconide est peu dilaté et, comme l'a décrit Crégut-Bonnoure (1995), la dilatation est limitée au tiers supérieur de la couronne (Fig. 19). Le métaconide est bordé par

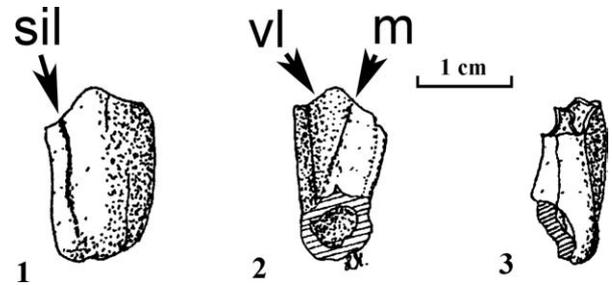


Fig. 17. P_3 droite d'*Hemitragus cedrensis*. Vues labiale (1), linguale (2) et distale (3). vl = vallée linguale, m = métaconide, sil = sillon inter-lobaire. Spécimen AR I21 IMD4 689 (dessin : L. Macary, CERP Tautavel).

Fig. 17. *Hemitragus cedrensis* right P_3 . Buccal (1), lingual (2) and distal (3) views. Specimen AR I21 IMD4 689 (drawing by L. Macary, CERP Tautavel).

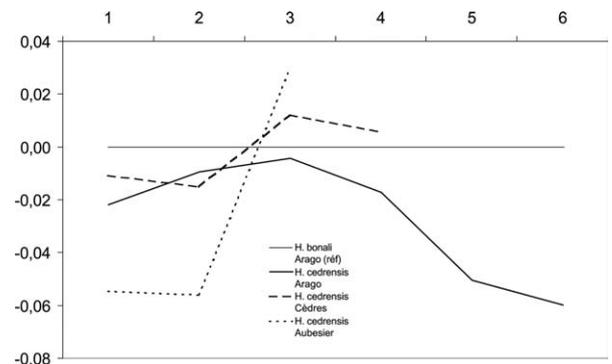


Fig. 18. Diagramme des rapports des dimensions moyennes des P_3 d'*Hemitragus cedrensis* (Base de référence : *H. bonali* de la Caune de l'Arago). Voir le Tableau 8 pour la description des mesures.

Fig. 18. Ratio diagram of P_3 average measurements of *Hemitragus cedrensis* (Standard base: *H. bonali* from Caune de l'Arago). See Table 8 for measurement description.

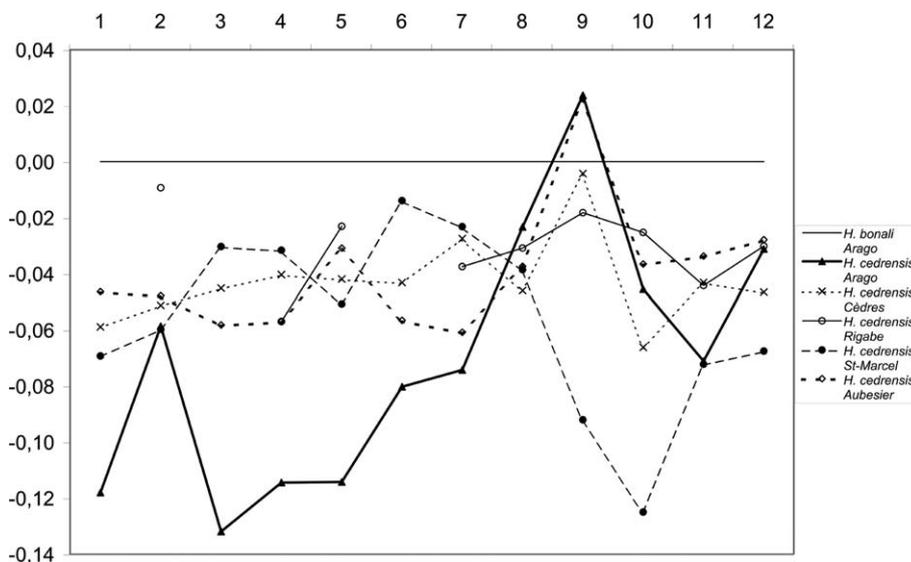


Fig. 16. Diagramme des rapports des dimensions moyennes des M^3 d'*Hemitragus cedrensis* (Base de référence : *H. bonali* de la Caune de l'Arago). Voir le Tableau 7 pour la description des mesures.

Fig. 16. Ratio diagram of M^3 average measurements of *Hemitragus cedrensis* (Standard base: *H. bonali* from Caune de l'Arago). See Table 7 for measurement description.

Tableau 7

Dimensions comparées des M³ pour *H. cedrensis* et *H. bonali* de la Caune de l'Arago et des sites de comparaison (en mm). *n* = nombre de spécimens, **DMD** = diamètre mésiodistal, **DVL** = diamètre vestibulolingual
Comparative measurements of *H. cedrensis* and *H. bonali* M³ (in mm) from the Caune de l'Arago specimens and from other comparative sites. *N* = number of specimens, **DMD** = mesiodistal diameter, **DVL** = buccolingual diameter.

	<i>Hemitragus cedrensis</i>					<i>Hemitragus bonali</i>				
	Cèdres	Rigabe	St-Marcel	Bau de l'Aubesier	Caune de l'Arago	Caune de l'Arago	Escale	Hundsheim	Vaufrey	Aldène
DMD occlusal total										
n	8	-	1	14	1	19	31	9	2	2
min-max	16,9-19,0	-	17,4	15,5-20,3	15,6	17,2-23,0	18,4-26,0	20,9-22,5	18,2-19,7	18,9-26,5
moy	17,82	-	-	18,34	-	20,41	21,48	21,58	-	-
DMD basal total										
n	8	1	1	14	1	17	28	8	2	2
min-max	17,0-21,1	21,0	18,7	17,0-21,0	18,8	18,9-23,1	21,0-27,0	19,0-24,0	18,9-20,3	18,5-26,0
moy	19,07	-	-	19,22	-	21,46	23,17	23,73	-	-
DVL occlusal total du lobe mésial										
n	9	-	1	13	1	19	31	10	2	1
min-max	10,1-12,8	-	11,6	8,9-11,7	9,2	10,3-14,2	10,5-15,3	7,8-13,3	11,4-12,5	12,2
moy	11,21	-	-	10,88	-	12,44	12,72	12,21	-	-
DVL occlusal du lobe mésial sans les styles										
n	9	1	1	13	1	20	31	9	2	4
min-max	8,7-12,3	10,0	10,6	9,8-13,0	8,8	9,1-14,2	8,4-13,7	11,0-12,8	10,0-11,5	10,4-14,6
moy	10,39	-	-	10,00	-	11,40	11,56	12,02	-	-
DVL basal du lobe mésial										
n	9	1	1	13	1	17	28	9	2	2
min-max	11,0-13,3	13,0	12,2	11,2-13,4	10,5	12,7-15,0	13,3-16,5	13,0-14,9	13,0-14,2	12,8-14,0
moy	12,45	-	-	12,77	-	13,71	14,88	13,84	-	-
DVL total du lobe distal										
n	9	-	1	13	1	17	31	10	2	1
min-max	8,5-11,0	-	10,6	8,4-11,0	9,1	8,6-12,7	8,6-12,6	10,3-12,4	10,3-11,0	11,7
moy	9,91	-	-	9,61	-	10,95	10,69	11,55	-	-
DVL du lobe distal sans les styles										
n	9	1	1	13	1	18	31	9	2	3
min-max	8,2-10,8	9,0	9,3	7,1-11,0	8,3	7,2-11,5	8,4-11,9	9,6-11,3	8,7-10,4	9,3-11,7
moy	9,21	-	-	8,53	-	9,81	9,79	10,24	-	-
DVL basal du lobe distal										
n	8	1	1	13	1	15	28	8	2	2
min-max	10,1-12,0	11,4	11,2	10,4-12,1	11,6	11,5-13,2	10,8-14,0	11,4-12,9	12,0-12,4	11,6-12,3
moy	11,01	-	-	11,23	-	12,24	12,64	12,23	-	-
Largeur de la surface interstyliaire mésiale										
n	7	1	1	13	1	19	28	10	2	4
min-max	6,0-7,4	6,4	5,4	6,2-8,0	7,1	5,7-7,5	7,0-9,2	6,8-8,6	6,0-6,4	6,5-8,4
moy	6,61	-	-	7,03	-	6,68	7,93	7,36	-	-
Largeur de la surface interstyliaire distale										
n	7	1	1	13	2	18	28	9	2	3
min-max	6,8-8,0	7,8	6,2	6,4-8,8	7,3-7,6	7,3-9,2	7,3-10,2	7,2-10,3	7,1-8,7	7,5-9,4
moy	7,1	-	-	0,58	-	8,27	8,78	8,50	-	-
DMD des lobes au niveau occlusal										
n	7	1	1	13	1	21	30	8	2	3
min-max	15,0-17,6	16,0	15,0	14,1-18,2	15,0	15,7-19,2	16,5-21,5	15,7-19,0	17,0-16,3	15,9-20,8
moy	16,04	-	-	16,39	-	17,71	18,08	17,60	-	-
DMD des lobes au niveau basal										
n	7	1	1	14	1	19	29	8	2	3
min-max	15,7-17,0	17,0	15,6	15,5-18,3	17,0	16,3-20,1	17,4-22,7	16,0-20,4	16,7-18,9	15,2-20,3
moy	16,37	-	-	17,09	-	18,22	19,22	18,78	-	-
	Crégut-Bonnouire, 1995			Fernandez, 2001		Rivals, 2002			Crégut-Bonnouire, 1995	

un sillon distal très peu marqué et très large. Les dents étant usées, il n'est pas possible d'apprécier la dilatation de l'entocône. Les stylides sont peu saillants. L'hypoconide est bien développé et plus large que chez *H. bonali*.

Par rapport au tahr de la grotte des Cèdres, le diamètre vestibulolingual occlusal mesuré au niveau de la surface interstyliaire est nettement plus faible (Tableau 9 et Fig. 20, mesure 4). Ceci montre donc que les styles sont un peu plus saillants que

ceux des Cèdres. De plus, le DVL au collet (mesure 5) est supérieur dans la population de la Caune de l'Arago.

4.5. Troisième molaire inférieure

Le pli caprin des deux spécimens identifiés (AR J20 JLE2 1757 et AR I20 ILD12 360 au 1^{er} lobe absent) est peu marqué

Tableau 8

Dimensions des P₃ d'*Hemitragus cedrensis* (en mm) de la Caune de l'Arago et des sites de comparaison. *n* = nombre de spécimens, **DMD** = diamètre mésiodistal, **DVL** = diamètre vestibulolingual

Hemitragus cedrensis P₃ measurements (in mm) from the Caune de l'Arago specimen and from other comparative sites. *N* = number of specimens, **DMD** = mesiodistal diameter, **DVL** = buccolingual diameter.

Espèce	Gisement	N	DMD		DVL occlusal		DVL	Longueur	Indice	Références
			occl.	basal	1er lobe	2è lobe	basal	vallée ling.		
			1	2	3	4	5	6		
<i>H. cedrensis</i>	Arago I18 IJD5 3152		8,7	8,2	5,3	5,8	5,8	4,5	0,52	Rivals, 2002
	Arago I21 IMD4 689		8,9	8,0	5,0	5,3	6,0	4,8		
<i>H. cedrensis</i>	Cèdres	4	9,05	8,00	5,35	5,85		5,45	0,56	Crégut-Bonnoure, 1995
<i>H. cedrensis</i>	Bau de l'Aubesier	17	8,18	7,28	5,57					Fernandez, 2001
<i>H. bonali</i>	Caune de l'Arago	24	9,28	8,28	5,20	5,78	6,65	5,34	0,57	Rivals, 2002

Tableau 9

Dimensions des P₄ d'*Hemitragus cedrensis* (en mm) de la Caune de l'Arago et des sites de comparaison. *n* = nombre de spécimens, **DMD** = diamètre mésiodistal, **DVL** = diamètre vestibulolingual

Hemitragus cedrensis P₄ measurements (in mm) from the Caune de l'Arago specimen and from other comparative sites. *N* = number of specimens, **DMD** = mesiodistal diameter, **DVL** = buccolingual diameter.

Espèce	Gisement	N	DMD		DVL occlusal		DVL	Références
			occl.	basal	1er lobe	2è lobe	basal	
			1	2	3	4	5	
<i>H. cedrensis</i>	Arago F24 FPD5 526		9,3	9,0	6,3	4,5	6,7	Rivals, 2002
	Arago K19 KKE2B 2910		10,6	9,1	6,5	5,4	6,8	
<i>H. cedrensis</i>	Cèdres	9	10,94	9,56	6,35	5,58	5,94	Crégut-Bonnoure, 1995
<i>H. cedrensis</i>	Bau de l'Aubesier	19	9,54	8,85	6,22	5,22	6,47	Fernandez, 2001
<i>H. bonali</i>	Caune de l'Arago	20	10,77	9,61	6,84	5,88	6,89	Rivals, 2002

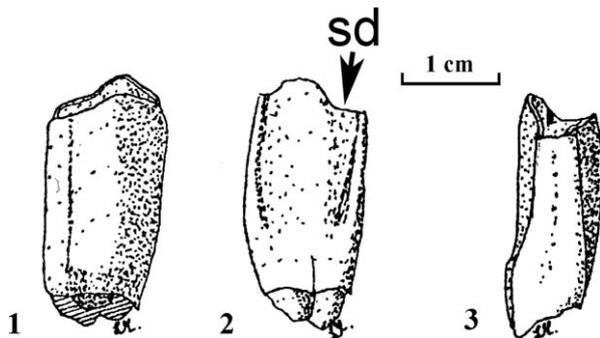


Fig. 19. P₄ droite d'*Hemitragus cedrensis*. Vues labiale (1), linguale (2) et distale (3). sd = sillon distal. Spécimen AR F24 FPD5 526 (dessin : L. Macary, CERP Tautavel).

Fig. 19. *Hemitragus cedrensis* right P₄. Buccal (1), lingual (2) and distal (3) views. Specimen AR F24 FPD5 526 (drawing by L. Macary, CERP Tautavel).

(Fig. 21), comme chez *H. cedrensis* de la grotte des Cèdres, qui l'est beaucoup moins que celui des spécimens de Rigabe. La carène formée par ce pli n'est bien nette que du côté lingual. La base de la couronne est moins évasée que ce qui peut être observé chez *H. bonali*. En vue linguale, chez *Capra*, le troisième lobe est séparé de son voisin par une profonde échancrure. Sur les spécimens de la Caune de l'Arago, cette dernière est beaucoup moins marquée. Enfin, le bord distal du dernier lobe de la dent est presque subrectiligne. Ces caractères sont spécifiques du tahr des Cèdres.

Ces molaires ont des dimensions plus réduites que celles du tahr des Cèdres, du Bau de l'Aubesier et de Rigabe (Tableau 10 et Fig. 22). C'est toutefois de Rigabe, et à un degré moindre du Bau de l'Aubesier, que les proportions sont les plus proches, ce qui est en accord avec les analogies morphologiques.

4.6. Métapodes postérieurs

Quatre métapodes postérieurs sont attribuables au tahr des Cèdres. Trois d'entre eux avaient été attribués au bouquetin des Alpes (*C. ibex*) par Monchot (1996). Le métapode postérieur complet (AR I24 IPC10 1673) est relativement plus gracile que celui du bouquetin (Fig. 23). Chez cette espèce le bord dorsal de l'articulation proximale est étroit et anguleux, alors que sur nos spécimens il est plus large comme l'a décrit Crégut-Bonnoure (1995) chez *H. cedrensis*. De plus, la facette postéro-interne correspondant au petit cunéiforme est déjetée vers le côté médial, alors qu'elle l'est vers le milieu de l'os chez le bouquetin. Chez *Capra*, la facette correspondant à la petite facette du cubonavculaire est plus saillante que chez *Hemitragus* et que sur les spécimens de l'Arago. Au niveau de l'extrémité distale, chez *Capra* les reliefs sont saillants autour du foramen nourricier alors qu'ici comme chez *Hemitragus*, ils sont globalement moins marqués, et deviennent totalement absents au-dessus du foramen.

Tableau 10

Dimensions des M₃ d'*Hemitragus cedrensis* (en mm) de la Caune de l'Arago et des sites de comparaison. *n* = nombre de spécimens, **DMD** = diamètre mésiodistal, **DVL** = diamètre vestibulolingual

Hemitragus cedrensis M₃ measurements (in mm) from the Caune de l'Arago specimen and from other comparative sites. *N* = number of specimens, **DMD** = mesiodistal diameter, **DVL** = buccolingual diameter.

Espèce	Gisement	N	DMD		DVL occlusal			DVL	Référence
			occl.	bas.	lobe 1	lobe 2	lobe 3	basal	
<i>H. cedrensis</i>	Arago I20 ILD12 360					7,8	3,9	Rivals, 2002	
	Arago J20 JLE2 1757			22,6		6,9	3,5	8,4	Rivals, 2002
<i>H. cedrensis</i>	Cèdres	14	22,9	24,1	8,6	8,3	4,4	9,2	Crégut-Bonnaure, 1995
<i>H. cedrensis</i>	Rigabe	2	24,1	23,2	8,4	8,0	4,1	9,1	Crégut-Bonnaure, 1995
<i>H. cedrensis</i>	Bau de l'Aubesier	15	22,1	23,1	8,1	7,8	4,4	8,6	Fernandez, 2001
<i>H. bonali</i>	Caune de l'Arago	24	25,2	26,1	9,0	9,0	5,0	9,7	Rivals, 2002

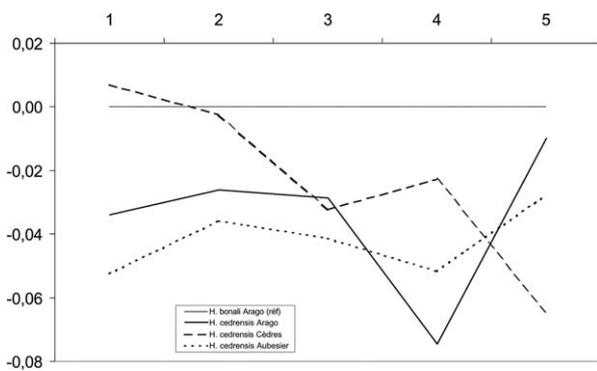


Fig. 20. Diagramme des rapports des dimensions moyennes des P₄ d'*Hemitragus cedrensis* (Base de référence : *H. bonali* de la Caune de l'Arago). Voir le Tableau 9 pour la description des mesures.

Fig. 20. Ratio diagram of P₄ average measurements of *Hemitragus cedrensis* (Standard base: *H. bonali* from Caune de l'Arago). See Table 9 for measurement description.

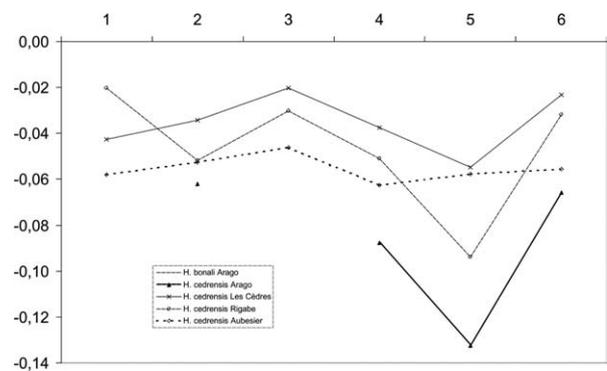


Fig. 22. Diagramme des rapports des dimensions moyennes des M₃ d'*Hemitragus cedrensis* (Base de référence : *H. bonali* de la Caune de l'Arago). Voir le Tableau 10 pour la description des mesures.

Fig. 22. Ratio diagram of M₃ average measurements of *Hemitragus cedrensis* (Standard base: *H. bonali* from Caune de l'Arago). See Table 10 for measurement description.

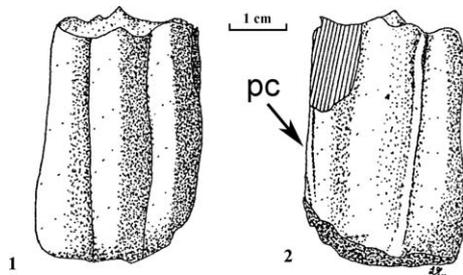


Fig. 21. M₃ droite d'*Hemitragus cedrensis*. Vues labiale (1) et linguale (2). pc = pli caprin. Spécimen AR J20 JLE2 1757 (dessin : L. Macary, CERP Tautavel).

Fig. 21. *Hemitragus cedrensis* right M₃. Buccal (1) and lingual (2) views. Specimen AR J20 JLE2 1757 (drawing by L. Macary, CERP Tautavel).

Sur l'extrémité proximale, le point d'intersection de la droite passant par les points dorsaux et mitoyens des facettes du grand cunéiforme et du cubonavculaire, et de celle qui passe par les points les plus plantaires des facettes du petit cunéiforme et du cubonavculaire est différent entre le tahr et le bouquetin (Crégut-Bonnaure, 1995) : il est en effet plus éloigné dans l'espace chez *Hemitragus*. En conséquence, l'angle ainsi formé par ces deux droites est inférieur à celui mesuré chez le bouquetin. Les mesures effectuées sur les trois spéci-

mens de l'Arago (Fig. 24) donnent des valeurs inférieures ou égales à 20° (AR I24 IPC10 1673 = 16° ; AR H19 HKC1 3 = 20° ; AR J19 JKD1 29 = 18°). Ainsi avec un angle moyen de 18°, ces métapodes postérieurs sont conformes au genre *Hemitragus*. Comme le souligne Crégut-Bonnaure (1995), la différence d'inclinaison des droites est due à la combinaison des caractéristiques morphologiques suivantes : la facette du petit cunéiforme est en moyenne plus courte chez le bouquetin, tandis que celle du grand cunéiforme est plus allongée. Les facettes répondant au cubonavculaire et au petit cunéiforme sont plus allongées chez le tahr. Cette différence, qui a une conséquence sur l'allongement global des facettes et donc sur le diamètre dorsoplantaire des bords axial et abaxial, sera quantifiée par l'analyse métrique.

Au niveau des différences métriques, les mesures 12, 15 et 16 se différencient clairement de celles des exemplaires de la grotte des Cèdres (Tableau 11 et Fig. 25). La facette d'articulation plantaire pour le cubonavculaire est en effet plus longue (mesure 15) et plus large (mesure 16) qu'aux Cèdres. Quant à la facette dorsale pour le cubonavculaire, elle est plus large (mesure 12). Toutefois, la facette d'articulation plantaire pour le cubonavculaire, comme celle correspondant au petit cunéiforme, présente une grande diversité de types morphologiques.

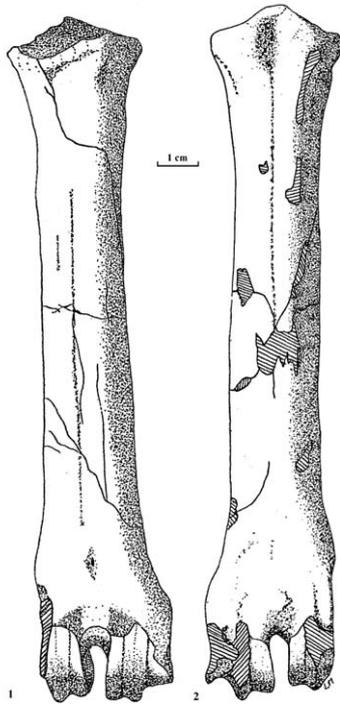


Fig. 23. Métapode postérieur d'*Hemitragus cedrensis* en vues dorsale (1) et plantaire (2). Spécimen AR I24 IPC10 1673 (dessin : L. Macary, CERP Tautavel).

Fig. 23. *Hemitragus cedrensis* metatarsal. Volar (1) and plantar (2) views. Specimen AR I24 IPC10 1673 (drawing by L. Macary, CERP Tautavel).

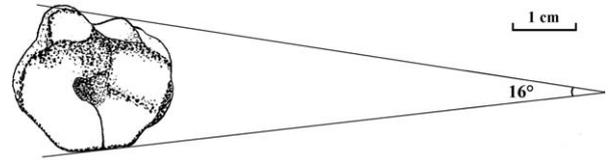


Fig. 24. Extrémité proximale du métapode postérieur d'*Hemitragus cedrensis*. Spécimen AR I24 IPC10 1673 (dessin : L. Macary, CERP Tautavel).

Fig. 24. Proximal end of the metatarsal of *Hemitragus cedrensis*. Specimen AR I24 IPC10 1673 (drawing by L. Macary, CERP Tautavel).

Les mesures obtenues ont donc un fort coefficient de variation, rendant ce caractère difficile à prendre en compte.

Parmi les indices calculés par Crégut-Bonnoure (1995) seuls ceux qui mettent en évidence les différences les plus significatives entre les genres *Hemitragus* et *Capra* ont été calculés à partir des mesures réalisées (Tableau 12). Les dimensions des pièces de la Caune de l'Arago se situent dans l'intervalle de variation des deux genres, *Hemitragus* et *Capra*. Aucun de ces indices ne permet de confirmer l'appartenance des ces métapodes au genre *Hemitragus*.

Deux autres mesures ont été prises afin de quantifier les différences d'allongement des parties médiale et latérale de l'os :

- La mesure 24 correspond au diamètre entre les points dorsaux et mitoyens des facettes du grand cunéiforme et du cubonavculaire et le point le plus plantaire de la facette du petit cunéiforme.

Tableau 11

Dimensions des métapodes postérieurs d'*Hemitragus cedrensis* (en mm) de la Caune de l'Arago et des sites de comparaison. *n* = nombre de spécimens, DT = diamètre transversal, DAP = diamètre antéropostérieur, art. tot. = diamètre total au niveau de l'articulation

Hemitragus cedrensis metatarsals measurements (in mm) from the Caune de l'Arago specimen and from other comparative sites. *N* = number of specimens, DT = transversal diameter, DAP = anteroposterior diameter.

Mesures	Caune de l'Arago				Bau de l'Aubesier N = 5	Les Cèdres N = 2
	AR H19 HKC1 3	AR J19 JKD1 29	AR I24 IPB 801	AR I24 IPC10 1673		
Longueur totale crâniale	1		142,8			
Extr. supérieure	DT art. tot.	5	23,5	23,5	26,0	
	DAP art. tot.	7	24,3	22,9	24,4	
Facette du petit cunéiforme	DAP	8	6,6	6,4	6,5	7,3 - 8
	DT	9	8,8	7,8	8,3	6,5 - 8,2
Facette du grand cunéiforme	DT	10	7,3	8,1	9,7	10 - 10,3
	DAP	11	19,2	17,0	19,7	20,0
Facette antérieure du cubonavculaire	DT	12	10,6	11,4	11,1	11,0
	DAP	13	16,2	15,1	17,3	18,6
DAP entre grd. cunéif. et cubonav.	14	6,5	5,9	6,5	6,7	18,3
Facette antérieure du cubonavculaire	DT	15			9,4	
	DAP	16		4,2	4,6	
Milieu diaphyse	DT	17			18,8	
	DAP	18			17,4	
DT diaph. au foramen nourricier	22			13,8		
D'après Crégut-Bonnoure, 1995	Rivals, 2002				Fernandez, 2001	Crégut-Bonnoure, 1995

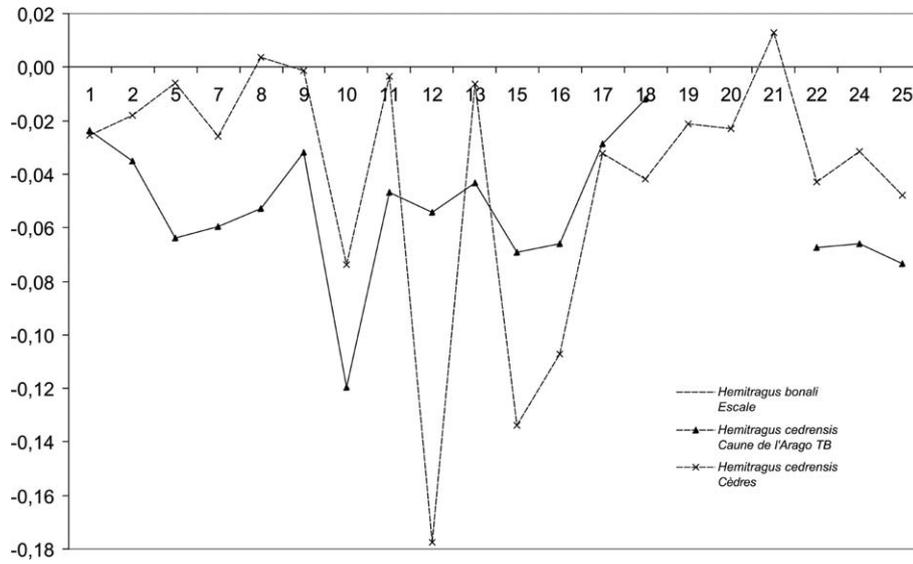


Fig. 25. Diagramme des rapports des dimensions moyennes des métapodes postérieurs de thar des Cèdres (Base de référence : *H. bonali* de l'Escale, données Crégut-Bonnoure, 1995). Voir Tableau 11 pour la description des mesures.

Fig. 25. Ratio diagram of metatarsals average measurements of *Hemitragus cedrensis* (Standard base: *H. bonali* from the Escale cave, data from Crégut-Bonnoure, 1995). See Table 11 for measurement description.

Tableau 12

Indices comparés des mesures de l'extrémité proximale des métapodes postérieurs d'*Hemitragus* et de *Capra* de la Caune de l'Arago et des sites de comparaison. **M** = Moyenne, **EXT** = Extrêmes
 Comparete indexes for *Hemitragus* and *Capra* metatarsals measurements (in mm) from the Caune de l'Arago specimen and from other comparative sites. **M** = Average, **EXT** = Extremes.

Espèce	Gisement		Indice 1 M8 / M7	Indice 2 M8 / M11	Indice 3 M16 / M13	Référence
<i>H. cedrensis</i>	Caune de l'Arago I24 IPC10 1673		0,27	0,33	0,25	
	Caune de l'Arago H19 HKC1 3		0,27	0,34	-	Rivals, 2002
	Caune de l'Arago J19 JKD1 29		0,28	0,38	0,28	
	Les Cèdres CIV 357		0,31	0,36	0,22	Crégut-Bonnoure, 1995
	Les Cèdres C6 S2			0,34		Crégut-Bonnoure, 1995
<i>H. bonali</i>	Escalé	M	0,26	0,35	0,27	Crégut-Bonnoure, 1995
	N = 57	EXT	0,18-0,33	0,24-0,45	0,20-0,34	
	Hundsheim	M	0,26	0,36	0,24	Crégut-Bonnoure, 1995
	N = 10	EXT	0,22-0,29	0,30-0,44	0,21-0,28	
Cimay		0,25	0,34	0,26	Crégut-Bonnoure, 1995	
<i>H. jemlahicus</i>	actuel	M	0,29	0,36	0,26	Crégut-Bonnoure, 1995
	N = 10	EXT	0,22-0,42	0,26-0,52	0,20-0,30	
<i>Capra ibex</i>	Observatoire	M	0,25	0,3	0,29	Crégut-Bonnoure, 1995
	N = 116	EXT	0,19-0,32	0,22-0,41	0,17-0,41	
	Les Pêcheurs	M	0,25	0,32	0,41	Crégut-Bonnoure, 1995
	N = 12	EXT	0,16-0,32	0,19-0,48	0,22-0,41	

Tableau 13

Comparaison de l'indice 4 établi sur les mesures de l'extrémité proximale du métapode postérieur d'*Hemitragus* et de *Capra* de la Caune de l'Arago et des sites de comparaison

Comparison between "index 4" for *Hemitragus* and *Capra* metatarsals measurements (in mm) from the Caune de l'Arago specimen and from other comparative sites.

Espèce	Gisement et numéro d'inventaire	M24	M25	Indice 4 M24-M25
<i>Hemitragus cedrensis</i>	Arago I24 IPC10 1673	25,2	23,1	2,1
	Arago H19 HKC1 3	24,6	21,8	2,8
	Arago J19 JKD1 29	23,9	21,7	2,2
	Cèdres CIV.357	27,6	24,7	2,9
	Cèdres sII C6	25,6	22,4	3,2
<i>Hemitragus bonali</i>	Igue des Rameaux Rx90.F5M.C62.58	29,2	26,2	3,0
	Escale CD66.B161	28,6	26,3	2,3
	Hundsheim 1889/1/17C/M.677	31,4	28,6	2,8
<i>Capra ibex</i>	Valescure MR4.02.053	28,7	22,8	5,9
	Baume Latrone MR4.02.788	29,5	24,7	4,8
	Valescure MR4.02.429	25,5	21,5	4,0
<i>Capra caucasica</i>	Bouxès ZA tA4	24,6	20,6	4,0
	Hortus I9.c22.960	28,4	24,4	4,0
	Azych III-1 5/15 (Univ. Bakou)	31,6	27,4	4,2

- La mesure 25 correspond au diamètre entre les points dorsaux et mitoyens des facettes du grand cunéiforme et du cubonavculaire et le point le plus plantaire de la facette du cubonavculaire.

La différence entre ces deux mesures permet d'obtenir un indice (indice 4). Les résultats montrent que pour *Capra* la valeur est supérieure ou égale à 4,0 alors que pour *Hemitragus* elle est inférieure ou égale à 3,2 (Tableau 13).

4.7. Synthèse

Le tahr du complexe sommital de la Caune de l'Arago est indéniablement un *H. cedrensis* qui présente plus d'affinité avec les individus du site de Rigabe et surtout de Saint-Marcel-d'Ardèche et du Bau de l'Aubesier (en rapport avec sa petite taille) qu'avec celui du site éponyme. Le matériel est dans l'ensemble plus petit. Si les dents supérieures sont plus courtes, les inférieures ne le semblent pas. Il est difficile d'interpréter ces différences ; elles pourraient être une conséquence de la faiblesse de l'échantillonnage.

5. Discussion

C. caucasica et *H. cedrensis* proviennent tous deux d'un niveau de la séquence supérieure de la Caune de l'Arago mal daté car résultant d'un phénomène de mise en place complexe. D'après Perrenoud (1993), deux couches pourraient avoir été injectées dans les niveaux sous-jacents, et qui seraient plus récentes que 92 000 ans. Nous savons qu'à Saint-Marcel-d'Ardèche (stade isotopique 5), *H. cedrensis* a été retrouvé associé à *C. caucasica* (Crégut-Bonnoure, 1989 ; Defleur et al., 2001) tandis qu'au Bau de l'Aubesier (Fernandez, 2001), ces deux espèces sont présentes mais dans deux niveaux différents

puisque *H. cedrensis* a été trouvé dans les niveaux inférieurs attribués aux stades isotopiques 6 et 5e (biozone MNQ 25) et le bouquetin du Caucase dans les niveaux supérieurs datant des stades 5d à 5a (biozone MNQ 26). Dans le cas de la Caune de l'Arago, il est impossible de connaître la provenance stratigraphique exacte et d'en conclure sur la contemporanéité de ces deux taxons.

En ce qui concerne l'âge des découvertes, *C. caucasica* est en France un bouquetin des stades isotopiques 5 et 4. À la Caune de l'Arago, il présente une nette affinité avec les populations pyrénéennes du Portel-Ouest et de l'Arche 98 qui sont contemporaines du Würm ancien (stade isotopique 4). Il y a donc une grande probabilité pour que le bouquetin de la Caune de l'Arago soit contemporain de cette période. Les bouquetins de ces trois sites pyrénéens présentent des différences par rapport à ceux de la bordure du Massif Central (comme l'Hortus) et de Provence. Crégut-Bonnoure (2002) a proposé l'évolution de *C. caucasica* vers *C. caucasica praepyrenaica*. Les populations de bouquetin de la Caune de l'Arago, du Portel-Ouest et d'Arche 98 montrent des caractères morphologiques et métriques qui les rapprochent plus encore de *C. pyrenaica*. La réduction de la taille des individus, observée ici dans les sites pyrénéens, est bien connue pour d'autres espèces de Caprinae (Crégut-Bonnoure, 1989). Ce phénomène n'ayant pas affecté les populations plus à l'Est, on peut supposer que les populations pyrénéennes se sont retrouvées dans un relatif isolement. Ces phénomènes sont connus dans les Pyrénées pour quelques petits mammifères comme la marmotte, *Marmota marmota* (Villalta, 1972 ; Zimina et Gerasimov, 1973 ; Rumiantsev et Bibikov, 1996) ou le desman, *Galemys pyrenaicus* (Peyre, 1956 ; Richard, 1986). Le bouquetin du Caucase a probablement subi une évolution locale plus poussée qui pourrait être liée à l'existence de conditions paléoenvironnementales plus favorables qui restent à préciser.

Le tahr des Cèdres est connu dans quatre gisements dont la séquence stratigraphique est corrélée aux stades isotopiques 6 et 5e. Il est assez bien représenté à la Caune de l'Arago, puisque 56 restes ont pu lui être attribués. Il montre de nombreuses analogies de morphologie et de proportions avec les deux populations provençales des Cèdres et de Rigabe. Toutefois, il est de dimensions relativement plus faibles. On sait que chez *H. bonali* comme chez *H. cedrensis*, la taille des individus diminue tout au long du Pléistocène selon la loi de Bergmann (Crégut-Bonnoure, 1989). Ceci expliquerait la réduction générale de la taille observée à la Caune de l'Arago. Les différences de morphologie observées sur les dents, ajoutées à la réduction de taille, suggèrent que la population de la Caune de l'Arago est plus évoluée que celle de la grotte des Cèdres ; elle pourrait être contemporaine de celle de Saint-Marcel-d'Ardèche datée du stade isotopique 5 et le stade 4 (biozone MNQ 25 et MNQ 26). La présence d'*H. cedrensis* à la Caune de l'Arago confirme l'hypothèse de dispersion de cette espèce hors de la Provence au stade isotopique 5.

En conclusion, l'étude des deux taxons indique que les terres brunes du complexe sommital de la Caune de l'Arago, qui sont présentes seulement dans des fissures et qui contiennent plusieurs niveaux remaniés, se sont vraisemblablement déposées entre la fin du stade isotopique 5 et le stade 4 (biozones MNQ 25 et MNQ 26).

La présence d'*H. cedrensis* dans l'extrémité nord-occidentale du Bassin Méditerranéen traduit sa migration tardive vers cette région où l'espèce persiste jusqu'à la fin du stade isotopique 4. Quant à *C. caucasica*, qui s'est répandu dans tout le Sud-Est de la France sous sa forme *praepyrenaica*, c'est uniquement dans son extrémité occidentale que l'espèce évolue vers *C. pyrenaica*. De futures études paléoenvironnementales permettront de savoir si cette région a constitué une zone de refuge pour certains Caprinae tel *Hemitragus*, comme c'est le cas pour certains petits mammifères.

6. Conclusion

L'étude paléontologique des terres brunes du complexe terminal de la Caune de l'Arago a permis d'enrichir la liste de faune de ce gisement grâce à la mise en évidence de deux espèces rares du Pléistocène de France : *C. caucasica* et *H. cedrensis*. Si leur découverte ne permet pas de résoudre la problématique du nombre des couches stratigraphiques des terres brunes, il est néanmoins possible de dire que la séquence s'est déposée entre le stade isotopique 5 et le stade 4. La découverte d'*H. cedrensis* dans les contreforts orientaux des Pyrénées françaises confirme la diffusion de l'espèce hors de la Provence à partir de l'Eémien. Celle de *C. caucasica* permet d'individualiser les populations de la partie orientale des Pyrénées de celles des bordures du Massif Central et de la Provence.

Remerciements

Je remercie sincèrement Henry de Lumley qui a bien voulu me confier l'étude des Caprini de la Caune de l'Arago et a mis à ma disposition le matériel conservé au Centre Européen de

Recherches Préhistoriques de Tautavel. J'exprime toute ma reconnaissance à Evelyne Crégut-Bonnoure pour ses conseils au cours de cette étude, pour m'avoir permis de consulter les collections du Musée Requien à Avignon, et pour avoir accepté de critiquer ce texte. Je tiens aussi à remercier Jean-Luc Guadelli et Louis Chaix qui ont accepté de critiquer ce manuscrit. Je remercie également Brigitte Deniaux pour ses nombreux conseils lors de la rédaction de cet article et Laurence Macary qui a réalisé la plupart des dessins qui l'illustrent.

Références

- Aliyev, S.D., 1969. La faune du site paléolithique d'Azich. Académie d'Azerbaïdjan SSSR [Section Paléobiologie, Bakou (en russe)].
- Crégut-Bonnoure, E., 1984. The Pleistocene Ovisovinae of Western Europe: temporo-spatial expansion and paleoecological implications. *Biological Papers of the University of Alaska, Special Report* 4, 136–144.
- Crégut-Bonnoure, E., 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. *Geobios* 22, 653–663.
- Crégut-Bonnoure, E., 1992a. Les Caprinae (Mammalia, Bovidae) du Pléistocène d'Europe : intérêts biostratigraphique, paléocologique et archéozoologique. *Mémoires de la Société géologique de France* 160, 85–93.
- Crégut-Bonnoure, E., 1992b. Dynamics of bovid migration in Western Europe during the middle and late Pleistocene. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 153, 177–185.
- Crégut-Bonnoure, E., 1992c. Intérêt biostratigraphique de la morphologie dentaire de *Capra* (Mammalia, Bovidae). *Annales Zoologici Fennici* 28, 273–290.
- Crégut-Bonnoure, E., 1995. Les grands mammifères. In: Defleur, A., Crégut-Bonnoure, E. (Eds.), *Le gisement paléolithique moyen de la Grotte des Cèdres (Var)*. Documents d'Archéologie Française 49, Editions de la Maison des sciences de l'homme. Paris, pp. 54–143.
- Crégut-Bonnoure, E., 2002. Les Ovisovini et Caprini (Mammalia, Artiodactyla, Bovidae, Caprinae) du Plio-Pléistocène d'Europe : systématique, évolution et biochronologie. Thèse de Doctorat d'État ès Sciences, Université Lyon-1 (inédit).
- Defleur, A., Bez, J.-F., Crégut-Bonnoure, E., Desclaux, E., Onoratini, G., Radulescu, C., Thion, M., Vilette, P., 1994. Le niveau Moustérien de la grotte de l'Adaouste (Jouques, Bouches-du-Rhône). Approche culturelle et paléoenvironnements. *Bulletin du Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco* 37, 11–48.
- Defleur, A., Crégut-Bonnoure, E., Desclaux, E., Thion, M., 2001. Présentation paléoenvironnementale du remplissage de la Baume Moula-Guercy à Soyons (Ardèche) : implications paléoclimatiques et chronologiques. *L'Anthropologie* 105, 369–408.
- Fernandez, P., 2001. Étude paléontologique et archéozoologique des niveaux d'occupations moustériens au Bau de l'Aubesier (Monieux, Vaucluse) : implications biochronologiques et paléolithologiques. Thèse de Doctorat, Université Lyon-1 (inédit).
- Güldenstaedt, A.I., Pallas, P.S., 1783. *Capra caucasica*. *Acta Academiae Scientiarum Imperialis Petropolitanae* 3, 273–281.
- Harlé, E., Stehlin, H.G., 1913. Un Capridé quaternaire de la Dordogne voisin du thar actuel de l'Himalaya. *Bulletin de la société géologique Française* 13, 422–431.
- De Lumley, H., Fournier, A., Park, Y.C., Yokoyama, Y., Demouy, A., 1984. Stratigraphie du remplissage Pléistocène moyen de la Caune de l'Arago à Tautavel. Étude de huit carottages effectués de 1981 à 1983. *L'Anthropologie* 88, 5–18.
- Monchot, H., 1996. Les petits Bovidés (genres *Ovis*, *Hemitragus*, *Capra* et *Rupicapra*) de la Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées-Orientales). Thèse de Doctorat, Université Aix-Marseille II et Muséum National d'Histoire Naturelle (inédit).
- Perrenoud, C., 1993. Origine et mise en place des paragenèses phosphatées de remplissages karstiques quaternaires. Étude micromorphologique des sédiments de la Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées-Orientales) et de la

- Baume Bonne (Quinson, Alpes-de-Haute-Provence). Thèse de Doctorat, Muséum National d'Histoire Naturelle (inédit).
- Peyre, A., 1956. Écologie et biogéographie du Desman (*Galemys pyrenaicus*) dans les Pyrénées françaises. *Mammalia* 20, 405–418.
- Richard, P.B., 1986. Le Desman des Pyrénées, un mammifère inconnu à découvrir, Editions Le Rocher. Paris.
- Rivals, F., 2002. Les petits bovidés pléistocènes dans le bassin méditerranéen et le Caucase. Étude paléontologique, biostratigraphique, archéozoologique et paléoécologique. Thèse de Doctorat, Université de Perpignan (inédit).
- Rumiantsev, V.Y., Bibikov, D.I., 1996. Les marmottes d'Europe : histoire, état actuel, perspectives. In: Le Berre, M., Ramousse, R., Le Guelte, L. (Eds.), Biodiversité chez les marmottes. Biodiversity in marmots. International Marmot Network, Lyon, pp. 51–58.
- Vekua, A., Lordkipanidze, D., 1998. The Pleistocene paleoenvironment of the Transcaucasus. *Quaternaire* 9, 261–266.
- Vereshchagin, N.K., 1967. The mammals of the Caucasus. A history of the evolution of the fauna. Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem, 1–816.
- Villalta, J.F., 1972. Presencia de la Marmota y otros elementos de la fauna esteparia en el Pleistoceno catalan. *Acta geologica Hispanica* 7, 170–173.
- Zimina, R.P., Gerasimov, I.P., 1973. The periglacial expansion of marmots (*Marmota*) in the middle Europe during late Pleistocene. *Journal of Mammalogy* 54, 327–340.