

# LES GRANDS MAMMIFÈRES DU PLÉISTOCÈNE SUPÉRIEUR DU PORTUGAL. ESSAI DE SYNTHÈSE

JOÃO LUÍS CARDOSO

CARDOSO J.L. 1996. Les grands mammifères du Pléistocène supérieur du Portugal. Essai de synthèse. [The large Upper-Pleistocene mammals in Portugal. A synthetical approach]. GEOBIOS, **29**, 2 : 235-250. Villeurbanne le 15.05.1996.

Manuscrit déposé le 27.06.1994 ; accepté définitivement le 12.01.1995.

**RÉSUMÉ** - Le présent travail concerne les grands Mammifères du Pléistocène supérieur du Portugal, Mustélidés exclus. Tous les matériaux recueillis au Portugal, dès la seconde moitié du XIX<sup>ème</sup> siècle et dont nous avons pu avoir connaissance ont été étudiés. Les caractéristiques géologiques et l'âge de chaque gisement, et la distribution des taxa ont été précisés. La révision actualisée des matériaux a conduit à l'identification de 10 nouveaux taxa pour le Portugal, parmi lesquels *Equus caballus antunesi*. Quelques-uns, comme *Canis lupus lunellensis*, *Hyaena hyaena prisca* et *Elephas antiquus*, ont survécu jusqu'au Würm voire le Würm récent (*Elephas antiquus*). Ce fait suggère que le territoire portugais, du fait d'un climat plus favorable, a fonctionné comme une "aire refuge" pour des taxa déjà disparus depuis longtemps ailleurs en Europe. Considérant ces éléments, un essai d'évolution paléoclimatique est proposé. Jusqu'au Würm récent, le territoire portugais a été caractérisé par un climat tempéré chaud et humide. Pendant la dernière phase du Würm le climat a évolué vers des conditions tempérées froides, mais en général humides, qui justifient dans les gisements plus montagneux la présence de *Capra pyrenaica*, sporadiquement, de *Rupicapra pyrenaica* et, exceptionnellement (?), de *Mammuthus primigenius*, dans les plaines littorales. Ces faits sont contraires à l'idée, antérieurement acquise, d'un climat stable et globalement tempéré au Portugal et particulièrement en Estremadura, pendant le Würm.

**MOTS-CLÉS** : GRANDS MAMMIFÈRES, PLÉISTOCÈNE SUPÉRIEUR, PORTUGAL.

**ABSTRACT** - This study presents a review of the large-sized mammals from the Upper Pleistocene of Portugal, excluding Mustelids. Following the study of the materials kept in the Serviços Geológicos de Portugal and from other Institutions, as well as from sites presently under exploration, we studied materials collected by ourselves, namely at one of the most important sites known, the Figueira Brava cave, at the Arrabida coast. The studied sites presented unequal interest. As for as the older excavations, no elements concerning stratigraphy are known, except for the Furninha and Casa da Moura caves, explored by J.F. Nery Delgado in the second half of the XIX century. In the chapter concerning Paleontology, 26 taxa are described. 10 of these taxa are referred for the first time in Portugal, one of them - *Equus caballus antunesi* - described in 1989. Finally, the paleontological information, together with the faunistic associations allow us to made an essay of paleoclimatic evolution during the Upper Pleistocene. Until the Late Würmthe climate was essentially humid and temperate to warm ; some taxa, as *Canis lupus lunellensis*, *Hyaena hyaena prisca* and *Elephas antiquus* survived here until the last glaciation, the latter even during the Late Würmlater than is known elsewhere in Europe. Climate amenity extended out to Late Würmwas interrupted by short periods of moderate but humid cold, that justify the occurrence of species like *Capra pyrenaica* and *Rupicapra rupicapra* and, probably, *Mammuthus primigenius*.

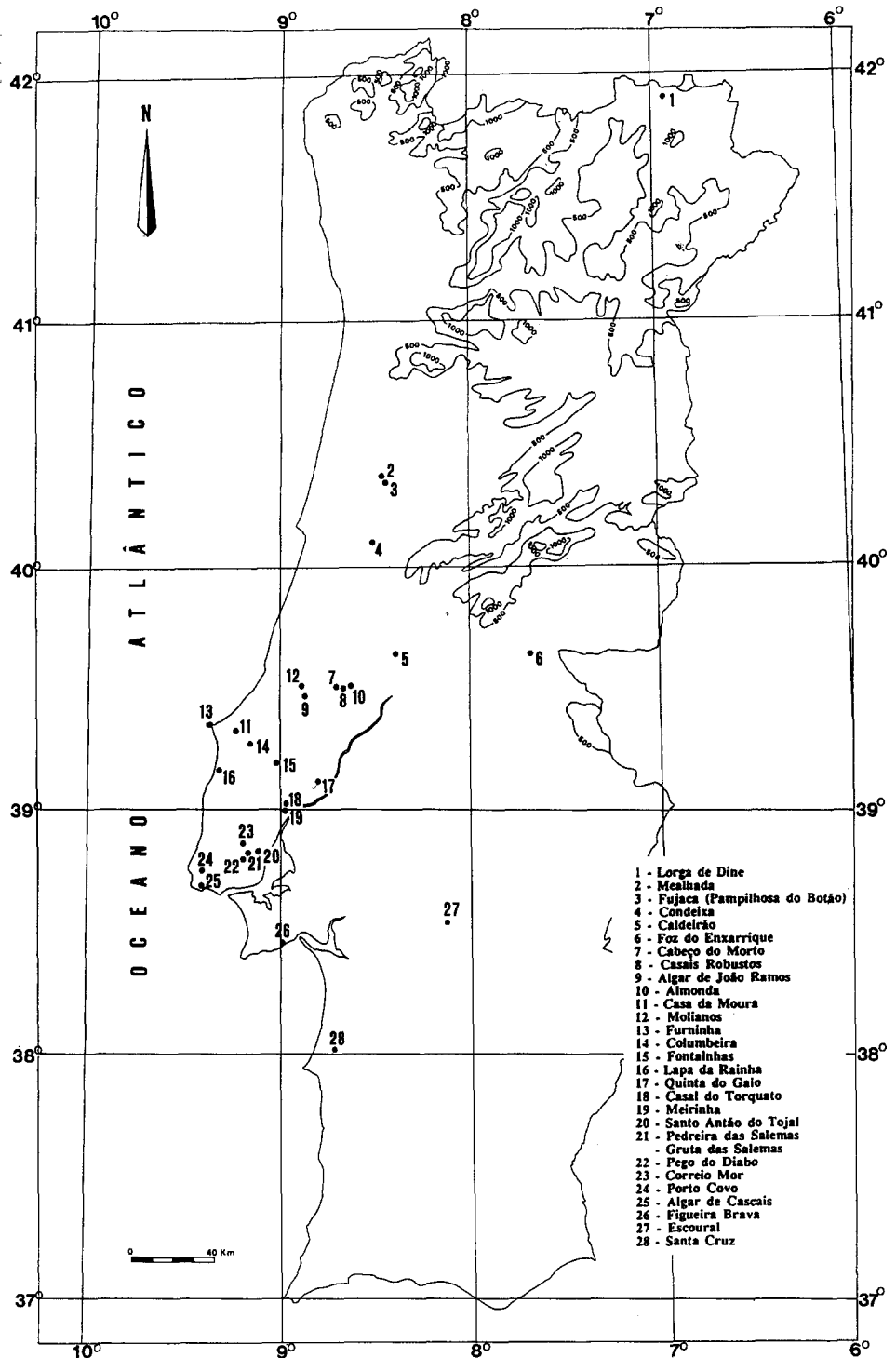
**KEYWORDS** : LARGE MAMMALS, UPPER PLEISTOCENE, PORTUGAL.

## INTRODUCTION

La présente étude peut être considérée comme une suite à celles qui ont été réalisées au Portugal dès la seconde moitié du XIX<sup>e</sup> siècle, par la Comissão Geologica de Portugal, notamment par C. Ribeiro et J.F. Nery Delgado.

Ces travaux ont précédé la première synthèse sur les faunes pléistocènes portugaises, due à E. Harlé (1910-11). Les matériaux les plus importants trouvés jusqu'alors ont été comparés avec d'autres provenant de gisements européens classiques. Les études ultérieures se bornent à la présentation de

Figure 1 - Distribution géographique des gisements étudiés.  
Geographical distribution of the studied sites.



listes fauniques, en partie fondées sur les résultats de E. Harlé, et sans discussion ni apport d'autres informations, ce qui limite leur intérêt.

Le renouvellement des études paléontologiques sur les vertébrés Pléistocènes portugais menée par le

Centro de Estratigrafia e Paleobiologia da Universidade Nova de Lisboa pendant les années 1980 justifiait une nouvelle synthèse. En effet, les résultats démontraient, au contraire de ce qui était accepté, que la connaissance des faunes Pléistocènes et de leur évolution était plus factice que réelle.

Tableau 1 - Gisements pléistocènes portugais. Ages géologiques et datations radiométriques (BP). Portuguese pleistocene sites. Geological ages and radiometric datings.

| TAXA  | Mindel (?)<br>Sicilien II | Riss     | Riss-Würm | Würm ancien            | Würm récent<br>(≤30 000 BP)   |
|---|---------------------------|----------|-----------|------------------------|---|
| Suidae<br><i>Sus scrofa</i>   |                           |          |           |                        | 5; 15; 21; 21A; 27 (?)  |
| Hippopotamidae<br>* <i>Hippopotamus incognitus</i>  | 4                         | 2        |           |                        |   |
| Cervidae<br><i>Cervus elaphus</i>   |                           | 2        |           | 13                     | 1(?); 5; 6; 7; 8; 9; 10; 14; 16; 21; 21A; 22; 24; 25; 26; 27<br>9; 14; 21<br>5; 14; 16; 21; 21A; 24         |
| * <i>Dama dama</i><br><i>Capreolus capreolus</i>  |                           |          |           |                        |   |
| Bovidae<br><i>Bos primigenius</i><br><i>Capra pyrenaica</i>   |                           | 2; 3     |           | 17                     | 1(?); 6; 8; 9; 12; 14; 15; 21; 21A; 22; 26; 27<br>5; 7; 8; 9; 10; 14; 15; 21; 21A; 22; 26; 27<br>5; 21A; 22 |
| * <i>Rupicapra rupicapra</i>  |                           |          |           |                        |   |
| Equidae<br><i>Equus caballus</i> ssp. 1<br><i>Equus caballus</i> ssp. 2   |                           | 2; 10(?) |           | 13; 20                 | 1(?); 6; 12; 14; 21A; 25; 26; 27<br>9; 15; 21   |
| * <i>Equus caballus antunesi</i>  |                           |          |           |                        |   |
| Rhinocerotidae<br>* <i>Dicerorhinus hemitoechus</i>   |                           |          |           | 1(?); 13               | 12; 14; 16; 21; 23; 26; 27  |
| Elephantidae<br><i>Elephas antiquus</i><br>*Cf. <i>Mammuthus primigenius</i>                                      | 4; 28                     | 2; 10(?) | 18; 19    | 20                     | 6<br>26   |
| Canidae<br><i>Canis lupus</i> ssp.  |                           |          |           |                        | 5; 8; 9; 11; 12; 14; 15; 16; 21; 21A; 22; 25; 26  |
| * <i>Canis lupus lunellensis</i><br>* <i>Cuon alpinus europaeus</i><br><i>Vulpes vulpes</i>                       |                           |          |           | 13<br>27(?)<br>13      | 5; 11; 12; 21; 21A; 22; 27  |
| Ursidae<br><i>Ursus arctos</i>  |                           |          |           | 1; 13(?)               | 12; 14; 15; 21; 21A; 25; 26; 27   |
| Hyaenidae<br><i>Hyaena hyaena prisca</i><br>* <i>Crocota crocota intermedia</i><br><i>Crocota crocota spelaea</i> |                           |          |           | 13<br>1(?)             | 1; 5; 14; 15; 16; 21; 21A; 24; 25; 26; 27   |
| Felidae<br><i>Panthera pardus</i><br>* <i>Panthera (Leo) spelaea</i><br><i>Felis sylvestris</i>                   |                           |          |           | 1(?); 13<br>1(?)<br>13 | 5; 15; 21; 26<br>21; 26; 27<br>5; 11; 14; 15; 16; 21; 21A; 22; 25; 27                                       |
| <i>Felis pardina spelaea</i>  |                           |          |           | 13                     | 5; 9; 11; 14; 15; 16; 21; 21A; 22; 25; 27   |

Légende: \* taxa décrits pour la première fois au Portugal  
La séquence des gisements correspond à celle de la Fig. 1

## MÉTHODES

On a pris sur chaque pièce des mesures préalablement définies. On a utilisé pour les comparaisons les mesures recueillies au Muséum de Paris (Laboratoire d'Anatomie Comparée et Laboratoire de Mammalogie), qui ont constitué l'essentiel de l'échantillonnage de référence, au Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid et au Portugal.

Le matériel portugais a été aussi comparé avec celui de quelques principaux gisements français, notamment :

- Jaurens (Nespouls, Corrèze, Würm récent) et

Châtillon Saint-Jean (Drôme, Riss), conservés au Centre des Sciences de la Terre de l'Université Claude-Bernard, Lyon I ;

- Abîmes de la Fage (Noailles, Corrèze, Riss), au Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon ;

- Lunel Viel (Hérault, Mindel-Riss) et L'Escale (Saint-Estève - Janson, Bouches du Rhône, Mindel), à l'Institut de Géologie du Quaternaire de Marseille-Luminy ;

- grottes de l'Observatoire (Monaco) et de Grimaldi, Italie (Riss et Würm), au Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco.

Tableau 2 - Distribution chronologique des grands mammifères pléistocènes pour les gisements étudiés. *Chronological distribution of large Pleistocene mammals for the studied sites.*

| TAXA  | Mindel (?)<br>Sicilien II | Riss     | Riss-Würm | Würm ancien            | Würm récent<br>(≤30 000 BP)   |
|---|---------------------------|----------|-----------|------------------------|---|
| Suidae<br><i>Sus scrofa</i>   |                           |          |           |                        | 5; 15; 21; 21A; 27 (?)  |
| Hippopotamidae<br>* <i>Hippopotamus incognitus</i>  | 4                         | 2        |           |                        |   |
| Cervidae<br><i>Cervus elaphus</i>   |                           | 2        |           | 13                     | 1(?); 5; 6; 7; 8; 9; 10; 14; 16; 21; 21A; 22; 24; 25; 26; 27<br>9; 14; 21 |
| * <i>Dama dama</i><br><i>Capreolus capreolus</i>  |                           |          |           |                        | 5; 14; 16; 21; 21A; 24  |
| Bovidae<br><i>Bos primigenius</i>   |                           | 2; 3     |           | 17                     | 1(?); 6; 8; 9; 12; 14; 15; 21; 21A; 22; 26; 27                            |
| <i>Capra pyrenaica</i><br>* <i>Rupicapra rupicapra</i>  |                           |          |           |                        | 5; 7; 8; 9; 10; 14; 15; 21; 21A; 22; 26; 27<br>5; 21A; 22                 |
| Equidae<br><i>Equus caballus</i> ssp. 1<br><i>Equus caballus</i> ssp. 2   |                           | 2; 10(?) |           | 13; 20                 | 1(?); 6; 12; 14; 21A; 25; 26; 27<br>9; 15; 21                             |
| * <i>Equus caballus antunesi</i>  |                           |          |           |                        |   |
| Rhinocerotidae<br>* <i>Dicerorhinus hemitoechus</i>   |                           |          |           | 1(?); 13               | 12; 14; 16; 21; 23; 26; 27  |
| Elephantidae<br><i>Elephas antiquus</i><br>*Cf. <i>Mammuthus primigenius</i>                                      | 4; 28                     | 2; 10(?) | 18; 19    | 20                     | 6<br>26   |
| Canidae<br><i>Canis lupus</i> ssp.  |                           |          |           |                        | 5; 8; 9; 11; 12; 14; 15; 16; 21; 21A; 22; 25; 26                          |
| * <i>Canis lupus lunellensis</i><br>* <i>Cuon alpinus europaeus</i><br><i>Vulpes vulpes</i>                       |                           |          |           | 13<br>27(?)<br>13      | 5; 11; 12; 21; 21A; 22; 27  |
| Ursidae<br><i>Ursus arctos</i>  |                           |          |           | 1; 13(?)               | 12; 14; 15; 21; 21A; 25; 26; 27   |
| Hyaenidae<br><i>Hyaena hyaena prisca</i><br>* <i>Crocota crocota intermedia</i><br><i>Crocota crocota spelaea</i> |                           |          |           | 13<br>1(?)             | 1; 5; 14; 15; 16; 21; 21A; 24; 25; 26; 27                                 |
| Felidae<br><i>Panthera pardus</i><br>* <i>Panthera (Leo) spelaea</i><br><i>Felis sylvestris</i>                   |                           |          |           | 1(?); 13<br>1(?)<br>13 | 5; 15; 21; 26<br>21; 26; 27<br>5; 11; 14; 15; 16; 21; 21A; 22; 25; 27     |
| <i>Felis pardina spelaea</i>  |                           |          |           | 13                     | 5; 9; 11; 14; 15; 16; 21; 21A; 22; 25; 27                                 |

Légende: \* taxa décrits pour la première fois au Portugal  
La séquence des gisements correspond à celle de la Fig. 1

On a utilisé largement les données bibliographiques.

Le critère de choix a donc été déterminé par la représentativité et la distribution chronologique des gisements, ce qui rendait possible la mise en valeur de variations biométriques intraspécifiques, en fonction de l'évolution de chaque espèce.

Dans le traitement des résultats, plusieurs représentations graphiques ont été utilisées. La plus fréquente fut les diagrammes de Simpson, ou "ratiogrammes". Ce type de graphique permet de comparer simultanément plusieurs dimensions de chaque pièce ou ensemble de pièces provenant d'un ou de différents gisements.

Une autre représentation, moins utilisée, a été celle des diagrammes bidimensionnels.

## GISEMENTS : SITUATION, GÉOLOGIE, ÂGE

La distribution géographique des gisements étudiés et leurs caractéristiques géologiques sont présentés dans la Figure 1 et dans le Tableau 2.

La plupart (18 gisements sur 29) sont des remplissages würmiens de cavités karstiques du Massif Calcaire d'Estremadura ou de sa bordure miocène. Deux se situent dans des affleurements calcaires

paléozoïques du Massif Ancien, à l'extrême nord du pays (Lorga de Dine) et dans l'Alentejo (Escoural). Enfin, d'autres sont des gisements de plein air, en dépôts de terrasses fluviales. Du Nord au Sud, nous avons :

- bassin du Vouga, Mealhada, d'âge rissien ;
- bassin du Mondego, Condeixa, d'âge Mindel-Riss probable ;
- bassin du Tage, Foz do Enxarrique, d'âge Würm récent ; Carregado, d'âge Riss-Würm ; et Santo Antão do Tojal, du début du Würm.

La chronologie des gisements portugais, et particulièrement celle des gisements karstiques, restait à préciser dans la plupart des cas. On a organisé, en conséquence, un programme de datations au radiocarbone, avec l'Instituto de Ciências e Engenharia Nucleares de Lisbonne (Tabl. 1). La plupart des gisements karstiques sont du Würm récent, à l'exception de Furninha, qui, d'après les conditions géologiques et la datation obtenue grâce aux séries de l'Uranium par les soins de L. Raposo, doit être rapporté au Würm ancien.

Parmi les très rares gisements antéwürmiens, tous de plein air, il faut citer, outre ceux déjà mentionnés, Algoz, dont la faune, du début du Pléistocène moyen, a été récemment révisée (Antunes *et al.* 1986).

## PALÉONTOLOGIE

Famille SUIDAE Gray, 1821

*Sus scrofa scrofa* LINNÉ, 1758

Les exemplaires s'intègrent bien dans l'ensemble du Würm récent. On remarque la grande variabilité de la morphologie dentaire, caractéristique de l'espèce : à la petitesse des jugales supérieures de la grotte de Fontainhas s'opposent les grandes M/2 de Pedreira de Salemas qui dépassent parfois les moyennes du Pléistocène moyen (Faure & Guérin 1983), respectivement 26,0 et 25,2 mm pour le DMD; 21,5 et 20,7 mm pour le DVL (Cardoso 1993a, p. 105). La rareté de l'espèce dans les inventaires Pléistocènes peut s'expliquer par la difficulté de leur capture, tant par l'homme que par les grands prédateurs, et aussi par le fait que les sangliers ne fréquentaient pas les grottes.

Famille HIPPOPOTAMIDAE Gray, 1821

*Hippopotamus incognitus* FAURE, 1983

Les matériaux proviennent exclusivement de gisements de terrasses fluviales : Condeixa et Mealhada. En ce qui concerne la mandibule de Condeixa, il y a des caractères morphologiques - profil du bord inférieur et structure de l'émail des canines - qui suggèrent *H. major* (Blandamura &

Azzaroli 1977). Mais les éléments biométriques, plus sérieux, des deux M/3, indiquent *H. incognitus* (Faure 1985).

Famille CERVIDAE Gray, 1821

*Cervus elaphus* LINNÉ, 1758

Le cerf élaphe s'est révélé très abondant dans les gisements portugais. Des 18 sites qui ont fourni des dents de ce Cervidé, deux seulement sont antérieurs au Würm récent : Furninha et Mealhada. A Furninha, la M/3 se caractérise par sa petite taille, inférieure à la moyenne actuelle d'Europe. Par contre, les M/3 de Mealhada correspondent à l'autre extrême de la distribution. Cependant, les dents, tant supérieures qu'inférieures, du Würm récent sont toujours plus petites que celles du petit morphotype du Würm I du Sud-Ouest français, *Cervus elaphus simplicidens* (Laquay 1981 ; Guadelli 1987). Par exemple, la moyenne pour les 45 M/2 des gisements portugais est de 22,0 et de 13,9 mm, pour les DMD et DVL, tandis que les moyennes pour la dent homologue de *C. elaphus simplicidens* d'Aquitaine est de 23,3 et 14,7 mm. Ces faits nous conduisent, comme pour les sites français, à une explication d'ordre climatique, les dents plus petites des gisements portugais correspondant à des conditions climatiques encore plus douces (et humides) que celles de la région citée. D'autre part, il existe dans les Cantabriques un gradient géographique, les dents diminuant de taille dans le sens Est-Ouest (Mariezkurrena & Altuna 1983). La présence au Würm récent d'un morphotype de cerf élaphe de petite taille, due à des facteurs climatiques et géographiques, semble donc bien démontrée.

*Dama dama* (LINNÉ, 1758)

Il est classique de rappeler les difficultés qu'il y a à distinguer les dents et os du daim et de l'élaphe, étant donné les fortes variations de taille, bien connues surtout chez le dernier. En conséquence, un cercle vicieux s'est établi : d'une part, la rareté de *Dama dama* dans les inventaires Pléistocènes n'a pas suscité, d'efforts de caractérisation au niveau spécifique, d'autre part, le manque d'études approfondies sur le sujet ne permet pas d'établir de critères fiables pour la différenciation du cerf et du daim. Même pour l'espèce de daim Pléistocène la mieux connue - *Dama clactoniana* - le principal élément de diagnose en l'absence de ramures bien conservées est la taille, tant pour la dentition, que pour les os. Nous avons essayé de dépasser ces limites en étudiant un nombre minimum d'individus actuels des deux espèces. En ce qui concerne les dents, nous avons démontré que celles de *Dama dama* sont plus robustes, quoiqu'en général plus petites. Ce fait a permis de les distinguer, en particulier des spécimens Pléistocènes dont la petite taille suggérait le daim (Cardoso 1989, Fig. 2).

D'après le critère énoncé, nous considérons comme prouvée la présence du daim dans deux gisements du Würm récent : Gruta Nova da Columbeira et Algar de João Ramos. Ce fait n'a rien d'étonnant, vu le cachet méridional du daim en Europe pendant le Pléistocène supérieur : connu dès le Riss en Italie, il devient plus commun au cours du dernier interglaciaire, quand il atteint des domaines plus septentrionaux (Burgtonna, Taubach, Weimar).

*Capreolus capreolus* (LINNÉ, 1758)

Ce petit Cervidé est mal représenté dans les rares gisements Pléistocènes portugais du Würm récent où sa présence a été signalée. Les dimensions sont en général inférieures à celles de ses homologues des Monts Cantabriques et des Pyrénées. Par contre, les dents du gisement rissien des Abîmes de la Fage sont de taille semblable (Bouchud 1972).

Famille BOVIDAE Gray, 1821

*Bos primigenius* BOJAMUS, 1827

La distinction entre *Bos* et *Bison* basée sur la morphologie et la biométrie des os - surtout l'astragale et les métapodes - et des dents, a abouti à des conclusions contradictoires. Dans les cas les plus favorables, c'est la présence de *Bos* seul qui a pu être démontrée (Cardoso 1993a), en dépit de l'abondance de *Bison* dans les Monts Cantabriques (Altuna 1974). En Catalogne, par contre, l'aurochs est nettement dominant (Estévez Escalera 1979), ce qui semble confirmer nos résultats ; cette espèce aurait eu, dans la Péninsule Ibérique, une préférence pour les domaines méridionaux, comme d'ailleurs dans tout le continent européen. L'aurochs est connu dans le territoire portugais dès le Riss (Mealhada), sa présence est devenue importante au cours du Würm récent dans des gisements correspondant à des domaines peu accidentés, plaines littorales aujourd'hui disparues (Algar de Cascais, Figueira Brava) ou pénéplaines de l'arrière pays (Lorga de Dine), ce dernier pouvant être un peu plus ancien, en l'absence d'autres éléments.

*Capra pyrenaica* SCHINZ, 1838

Il faut souligner le manque des analyses morphométriques au niveau du squelette post-crânien susceptibles de démontrer la séparation des populations alpines et pyrénéennes. La morphologie de la M3 constituant un élément de différenciation valable (Crégut-Bonnoure 1992), les exemplaires portugais sont à attribuer à *C. pyrenaica*, ce qui est renforcé par l'argument géographique. La présence du bouquetin, étroitement liée à des reliefs montagneux et rocheux, est limitée pour le territoire portugais au Würm récent. Tel est le cas des deux gisements où leur présence est la plus importante, Fontainhas et Figueira Brava. Le premier correspond à une accumulation naturelle ; le second, par

contre, témoigne de l'activité cynégétique des Néanderthaliens qui, basés dans la grotte, exploiraient en même temps la montagne et la plaine littorale adjacente, où ils chassaient l'aurochs. L'étude biométrique comparée des ensembles portugais et de la région cantabro-pyrénéenne a montré que dans le premier domaine la longueur des séries dentaires supérieure et inférieure et la taille des M3 isolées sont plus grandes, alors que les os des membres sont plus petits et plus grêles. Ceci suggère une individualisation géographique de deux populations.

*Rupicapra pyrenaica* BONAPARTE, 1845

Selon Clot (1986), la sous-espèce pyrénéenne du chamois correspondrait à l'évolution locale de la forme du Riss *R. p. occitanica* ; mais l'auteur se met en contradiction en acceptant en même temps que les différences observées sont trop importantes pour étayer une telle hypothèse. Dans les inventaires Pléistocènes portugais, le chamois, toujours rare, a été récemment décrit dans la grotte de Salemas, ca. 24 820 (±) 550 BP (Cardoso & Antunes 1989). Sa présence a été aussi confirmée dans la grotte de Caldeirão (Cardoso 1993a), notamment entre 20 400 (±) 270 BP et 15 170 (±) 740 BP (Zilhão 1990). On peut donc envisager à partir de ces résultats dans les domaines de basse altitude d'Estremadura, des courts épisodes de froid, mais avec maintien de l'humidité. Effectivement, pendant la dernière période glaciaire, dans le Sud-Ouest français (Delpech 1983), mais aussi dans les Pyrénées et les Monts Cantabriques, le chamois est associé aux phases climatiques plutôt froides et humides.

L'échantillon de Caldeirão, plus important, permet des comparaisons avec des exemplaires de la région cantabro-pyrénéenne. Ces derniers sont caractérisés par des dimensions dentaires semblables ou supérieures ; l'inverse s'observe pour les os des membres, comme chez *Capra pyrenaica*. L'explication de ce phénomène n'est pas évidente. Quelques auteurs admettent que l'altitude favorise la diminution de la taille ; mais la plupart de ces gisements, comme la grotte de Caldeirão, se situent au-dessous de 500 m d'altitude.

Ordre PERISSODACTYLA Owen, 1848

Famille EQUIDAE Gray, 1821

*Equus caballus* LINNÉ, 1758 sp. 1

Il s'agit d'un morphotype représenté par des dents jugales de Mealhada (d'âge rissien). Leurs dimensions sont conformes à celles des grands chevaux rissiens d'Europe, mais la longueur du protocône est semblable à celle des exemplaires würmiens. Le petit nombre de restes rendent difficiles des comparaisons plus poussées avec d'autres morphotypes fossiles. Le plissement accentué de l'émail, observé

sur la surface occlusale dans les deux fossettes, et bien que dépendant du degré d'abrasion dentaire, peut être mis en rapport avec la consommation d'une végétation plutôt dure et un climat sec.

*Equus caballus* LINNÉ, 1758 sp. 2

En dépit de leur petite taille, semblable à celle de *Equus caballus antunesi*, il y a des différences importantes, comme le diamètre antéro-postérieur de la quille de l'articulation distale des métacarpiens, plus petit que chez cette dernière sous-espèce. Cependant, le manque de représentativité des matériaux disponibles, tous du Würm récent, rend difficiles des comparaisons plus poussées qui seules rendraient plus rigoureuse la définition de ce morphotype caballin.

*Equus caballus antunesi* CARDOSO & EISENMANN, 1989

Dans trois des gisements du Würm récent - Algar de João Ramos, Fontainhas et Pedreira das Salemas - le nombre élevé de pièces, et leur bon état de conservation (il s'agit d'accumulations naturelles, sans intervention des prédateurs ni de l'homme) a permis la définition d'une nouvelle sous-espèce de cheval (Cardoso & Eisenmann 1989). Il s'agit d'un cheval petit, de 1,4 m au garrot, svelte, hypsodonte, avec des protocônes plus longs dans les prémolaires que dans les molaires supérieures, et avec des troisièmes phalanges étroites. De tels caractères suggèrent une adaptation des sols durs, ce qui correspond aux conditions des plateaux calcaires d'Estremadura.

*Equus sp. (hydruntinus ?)*

Un très petit équidé, représenté par deux dents jugales supérieures (Pedreira das Salemas) et une extrémité de métapode (Algar de Cascais) pourraient appartenir à *Equus hydruntinus*. Cependant, le petit nombre de pièces disponibles rend cette attribution encore incertaine (Cardoso & Eisenmann 1989, p. 48). Une étude plus poussée est en cours.

Famille RHINOCEROTIDAE Owen, 1845

*Dicerorhinus hemitoechus* (FALCONER, 1868)

Les matériaux portugais sont attribuables à une seule espèce, *Dicerorhinus hemitoechus* (Cardoso 1990), antérieurement reconnue par C. Guérin (1980) d'après les figurations de Ferreira (1975). Tous les gisements bien datés se situent entre 30 000 BP et 20 000 BP. Par ailleurs, la modernité des pièces est aussi suggérée par l'hypsodontie des jugales inférieures (Guérin 1980), les exemplaires portugais étant parmi les plus hypsodontes. Les matériaux de Lorga de Dine et de Escoural pourraient être plus anciens ; les deux gisements ont livré des restes de *Crocota crocota intermedia*, mais

une estimation plus précise de leur âge est impossible faute d'indications stratigraphiques. Les petites dimensions de l'astragale de Escoural, qui n'appartient pas à un juvénile, sont proches des moyennes correspondant aux zones 23 ou 24 de Guérin (1980).

Ordre PROBOSCIDEA Illiger, 1811

Famille ELEPHANTIDAE Gray, 1821

*Elephas antiquus* FALCONER & CAUTLEY, 1846

La présence d'éléphants dans le Pléistocène portugais est connue depuis longtemps. C. Ribeiro (1880) a attribué à *Elephas antiquus* quelques dents de Mealhada d'après l'observation de photographies par Gaudry et Depéret. Toutefois, ce dernier a ultérieurement changé d'avis en les attribuant à *Mammuthus meridionalis* (PINTO, 1931). Depéret a aussi observé une autre dent, recueillie par Choffat (1895-98) à Condeixa, qu'il a attribuée à *Elephas antiquus*. Une synthèse récente a fait le point de la situation (Antunes & Cardoso 1992). La totalité des restes qui peuvent être déterminés avec certitude appartiennent à *Elephas antiquus*. Ils correspondent toujours à des gisements de plein air, en rapport avec des lambeaux de terrasses fluviales. Ceux qui proviennent des altitudes les plus élevées (Condeixa et Santa Cruz) peuvent être attribués au Mindel, et leur âge est donc légèrement plus récent que celui des plus anciennes apparitions de l'espèce en Europe, qui datent du Cromérien. Les plus récents de ces gisements sont déjà würmiens. Parmi ceux-ci, il faut signaler la terrasse de Foz do Enxarrique, sur le Tage, datée de 33 600 ± 500 BP (Raposo 1991), où une lamelle dentaire constitue le plus récent témoignage de la présence de l'espèce en Europe.

cf. *Mammuthus primigenius* (BLUMENBACH, 1799)

Un fragment d'os long recueilli dans l'Algar de João Ramos (daté de ca. 14 000 BP) et une extrémité distale de lamelle dentaire provenant de la gruta da Figueira Brava (datée de ca. 30 000 BP) semblent constituer les seules preuves de sa présence (Antunes & Cardoso 1992). En effet, si cette hypothèse est suggérée par le plissement de l'émail de la lamelle de Figueira Brava, aussi bien que par l'âge et les conditions de gisement - ce sont les seules pièces recueillies en grotte - leur état de conservation ne permet guère d'être plus affirmatif.

Ordre CARNIVORA Bowdich, 1821

Famille CANIDAE Gray, 1821

*Canis lupus* LINNÉ, 1758 sp. 1

Le loup des gisements würmiens portugais est plus grand que celui de Lunel-Viel (Mindel-Riss) et des sites français du Riss (Ballesio 1979), mais sa taille est identique à ceux de Jaurens et de Grimaldi

(Würm). Néanmoins, les longueurs de la M/1 des exemplaires portugais sont un peu plus faibles que la moyenne des exemplaires de même âge (Bonifay 1971).

*Canis lupus lunellensis* BONIFAY, 1971

En ce qui concerne les seules pièces antérieures au Würm récent, recueillies à Furninha (Würm ancien), les analogies biométriques avec le loup de Lunel-Viel, *Canis lupus lunellensis* sont évidentes, au moins au niveau de la dentition (Cardoso 1993, Fig. 24, 25). Dans la Péninsule Ibérique, cette sous-espèce a été signalée à Cova d'En Mollet 1, Servinyà (Girona), leur présence ayant été considérée comme militant en faveur d'un âge pré-würmien (Mir & Salas 1976).

Famille SYMOCYONINAE Zittel, 1893

*Cuon alpinus europaeus* BOURGUIGNAT, 1868

Le cuon a été récemment signalé dans le Pléistocène du Portugal (Cardoso 1992). La seule pièce, un fragment de mandibule, provient sans indication stratigraphique de la grotte de Escoural. Des comparaisons avec d'autres symocyoninae actuels et fossiles permettent leur attribution à *Cuon alpinus europaeus*, sous-espèce connue en Europe depuis le Riss (Boule & Villeneuve 1927). La plupart des gisements sont de l'interglaciaire suivant, ou de la première partie du Würm mais leur présence est aussi connue au Paléolithique supérieur dans la grotte de Rascaño (Altuna 1981). La pièce de Escoural pourrait aussi appartenir au Paléolithique supérieur, époque pendant laquelle la grotte - et surtout la salle principale, d'où provient la mandibule - a été fréquentée par des grands carnivores. Si on considère la distribution géographique européenne de l'espèce (Cordy 1983), Escoural correspond au gisement le plus méridional, même si l'on tient compte d'autres références péennsulaires non cités par Cordy (Cardoso 1992). Au contraire des domaines préférés actuellement par *Cuon alpinus*, Escoural ne se situe pas dans une région montagnaise ou particulièrement boisée, même pendant le Pléistocène.

*Vulpes vulpes* (LINNÉ, 1758)

Les restes de Vulpinae Pléistocènes portugais appartiennent à *Vulpes vulpes*. On peut, cependant, considérer deux ensembles, différents du point de vue biométrique. Le plus moderne, du Würm récent, est comparable à celui des grottes de l'Observatoire et du Prince, qui a été étudié à l'occasion de ce travail. Le plus ancien est représenté seulement par deux hémimandibules de Furninha appartenant peut-être au même individu. Il s'agit d'un petit renard, dont les dents entrent dans les limites de variation des exemplaires de *Vulpes praeglacialis* de L'Escale. Ces dents, plus petites que les 15

exemplaires actuels de *V. vulpes crucigera* européens étudiés au Muséum de Paris, ont justifié des comparaisons avec leurs homologues de *Alopex lagopus* conservés dans la même Institution. L'étude comparative de la M/2 - la dent la plus importante pour la distinction des deux renards - montre que ces petits exemplaires se situent plutôt dans le domaine de *V. vulpes* que dans celui d'*Alopex lagopus* actuel (Poplin 1976), ce que nous avons aussi confirmé pour cette dernière espèce en nous fondant sur les 15 exemplaires actuels observés. Les dimensions de cette dent se situent entre les moyennes de *V. praeglacialis* et celles du petit *V. vulpes* anté-würmien de L'Escale et de Lunel-Viel. Cependant, leur morphologie correspond à ce dernier, ce qui élimine l'hypothèse tant de *Alopex lagopus* que de *V. praeglacialis*. En dépit de leur manque de représentativité, la position des deux M/1 de Furninha dans le diagramme de régression de Davis (1977) indique des conditions climatiques tempérées chaudes. Cette conclusion est corroborée par Clot (1980) qui donne des dimensions semblables pour des exemplaires actuels du Sud de l'Italie et de la Grèce. Les exemplaires du Würm récent, de taille très supérieure, donnent des résultats erronés, le climat n'était pas aussi rigoureux que celui indiqué par la méthode de Davis. Les dimensions et la morphologie des os des membres de Furninha suggèrent une bête de taille identique à celle du renard européen actuel.

Famille URSIDAE Gray, 1825

*Ursus arctos* LINNÉ, 1758

Dans les gisements portugais, le seul ours représenté est *Ursus arctos*. Cette observation confirme les résultats de Harlé (1910/11) et de Pérez-Hidalgo (1979). Harlé a attribué l'ours de Furninha, a un type "très massif" (p. 25), ce que nous avons vérifié, en particulier au niveau de la taille des molaires. Cette robustesse, comme celle des exemplaires de Fontainhas plus récents (ca. 23 000 BP), a été attribuée à un "sustrato biológico muy favorable (...) y a la falta de un competidor directo a excepción del hombre" (Pérez-Hidalgo 1979 : 167). D'ailleurs, la forte taille des ours bruns Pléistocènes avait déjà été signalée par Kurtén (1959). Cependant, à Furninha, deux petites M/3 qui ont été découvertes, justifieraient des comparaisons plus approfondies avec d'autres espèces Pléistocènes. En fait, en Europe, au moins jusqu'au Riss moyen, a vécu un petit ursidé représenté, entre autres, par les restes de Bruges (Viret 1947) et d'Achenheim (Erdbrink 1953). Ses caractéristiques, tant morphologiques que biométriques, sont identiques à celles d'*Ursus thibetanus* actuel. Ce fait a conduit Kurtén puis, Argant (1991) à adopter ce nom, à la place d'autres jusqu'alors utilisés par divers auteurs (*Ursus stehlini*, *U. schertzi*). Les dents les plus petites de la grotte



te du Prince à Grimaldi ont, par ailleurs, justifié la définition d'une nouvelle espèce, *Ursus prearctos* (Bonifay 1962), dont la validité a été confirmée ultérieurement par son auteur à propos de l'étude de la mandibule de Châtillon Saint-Jean (Bonifay 1972), elle aussi d'âge rissien. En fait, les dimensions de ces deux ensembles sont toujours supérieures à celles de Bruges et d'Achenheim, et les différences s'accroissent si l'on considère les moyennes de 12 exemplaires actuels d'*Ursus thibetanus* étudiés au Muséum de Paris. Les dents de Furninha s'intégrant parmi les valeurs de *prearctos*, il fallait confirmer la validité de ce taxon. La position de *prearctos* dans la lignée d'*Ursus arctos* est problématique: pour qu'il puisse être considéré comme prédécesseur de ce dernier, il lui faudrait être plus ancien que celui-ci, ce qui n'est pas le cas. Il n'est pas pris en compte par Erdbrink (1953), Kurtén (1968), ni Ficcarelli (1979). Ces difficultés ont amené à une étude biométrique comparative entre les deux petites dents de Furninha et ses homologues des ours bruns actuels. Ainsi, 27 exemplaires des collections du Muséum de Paris ont été étudiés. Leurs dimensions étant fréquemment inférieures à celles des exemplaires de Furninha et du Prince, ceux-ci, qui ont été considérés comme appartenant à *U. prearctos* devraient être rapportés à de petits *U. arctos*. En conclusion, les petits exemplaires d'ours de Furninha correspondraient simplement, comme ceux de la grotte du Prince et de Châtillon-Saint-Jean, à l'un des extrêmes de la distribution actuelle de l'ours brun.

Famille HYAENIDAE Gray, 1869

*Hyaena hyaena prisca* DE SERRES, 1828

Delgado (1884) attribuait déjà une partie du matériel de Hyaenidae qu'il a trouvé à Furninha à *Hyaena prisca*. Cette opinion a été ultérieurement partagée par Harlé (1910-11) et Bonifay (1971). Au cours de notre étude (Cardoso 1993a), nous avons démontré l'homogénéité de ces matériaux. En fait, quelques pièces considérées comme douteuses entrent dans les limites de la variation actuelle des 16 exemplaires de *Hyaena hyaena hyaena* observés au Muséum de Paris. L'importance exceptionnelle de cet ensemble a justifié des comparaisons avec un autre ensemble de même importance, constitué par les matériaux de L'Escaze et de Lunel-Viel. Gaudry & Boule (1892 : 120) déclarent que l'hyène de Furninha "ne diffère de l'Hyène rayée que par une taille plus considérable", ce fait étant en accord avec la taille des hyènes rayées de Palestine, plus petite que celle de ses prédécesseurs Pléistocènes de la même région (Kurtén 1965a). La plupart des gisements européens Pléistocènes ont été attribuées au Pléistocène moyen : Montsaunès (Harlé 1894), Est-Taliens (Harlé 1895) et Montmaurin (Boule 1902). Lunel-Viel datant du début du Mindel-Rissé

Bonifay (1971) s'interrogeait sur la survivance de l'espèce au-delà de cette limite. En fait, cet auteur admet le remplacement de *H. prisca* au cours du Mindel-Rissé par une forme archaïque d'hyène des cavernes (Bonifay 1969), en niant en même temps la survivance ultérieure de l'espèce : "L'*Hyaena prisca* de Lunel-Viel aux origines particulièrement anciennes, représente les derniers individus d'une lignée qui vient mourir dans le Quaternaire moyen" (Bonifay 1971 : 178). Cependant, les restes de Verzé, probablement du début du Riss (Argant 1991) et, surtout, ceux de Hollabrunn (Autriche), du Riss-Würm (Thenius 1965) suggèrent une survivance plus tardive de l'espèce en Europe. Kurtén (1968), d'autre part, admet que *H. hyaena prisca* correspond à la branche européenne de l'espèce, disparue pendant le Würm. En Palestine, Kurtén (1965a) signale *H. h. prisca* jusqu'au Würm ancien, période où elle est remplacée par *Crocota crocota spelaea*. Dans le contexte décrit, les matériaux de Furninha ont une importance accrue. datés du Würm ancien, ils correspondraient aux dernières populations européennes de *H. h. prisca*, qui ont trouvé, à l'extrémité occidentale de la Péninsule Ibérique comme en Palestine, des conditions écologiques favorables à leur survivance après leur extinction dans tout le reste de l'Europe. Du point de vue biométrique, les 4 crânes de Furninha sont plus longs et surtout plus étroits au niveau des orbites que les 17 crânes de la sous-espèce actuelle étudiés au Muséum de Paris. Ces différences s'accroissent pour les 2 crânes de Lunel-Viel, ce qui a été déjà noté par Bonifay (1971). Les 9 mandibules de Furninha sont plus robustes que les actuelles, cette caractéristique étant encore plus évidente chez les exemplaires de Lunel-Viel (2) et de L'Escaze (1).

*Crocota crocota intermedia* (DE SERRES, 1828)

Une petite hémimandibule, recueillie à Lorga de Dine, a justifié des comparaisons avec des exemplaires de *Crocota crocota intermedia* de Lunel-Viel. Leurs affinités avec l'ensemble français sont évidentes au niveau dentaire, ce qui permet de les attribuer à cette dernière sous-espèce (Cardoso, sous presse).

*Crocota crocota spelaea* GOLDFUSS, 1810

En Europe, l'abondance des restes de *C. c. spelaea* dans les grottes peut être due à l'utilisation des cavités comme repaires. même au Portugal, malgré le climat plus doux, la présence de lits de coprolithes (comme à Lapa da Rainha et Escoural) prouve ce fait. Dans les Monts Cantabriques, *C. c. spelaea* est attestée jusqu'au Solutréen (Altuna & Mariezkurrena 1988), comme au Portugal, où Algar de Cascais (18 620 + 2270 ; -2030 BP) est le gisement le plus récent où sa présence ait été datée. Le morphotype du Pléistocène supérieur se caractérise par un raccourcissement des membres, accompagné

par l'allongement de l'humérus et du fémur. Ces faits ont déjà été notés par Gaudry & Boule (1892) et récemment confirmés par nous-même au cours de l'étude du squelette presque complet des Oubliettes de Gargas (Cardoso 1993b). Il s'agit donc là des caractères stables des populations du Pléistocène supérieur, qui s'observent aussi sur les os longs des gisements portugais, qui sont tous du Würm récent. Ce phénomène semble avoir une incidence particulière pour les métapodes, sensiblement plus trapus que les 7 à 8 exemplaires actuels observés au Muséum de Paris.

Famille FELIDAE Gray, 1821

*Homotherium latidens* (OWEN, 1846)

Un astragale de ce félin, provenant de Mealhada, a été récemment décrit (Antunes 1986). Sa présence renforce l'âge pré-würmien de ce gisement, constitué quand cette espèce avait déjà presque disparu.

*Panthera pardus* (LINNÉ, 1758)

Le léopard est connu à Vizcaye, au moins, jusqu'au Magdalénien inférieur (Castaños 1987), et c'est pendant l'Aurignacien qu'il est le plus abondant. Des gisements portugais bien datés, c'est celui de Fontainhas (22 730 ± 880/ 790 BP) qui est le plus récent. La préférence de l'espèce pour des domaines méridionaux européens est confirmée, comme pour le reste de la Péninsule Ibérique, où c'est en Catalogne qu'elle est la plus fréquente. Comme d'autres grands prédateurs, le léopard était bien adapté à une grande diversité de conditions écologiques et climatiques. Au Portugal, il est présent sur tout le territoire, quoique toujours avec un nombre réduit de restes. La biométrie des dents est identique à celle des populations européennes. Les 4 M/1 de Fontainhas, Figueira Brava et Escoural s'intègrent dans un des deux morphotypes définis par Ballezio (1980) et représentés à Mosbach et Taubach : exemplaires étroits, avec protoconide court. En admettant l'hypothèse de Hemmer (1971), les régions méridionales, comme la Péninsule Ibérique, pourraient offrir un refuge à des populations non homogènes, provenant à plusieurs périodes de diverses aires géographiques. Ainsi s'expliqueraient les morphotypes signalés en Europe méridionale, comme celui représenté par les exemplaires portugais.

*Panthera (Leo) spelaea* (GOLDFUSS, 1810)

Le lion des cavernes a été récemment signalé au Portugal (Antunes & Cardoso 1987). Comme pour le léopard, ses restes sont distribués sur tout le territoire, mais en nombre encore plus faible, ce qui est logique pour un grand prédateur. Les différences de taille observées au Pléistocène ont été interprétées de façon variée selon les auteurs. Ballezio (1980) admet que les exemplaires les plus petits représen-

taient la sous-espèce *Panthera spelaea cloueti*, mais Turner (1984) estime qu'un tel phénomène s'explique par le dimorphisme sexuel. Dans les gisements portugais, on trouve des exemplaires de taille variée. Effectivement, si un métacarpien IV de Lorga de Dine est, de loin, plus grand que l'exemplaire du Morin (Delpech 1983), la P/3 de Escoural est plus petite que celle de la "grande forme" de Jaurens (Ballezio 1980). Les dimensions de cette dent sont aussi supérieures à l'exemplaire de Escoural, bien qu'elle se situe dans l'intervalle de variation connu pour l'espèce (Schutt 1969). La présence maximale de l'espèce, qui n'est pas daté au Portugal après 30 000 BP, ni présente au Würm ancien (Furninha), semble correspondre au début du Würm récent.

*Felis sylvestris* SCHREBER, 1777

Tous les exemplaires portugais de cette espèce sont du Würm récent, exception faite de ceux de Furninha et peut-être d'autres, d'âge mal connu, de Escoural. L'attribution des spécimens Pléistocènes portugais à l'une des sous-espèces actuelles semble incorrecte. Autant qu'on puisse le dire à partir du matériel disponible, il y a une disproportion entre la taille du seul crâne disponible (de Fontainhas), les dimensions des dents et celles des os des membres, par rapport à 7 exemplaires actuels de la sous-espèce continentale européenne *F. s. sylvestris*, conservés au Muséum de Paris. Chez ces derniers, les dents et les crânes sont proportionnellement plus petits, et ce même phénomène a été observé par Ballezio (1980). Cependant, l'absence d'un nombre significatif de pièces a empêché, dans les deux cas, de vérifier s'il s'agit effectivement d'une caractéristique des populations Pléistocènes. *F. s. tartessia* actuel, de la Péninsule Ibérique, est semblable au chat würmien de Palestine (Kurtén 1965a,b), tous deux se caractérisant par de grandes canines, des molaires à couronne basse et un diastème court. Ce fait rend possible l'hypothèse d'une seule population Pléistocène, distribuée tout autour de la Méditerranée. Cependant, si la longueur moyenne du diastème de la mandibule de l'échantillon portugais est semblable à celle des *F. s. tartessia* actuels (Cardoso 1993a), l'odontométrie suggère tantôt cette dernière sous-espèce (Caldeirão), tantôt *F. s. sylvestris* (Escoural).

*Lynx pardina spelaea* (BOULE, 1919)

Boule (Boule 1919 ; Boule & Villeneuve 1927) a attribué les spécimens des grottes de l'Observatoire et de Grimaldi à la sous-espèce du lynx ibérique. Par contre, Bonifay (1971) exclut une relation directe entre les deux formes : les exemplaires Pléistocènes se rapprocheraient plus de l'espèce boréale à cause de leur dentition plus évoluée et se distingueraient de l'espèce péninsulaire par leur plus grande taille. Ces observations justifieraient la

création d'une nouvelle espèce, *L. spelaea*. D'autres auteurs admettent en revanche une évolution de *L. pardina* actuel à partir de *L. issiodorensis*, dont *L. pardina spelaea* serait simplement une sous-espèce chronologique (Werdelin 1981). Ficarelli & Torre (1977) admettent aussi l'évolution de *L. pardina* dès le Villafranchien inférieur, la différence principale entre les deux hypothèses correspondant à l'exclusion de la lignée *issiodorensis-pardina* des lynx du Pléistocène moyen et supérieur européen (L'Escale, Lunel-Viel, Grimaldi), "that do not distinguish (...) from the small sized Lynx lynx of the Alps" (Ficarelli & Torre 1977, p. 202). Nous estimons que l'hypothèse de Werdelin est la plus probable, les lynx Pléistocènes cités correspondant simplement à un morphotype plus gros que l'actuel *L. pardina* ; cette situation se retrouve dans plusieurs autres cas et a déjà été citée pour celui-ci (Kurtén 1968). Par ailleurs, il semble exister un gradient de latitude, Kurtén & Granqvist (1987) ayant signalé que les lynx Pléistocènes de la Péninsule Ibérique étaient en général plus petits que ceux de la Riviera. Dans la Péninsule Ibérique, *L. pardina spelaea* est connu depuis le Pléistocène inférieur à Cueva Victoria (Pons-Moyá 1983-84). Les trouvailles deviennent plus fréquentes au Pléistocène supérieur, notamment dans la partie méridionale péninsulaire. Au Portugal, l'espèce est connue dès le Würm ancien. Au Würm récent (*ca* 28 000-26 000 BP) on connaît de très gros exemplaires à Columbeira, représentés par deux hémimandibules de sujets différents, plus grosses et surtout plus robustes que la moyenne des 5 *Lynx lynx* actuels du Muséum de Paris, mais plus petites que le plus gros exemplaire de la grotte de l'Observatoire (n° 1819 du Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco) (Cardoso 1993, fig. 73). L'attribution de tous les exemplaires portugais à *L. pardina spelaea* est confirmée par les caractères morphologiques des dents jugales inférieures. L'absence de la métaconide à la M/1 inférieure et le faible développement du *cingulum* distal lorsqu'il existe permettent d'attribuer les exemplaires portugais à *Lynx pardina spelaea* (Kurtén 1963 ; Boule & Villeneuve 1927 ; Miller 1912). Cette conclusion est étayée par d'autres différences morphologiques, tant à la P/3 qu'à la P/4, notamment l'hypsodontie moins marquée et l'absence de cuspides secondaires au niveau des prémolaires inférieures. Cependant, le lynx boréal, quoi que très rare, est connu dans la Péninsule Ibérique. Les seules restes dont nous ayons connaissance sont ceux de la grotte de Rascaño, d'âge magdalénien (Altuna 1981), ce qui prouve la coexistence des deux espèces dans le Pléistocène de la péninsule. La comparaison des exemplaires portugais avec d'autres ensembles Pléistocènes est difficile du fait du petit nombre d'individus disponibles, et cela est aussi valable pour l'ensemble actuel. Selon nos observations, seule la taille sépare la forme Pléistocène des rares

individus actuels qui ont constitué notre échantillon. En ce qui concerne le lynx boréal, par rapport à l'ensemble Pléistocène portugais, les os sont plus grêles et plus longs, indiquant des animaux moins lourds et massifs. Les dents, de tendance moins hypsodonte et dépourvues de cuspides secondaires au niveau des prémolaires inférieures, suggèrent un régime moins carnivore.

## CONCLUSIONS

Nous avons effectué une révision des grands mammifères présents au Pléistocène sur le territoire portugais. Des 28 gisements ou groupes de gisements étudiés, seules les terrasses de Condeixa et de Santa Cruz peuvent être attribuées au Pléistocène moyen (Mindel). Une autre terrasse, celle de Mealhada, est d'âge rissien. Tous les autres gisements sont würmiens et presque tous sont karstiques. Le court intervalle de temps qui correspond à la plupart des gisements - dont la situation, les caractéristiques géologiques générales et les âges absolus sont donnés Figure 1 et Tableaux 1 et 2 - a rendu difficile l'établissement d'une échelle biostratigraphique régionale. Les 26 taxa identifiés figurent dans le tableau 3. Parmi ceux-ci, 10 étaient inconnus, mal ou insuffisamment décrits avant la présente révision, et l'un d'entre eux est nouveau : *Equus caballus antunesi* CARDOSO & EISENMANN, 1989. Leur distribution chronologique est donnée dans le tableau 1. A côté des espèces et sous-espèces déterminées, il en existe d'autres dont l'existence n'a pas été prouvée. C'est le cas d'*Ursus spelaeus* et de *Dicerorhinus mercki*. Il n'y a pas de raison, cependant d'affirmer qu'elles n'ont pas habité le territoire portugais, car toutes deux sont connues en Galice. Les déterminations paléontologiques ont été utilisées dans une perspective paléoécologique et complétées par les autres données disponibles. Le territoire portugais a connu, jusqu'à *ca.* 30 000 BP des conditions climatiques globalement douces. Les faunes froides sont absentes. La survivance d'*Elephas antiquus* jusque vers 33 000 BP, la plus récente occurrence connue en Europe, en est la preuve. Grâce à l'isolement géographique et surtout aux basses latitudes et à la proximité océanique qui justifient l'absence de vagues de froid intenses et prolongées, l'extrême ouest de la Péninsule Ibérique, vrai "finistère" de l'Europe, s'est établi comme aire refuge d'animaux déjà disparus depuis longtemps partout ailleurs. *Hyaena hyaena prisca* et *Canis lupus lunellensis* ont survécu jusqu'à la fin du Würm ancien. De tels faits mettent en évidence que la signification biostratigraphique attribuée classiquement à ces taxa hors Pyrénées ne s'applique pas au territoire portugais et, en même temps, le rôle des facteurs climatiques régionaux dans les associations faunistiques. L'abondance du

| Taxa                        | Largo de Dine |      | Mealhada |    | Fujaça (Pampilhosa da Beira) |     | Candeixa |    | Cabeirão |      | Foz de Enxarrique |      | Cabeço do Mouro, Casais Rolobos (Herdade) |      | Algar de João Ramos |      | Alameda |    | Casa da Moura |     | Serra dos Molinos |      | Fuminha |      |      |
|-----------------------------|---------------|------|----------|----|------------------------------|-----|----------|----|----------|------|-------------------|------|---|------|---------------------|------|---------|----|---------------|-----|-------------------|------|---------|------|------|
|                             | N             | %    | N        | %  | N                            | %   | N        | %  | N        | %    | N                 | %    | N   | %    | N                   | %    | N       | %  | N             | %   | N                 | %    | N       | %    |      |
| <b>Carnivora</b>            |               |      |          |    |                              |     |          |    |          |      |                   |      |   |      |                     |      |         |    |               |     |                   |      |         |      |      |
| <b>Hyaenidae</b>            |               |      |          |    |                              |     |          |    |          |      |                   |      |   |      |                     |      |         |    |               |     |                   |      |         |      |      |
| <i>Hyaena hyaena prisca</i> |               |      |          |    |                              |     |          |    |          |      |                   |      |   |      |                     |      |         |    |               |     |                   |      |         |      |      |
|                             |               |      |          |    |                              |     |          |    |          |      |                   |      |   |      |                     |      |         |    |               |     |                   |      |         | 217  | 33,5 |
|                             | 4             | 5,6  |          |    |                              |     |          |    |          |      |                   |      |   |      |                     |      |         |    |               |     |                   |      |         |      |      |
|                             | 7             | 9,8  |          |    |                              |     |          |    | 4        | 1,5  |                   |      |   |      |                     |      |         |    |               |     |                   |      |         |      |      |
| <b>Felidae</b>              |               |      |          |    |                              |     |          |    |          |      |                   |      |   |      |                     |      |         |    |               |     |                   |      |         |      |      |
|                             |               |      |          |    |                              |     |          |    | 7        | 2,6  |                   |      |   |      |                     |      |         | 17 | 11,5          |     |                   |      | 5       | 0,8  |      |
|                             |               |      |          |    |                              |     |          |    | 36       | 13,2 |                   |      |   |      | 2                   | 2,6  |         | 46 | 31,1          |     |                   |      | 72      | 11,1 |      |
|                             | 1             | 1,4  |          |    |                              |     |          |    |          |      |                   |      |   |      |                     |      |         |    |               |     |                   |      |         |      |      |
|                             | 2             | 2,8  |          |    |                              |     |          |    | 1        | 0,4  |                   |      |   |      |                     |      |         | 2  | 1,4           |     |                   |      | 4       | 0,6  |      |
|                             |               |      | 1        | 2  |                              |     |          |    |          |      |                   |      |   |      |                     |      |         |    |               |     |                   |      |         |      |      |
| <b>Canidae</b>              |               |      |          |    |                              |     |          |    |          |      |                   |      |   |      |                     |      |         |    |               |     |                   |      |         |      |      |
|                             |               |      |          |    |                              |     |          |    | 5        | 1,8  |                   |      | 1   | 2,3  | 7                   | 9    |         | 59 | 39,9          |     |                   |      |         |      |      |
|                             |               |      |          |    |                              |     |          |    |          |      |                   |      |   |      |                     |      |         |    |               |     |                   |      | 98      | 15,1 |      |
|                             |               |      |          |    |                              |     |          |    | 11       | 4    |                   |      |   |      |                     |      |         | 20 | 13,5          |     |                   |      | 19      | 2,9  |      |
|                             |               |      |          |    |                              |     |          |    |          |      |                   |      |   |      |                     |      |         |    |               |     |                   |      |         |      |      |
|                             |               |      |          |    |                              |     |          |    |          |      |                   |      |   |      |                     |      |         |    |               |     |                   |      |         |      |      |
| <b>Ursidae</b>              |               |      |          |    |                              |     |          |    |          |      |                   |      |   |      |                     |      |         |    |               |     |                   |      |         |      |      |
|                             | 4             | 5,6  |          |    |                              |     |          |    |          |      |                   |      |   |      |                     |      |         |    |               |     |                   | 8    | 38,2    | 198  | 30,6 |
| <b>Proboscidea</b>          |               |      |          |    |                              |     |          |    |          |      |                   |      |   |      |                     |      |         |    |               |     |                   |      |         |      |      |
| <b>Elephantidae</b>         |               |      |          |    |                              |     |          |    |          |      |                   |      |   |      |                     |      |         |    |               |     |                   |      |         |      |      |
|                             |               |      | 18       | 36 |                              |     | 1        | 20 |          |      |                   |      |   |      |                     |      |         | 1  | 4             |     |                   |      |         |      |      |
|                             |               |      |          |    |                              |     |          |    |          |      |                   |      |   |      |                     |      |         |    |               |     |                   |      |         |      |      |
|                             |               |      |          |    |                              |     |          |    |          |      |                   |      |   |      |                     |      |         |    |               |     |                   |      |         |      |      |
| <b>Perissodactyla</b>       |               |      |          |    |                              |     |          |    |          |      |                   |      |   |      |                     |      |         |    |               |     |                   |      |         |      |      |
| <b>Rhinocerotidae</b>       |               |      |          |    |                              |     |          |    |          |      |                   |      |   |      |                     |      |         |    |               |     |                   |      |         |      |      |
|                             | 7             | 9,8  |          |    |                              |     |          |    |          |      |                   |      |   |      |                     |      |         |    |               |     |                   | 2    | 9,5     | 2    | 0,3  |
| <b>Equidae</b>              |               |      |          |    |                              |     |          |    |          |      |                   |      |   |      |                     |      |         |    |               |     |                   |      |         |      |      |
|                             | 16            | 22,5 | 8        | 16 |                              |     |          |    | 10       | 3,7  | 15                | 93,8 | 4   | 9,3  |                     |      | 2       | 8  | 4             | 2,7 | 11                | 52,4 |         |      |      |
|                             |               |      |          |    |                              |     |          |    |          |      |                   |      |   |      |                     |      |         |    |               |     |                   |      |         |      |      |
|                             |               |      |          |    |                              |     |          |    |          |      |                   |      |   |      |                     |      |         |    |               |     |                   |      |         |      |      |
|                             |               |      |          |    |                              |     |          |    |          |      |                   |      |   |      |                     |      |         |    |               |     |                   |      |         |      |      |
| <b>Artiodactyla</b>         |               |      |          |    |                              |     |          |    |          |      |                   |      |   |      |                     |      |         |    |               |     |                   |      |         |      |      |
| <b>Suidae</b>               |               |      |          |    |                              |     |          |    |          |      |                   |      |   |      |                     |      |         |    |               |     |                   |      |         |      |      |
|                             |               |      |          |    |                              |     |          |    | 2        | 0,7  |                   |      |   |      |                     |      |         |    |               |     |                   |      |         |      |      |
| <b>Hippopotamidae</b>       |               |      |          |    |                              |     |          |    |          |      |                   |      |   |      |                     |      |         |    |               |     |                   |      |         |      |      |
|                             |               |      | 1        | 2  |                              |     | 4        | 80 |          |      |                   |      |   |      |                     |      |         |    |               |     |                   |      |         |      |      |
| <b>Cervidae</b>             |               |      |          |    |                              |     |          |    |          |      |                   |      |   |      |                     |      |         |    |               |     |                   |      |         |      |      |
|                             | 13            | 10,3 | 22       | 44 |                              |     |          |    | 99       | 36,4 |                   |      | 25  | 58,1 | 22                  | 28,2 | 21      | 84 |               |     |                   |      | 29      | 4,5  |      |
|                             |               |      |          |    |                              |     |          |    |          |      |                   |      |   |      | 1                   | 1,3  |         |    |               |     |                   |      |         |      |      |
|                             |               |      |          |    |                              |     |          |    | 4        | 1,5  |                   |      |   |      |                     |      |         |    |               |     |                   |      |         |      |      |
| <b>Bovidae</b>              |               |      |          |    |                              |     |          |    |          |      |                   |      |   |      |                     |      |         |    |               |     |                   |      |         |      |      |
|                             |               |      |          |    |                              |     |          |    | 60       | 22   |                   |      |   |      |                     |      |         |    |               |     |                   |      |         |      |      |
|                             |               |      |          |    |                              |     |          |    | 33       | 12,1 |                   |      | 10  | 23,2 | 1                   | 1,3  | 1       | 4  |               |     |                   |      |         |      |      |
|                             | 17            | 23,9 |          |    | 3                            | 100 |          |    |          |      | 1                 | 6,2  | 3   | 7    |                     |      |         |    |               |     |                   |      | 3       | 0,5  |      |
| TOTAL                       | 71            |      | 50       |    | 3                            |     | 5        |    | 272      |      | 16                |      | 43  |      | 78                  |      | 25      |    | 148           |     | 21                |      | 647     |      |      |

Tableau 3 - Distribution des grands mammifères des gisements pléistocènes portugais. *Distribution of the large mammals of the portuguese pleistocene sites.*

| Columbeira |      | Fonbainhas |      | Lapa da Rainha |      | Quinta do Gale (Carvão) |     | Terragos baixos do Tejo |     | Pedreira das Salemas |      | Gruta das Salemas |      | Pego do Diabo |      | Canele Mer |     | Perb Cove |   | Algarde Cascas |      | Figueira Brava |      | Escoval |      | Sazib Cruz |      |   |     |   |   |
|------------|------|------------|------|----------------|------|-------------------------|-----|-------------------------|-----|----------------------|------|-------------------|------|---------------|------|------------|-----|-----------|---|----------------|------|----------------|------|---------|------|------------|------|---|-----|---|---|
| N          | %    | N          | %    | N              | %    | N                       | %   | N                       | %   | N                    | %    | N                 | %    | N             | %    | N          | %   | N         | % | N              | %    | N              | %    | N       | %    | N          | %    | N | %   | N | % |
| 24         | 9,3  | 10         | 1,8  | 2              | 2,9  |                         |     |                         |     |                      |      |                   |      |               |      |            |     |           |   | 1              | 4,2  | 1              | 1,4  | 25      | 9,3  | 35         | 8,9  |   |     |   |   |
| 1          | 0,4  | 17         | 3,1  | 1              | 1,4  |                         |     |                         |     | 1                    | 0,4  | 21                | 14,8 | 3             | 5,1  |            |     |           |   |                |      |                |      | 2       | 0,7  | 41         | 10,5 |   |     |   |   |
| 7          | 2,7  | 19         | 7,5  | 18             | 26,1 |                         |     |                         |     | 12                   | 5    | 31                | 21,8 | 7             | 11,9 |            |     |           |   | 6              | 8,1  |                |      |         |      | 76         | 19,3 |   |     |   |   |
|            |      | 2          | 0,4  |                |      |                         |     |                         |     | 2                    | 0,8  |                   |      |               |      |            |     |           |   |                |      |                |      | 1       | 0,4  | 1          | 0,5  |   |     |   |   |
|            |      |            |      |                |      |                         |     |                         |     | 1                    | 0,4  |                   |      |               |      |            |     |           |   |                |      |                |      | 7       | 2,6  | 18         | 4,6  |   |     |   |   |
| 2          | 0,8  | 7          | 1,3  | 4              | 5,8  |                         |     |                         |     | 3                    | 1,3  | 21                | 14,3 | 3             | 5,1  |            |     |           |   | 2              | 2,7  | 1              | 0,4  |         |      | 13         | 3,3  |   |     |   |   |
|            |      |            |      |                |      |                         |     |                         |     | 1                    | 0,4  | 3                 | 2,1  | 1             | 1,7  |            |     |           |   | 8              | 20,8 | 8              | 3    | 11      | 2,8  |            |      |   |     |   |   |
|            |      |            |      |                |      |                         |     |                         |     |                      |      |                   |      |               |      |            |     |           |   |                |      |                |      |         |      | 1          | 0,5  |   |     |   |   |
| 1          | 0,4  | 32         | 5,9  |                |      |                         |     |                         |     | 21                   | 8,8  | 2                 | 1,4  |               |      |            |     |           |   | 1              | 1,4  | 3              | 1,1  | 5       | 1,3  |            |      |   |     |   |   |
|            |      |            |      |                |      |                         |     | 4                       | 8,0 |                      |      |                   |      |               |      |            |     |           |   |                |      |                |      |         |      |            |      | 1 | 100 |   |   |
|            |      |            |      |                |      |                         |     |                         |     |                      |      |                   |      |               |      |            |     |           |   |                |      |                |      | 1       | 0,4  |            |      |   |     |   |   |
| 15         | 5,8  |            |      | 1              | 1,4  |                         |     |                         |     | 2                    | 0,8  |                   |      |               |      | 1          | 100 |           |   |                |      |                |      | 1       | 0,4  | 1          | 0,5  |   |     |   |   |
| 16         | 6,2  | 13         | 2,4  | 1              | 1,4  |                         |     | 1                       | 2,0 |                      |      |                   |      |               |      |            |     |           |   |                |      | 24             | 32,4 | 28      | 10,4 | 77         | 19,5 |   |     |   |   |
|            |      | 39         | 7,2  |                |      |                         |     |                         |     | 53                   | 22   |                   |      | 1             | 1,7  |            |     |           |   |                |      |                |      |         |      |            |      |   |     |   |   |
|            |      |            |      |                |      |                         |     |                         |     | 2                    | 0,8  |                   |      |               |      |            |     |           |   |                |      | 1              | 1,4  |         |      |            |      |   |     |   |   |
|            |      | 3          | 0,6  |                |      |                         |     |                         |     | 4                    | 1,7  | 7                 | 4,9  |               |      |            |     |           |   |                |      |                |      |         |      | 7          | 1,8  |   |     |   |   |
| 151        | 58,5 | 304        | 56,1 | 37             | 53,6 |                         |     |                         |     | 70                   | 29,2 | 44                | 31   | 41            | 69,5 |            |     |           |   | 10             | 41,7 | 14             | 18,9 | 116     | 43,3 | 83         | 21,1 |   |     |   |   |
| 3          | 1,2  |            |      |                |      |                         |     |                         |     | 1                    | 0,4  |                   |      |               |      |            |     |           |   |                |      |                |      |         |      |            |      |   |     |   |   |
| 1          | 0,4  |            |      | 3              | 4,3  |                         |     |                         |     | 2                    | 0,8  |                   |      |               |      |            |     |           |   | 13             | 54,2 |                |      |         |      |            |      |   |     |   |   |
|            |      |            |      |                |      |                         |     |                         |     |                      |      |                   |      | 11            | 7,7  | 1          | 1,7 |           |   |                |      |                |      |         |      |            |      |   |     |   |   |
| 22         | 8,5  | 96         | 17,7 |                |      |                         |     |                         |     | 8                    | 3,4  |                   |      | 2             | 3,4  |            |     |           |   |                |      |                |      |         |      |            |      |   |     |   |   |
| 15         | 5,8  |            |      | 2              | 2,9  | 1                       | 100 |                         |     | 59                   | 24,6 |                   |      |               |      |            |     |           |   |                |      | 18             | 27,4 | 75      | 28   | 26         | 6,6  |   |     |   |   |
| 258        | 54,2 | 69         | 1    | 5              | 24,2 | 142                     | 58  | 1                       | 24  | 75                   | 26,8 | 305               | 1    |               |      |            |     |           |   |                |      |                |      |         |      |            |      |   |     |   |   |

Tableau 3 - Suite

cerf élaphe au cours du Würm récent suggère des conditions climatiques tempérées et humides. La biométrie de l'espèce conforte de telles conclusions. La présence, quoique très rare, du daim, est un argument de plus en faveur de cette conclusion. Au cours du Würm récent, *Coelodonta antiquitatis* et *Rangifer tarandus*, et d'autres espèces indiquant des conditions climatiques encore plus rigoureuses, comme *Ovibos moschatus* - pourtant connu en Catalogne - ou *Saiga tatarica*, sont absentes. Seul *Mammuthus primigenius* semble être présent. Cependant, de courtes périodes froides, plus ou moins humides, ont été observées au cours du Würm récent. Elles correspondent à l'arrivée de *Rupicapra pyrenaica*, ca. 24 800 BP et de 20 400 - 15 200 BP et aussi de *Capra pyrenaica*. Peut-être cette dégradation climatique, vers le pléniglaciaire würmien, a-t-elle été à l'origine de l'extinction de *Panthera pardus*, *P. (Leo) spelaea* et de *Dicerorhinus hemitoechus*, avant 20 000 BP et aussi du déclin de *Crocota crocota spelaea*.

**Remerciements** - Nous tenons à remercier ici M. Telles Antunes (Faculdade de Ciências e Tecnologia da Universidade Nova de Lisboa), qui a dirigé notre travail, au Portugal ; O. da Veiga Ferreira, G. Zbyszewski et M. Magalhães Ramalho (Instituto Geológico e Mineiro), M. Farinha dos Santos (Universidade Autónoma de Lisboa), F. S. Alves e L. Raposo (Museu Nacional de Arqueologia), M. Varela Gomes (Museu de Arqueologia de Montemor-o-Novo) ; A.C. Silva, J. e F. Real (Instituto Português do Património Arquitectónico e Arqueológico), J. Zilhão (Faculdade de Letras da Universidade de Lisboa), C. Harpsøe, J.P. da Costa, M.J. Lemos de Sousa (Faculdade de Ciências da Universidade do Porto), A. Ferreira Soares (Faculdade de Ciências e Tecnologia da Universidade de Coimbra), F. Renoult (Muséum national d'Histoire naturelle, de Paris), M.-F. Bonifay (Laboratoire de Géologie du Quaternaire, Marseille-Luminy), R. Ballezio et A. Prieur (Département des Sciences de la Terre, Université, Claude-Bernard, Lyon 1), M. Philippe (Musée Guimet d'Histoire Naturelle de Lyon) et S. Simone (Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco), pour la permission et l'appui à l'étude des collections des gisements qu'ils ont à leur garde. V. Eisenmann et G. Petter (Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, de Paris), C. Guérin et M. Faure (Laboratoire de Paléontologie stratigraphique et Paléocologie, Université Claude-Bernard, Lyon 1), pour l'aide dans l'étude de plusieurs groupes inclus dans ce travail. Un remerciement tout particulier à C. Guérin, qui a accepté de faire la révision critique du manuscrit original.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALTUNA J. 1974 - Hallazgo de un uro (*Bos primigenius* BOJ.) en la sierra de Gibijo (Alava). Estudio de su esqueleto y de la fauna asociada al mismo. *Munibe*, **26**: 27-51.
- ALTUNA J. 1981 - Restos oseos del yacimiento prehistórico del Rascaño. In G. ECHEGARAY, I. BARANDIARAN et al. (eds) : El Paleolítico superior de la Cueva del Rascaño, Santander. *Centro de Investigación y Museo de Altamira*, **3** : 223-269.
- ALTUNA J. & MARIEZKURRENA K. 1988 - Les macro-mammifères du Paléolithique moyen et supérieur ancien dans la région cantabrique. *Archaeozoologia*, **1** (2) : 179-196.
- ANTUNES M.T. 1986 - Acerca de um osso do Plistocénico da Mealhada : presença de um "tigre dente de sabre", *Homotherium latidens* (OWEN, 1846). *Ciências da Terra* (UNL), **8** : 43-54.
- ANTUNES M.T. & CARDOSO J.L. 1987 - O leão das cavernas, *Panthera (Leo) spelaea* (GOLDFUSS, 1910) em Portugal. In *Da Pré-história à História*. Vol. de homenagem a O. da Veiga Ferreira, Lisboa, Delta : 73-81.
- ANTUNES M.T. & CARDOSO J.L. 1992 - Quaternary elephants in Portugal : new data. *Ciências da Terra* (UNL), **11** : 17-37.
- ANTUNES M.T., AZZAROLI A., FAURE M., GUÉRIN C. & MEIN P. 1986 - Mammifères Pléistocènes de Algoz, en Algarve : une révision. *Ciências da Terra* (UNL), **8** : 73-86.
- ANTUNES M.T., CABRAL J.M.P., CARDOSO J.L., PAIS J. & SOARES A.M.M. 1989 - Paleolítico médio e superior em Portugal : datas 14 C, estado actual dos conhecimentos, síntese e discussão. *Ciências da Terra* (UNL), **11** : 7-16.
- ARGANT A. 1991 - Carnivores quaternaires de Bourgoigne. *Documents du Laboratoire de Géologie de Lyon*, **115** : 301 p.
- BALLEZIO R. 1979 - Le gisement Pléistocène supérieur de la grotte de Jaurens à Nespouls, Corrèze, France : les Carnivores (Mammalia, Carnivora) I - Canidae et Hyaenidae. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon*, **17** : 25-55.
- BALLEZIO R. 1980 - Le gisement Pléistocène supérieur de la grotte de Jaurens à Nespouls, Corrèze, France : Les Carnivores (Mammalia, Carnivora). II - Felidae. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon*, **18** : 61-102.
- BLANDAMURA F. & AZZAROLI A. 1977 - L'"Ippopotamo Maggiore" di Filippo Nesti. *Atti della Accademia Nazionale dei Lincei*, S. VIII, **14** (5) : 169-188.
- BONIFAY M.-F. 1962 - Sur la valeur spécifique de l'*Ursus prearctos*, M. Boule de la grotte du Prince (Ligurie Italienne). *Bulletin du Musée d'Anthropologie et de Préhistoire de Monaco*, **9** : 65-72.
- BONIFAY M.-F. 1969 - Principales formes caractéristiques du Quaternaire moyen du Sud-Est de la France (grands mammifères). *Bulletin du Musée d'Anthropologie et de Préhistoire de Monaco*, **14** : 49-62.
- BONIFAY M.-F. 1971 - Carnivores quaternaires du Sud-Est de la France. *Mémoire du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris*, N.S. (C), **21** (2) : 43-377.
- BONIFAY M.F. 1972 - Etude de nouveaux restes de vertébrés provenant de la carrière Fournier à Châtillon-Saint-Jean (Drôme) I-Carnivores. *Bulletin de l'Association française des études du Quaternaire*, **9** (33) : 249-26 .
- BOUCHUD J. 1972 - Les grands herbivores rissiens des "Abîmes de la Fage" en Corrèze (Cervidés, Bovidés, Capridés, Rupicaprinés, Suidés et Equidés). *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon*, **10** : 33-59.
- BOULE M. 1902 - La caverne à ossements de Montmaurin (Haute-Garonne). *L'Anthropologie*, **13** : 305-319.
- BOULE M. 1919 - *Les grottes de Grimaldi* (Baoussé-Roussé). I : 237-362. Imprimerie de Monaco.

- BOULE M. & VILLENEUVE L. de 1927 - La grotte de l'Observatoire à Monaco. *Archives de l'Institut de Paléontologie humaine*, **1** : 113 p.
- CARDOSO J.L. 1989 - Le daim dans le Pléistocène du Portugal. *Communication du Service géologique du Portugal* : 75-118.
- CARDOSO J.L. 1990 - Presença de rinoceronte - *Dicero-rhinus hemitoechus* (FALCONER, 1878) na gruta do Escoural. *Almansor*, **8** : 7-13.
- CARDOSO J.L. 1992 - *Cuon alpinus europaeus* dans le Pléistocène du Portugal. *Ciências da Terra (UNL)*, **11** : 65-76.
- CARDOSO J.L. 1993a - *Contribuição para o conhecimento dos grandes mamíferos do Plistocénico superior de Portugal*. Thèse de Doctorat, Universidade Nova de Lisboa. Câmara Municipal de Oeiras : 567 p.
- CARDOSO J.L. 1993b - La Hyène des "Oubliettes" de Gargas, *Crocota crocuta spelaea* (Mammalia, Carnivora). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris*, **4**, **15**, C (1-4) : 79-104.
- CARDOSO J.L. (sous presse) - *Crocota c. intermedia* (DE SERRES, 1828) (Mammalia, Carnivora) do Plistocénico de Portugal. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*.
- CARDOSO J.L. & ANTUNES M.T. 1989 - *Rupicapra rupicapra* (Mammalia) in the Late Pleistocene of Portugal. *Ciências da Terra (UNL)*, **10** : 81-96.
- CARDOSO J.L. & EISENMANN V. 1989 - *Equus caballus antunesi*, nouvelle sous-espèce quaternaire du Portugal. *Palaeovertebrata*, **19** (2) : 47-72.
- CARDOSO P. 1987 - Los Carnívoros prehistóricos de Vizcaya. *Kobie*, **16** : 7-76.
- CRÉGUT-BONNOURE E. 1992 - Intérêt biostratigraphique de la morphologie dentaire de Capra (Mammalia, Bovidae). *Annales zoologici fennici*, **28** : 273-290.
- CHOFFAT P. 1895/98 - Note sur les tufs de Condeixa et la découverte de l'hippopotame en Portugal. *Communic. Direcção Trab. Geol. Port.*, **3** : 1-12.
- CLOT A. 1980 - *La grotte de la Carrière (Gerde, Hautes-Pyrénées)*. *Stratigraphie et Paléontologie des Carnivores*. Thèse 3ème cycle de l'Université de Toulouse, **1** : 237 p.
- CLOT A. 1986 - La grotte de la Bielle à Nestier (Hautes-Pyrénées). Fouilles M. Debaux, 1960. Paléontologie des grands mammifères. *Gallia Préhistoire*, **29** (1) : 53-141.
- CORDY J.-M. 1983 - Découverte de *Cuon alpinus europaeus* BOURGUIGNAT dans le Quaternaire de Belgique. In *La faune et l'homme préhistorique* (dix études en hommage à Jean Bouchud). *Mémoire de la Société préhistorique française*, **16** : 49-54.
- DAVIS S. 1977 - Size variation of the fox, *Vulpes vulpes* in the palaeartic region today, and in Israel during the Late Quaternary. *Journal of Zoology*, **182** : 343-351.
- DELGADO J.F.N. 1884 - La grotte de Furninha à Peniche. *Congrès International d'Anthropologie et d'Archéologie Préhistoriques*. Compte Rendu de la 9ème Session (Lisboa, 1880) : 207-278.
- DELPECH F. 1983 - Les faunes du Paléolithique supérieur dans le Sud-Ouest de la France. *Cahiers du Quaternaire (CNRS)*, **6** : 450 p.
- ERDBRINK D.P. 1953 - *A review of fossil and recent bears of the world*. Deventer, 2 vol. : 597 p.
- ESTÉVEZ-ESCALERA J. 1979 - *La fauna del Pleistoceno catalán*. Tese, Universidad de Barcelona, 2 vol.
- FAURE M. 1985 - Les hippopotames quaternaires non-insulaires d'Europe occidentale. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon*, **23** : 13-79.
- FAURE M. & GUÉRIN C. 1983 - Le *Sus scrofa* (Mammalia, Artiodactyla, Suidae) du gisement Pléistocène supérieur de Jaurens, à Nespouls, Corrèze, France. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon*, **21** : 45-63.
- FERREIRA O. DA VEIGA 1975 - Os rinocerontes quaternários encontrados em Portugal. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, **59** : 15-25.
- FIGARELLI G. 1979 - Osservazioni sull'evoluzione del genere *Ursus*. *Bolletino della Società Paleontologica italiana*, **18** (2) : 166-172.
- FIGGARELLI G. & TORRE D. 1977 - Phyletic relationships between *Lynx* group *issiodorensis* and *Lynx pardina*. *Bolletino della Società Paleontologica italiana*, **16** (2) : 197-202.
- GAUDRY A. & BOULE M. 1892 - Les oubliettes de Gargas. *Matériaux pour l'Histoire des Temps Quaternaires*, **4** : 130 p.
- GUADELLI J.-L. 1987 - *Contribution à l'étude des zoocénoses préhistoriques en Aquitaine (Würm ancien et interstade würmien)*. Thèse Doctorat Géologie du Quaternaire et Préhistoire, Université de Bordeaux 1 : 568 p.
- GUÉRIN C. 1980 - Les rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale. Comparaison avec les espèces actuelles. *Thèse Doctorat d'Etat de l'Université Claude-Bernard, Lyon I (1981) et Documents du Laboratoire de Géologie de Lyon*, **79** (3 fasc.) : 1185 p.
- HARLÉ E. 1894 - Découverte d'ossements d'Hyènes rayées dans la grotte de Montsaunès (Haute-Garonne). *Bulletin de la Société géologique de France*, (S. III), **22** : 234-241.
- HARLÉ E. 1895 - Restes d'Hyènes rayées de la brèche d'Es-Taliens, à Bagnères-de-Bigorre (Hautes-Pyrénées). *Bulletin de la Société géologique de France*, **3**, **23** : 44-49.
- HARLÉ E. 1910-11 - Les mammifères et oiseaux quaternaires connus jusqu'ici en Portugal. *Communication du Service géologique du Portugal*, **8** : 22-85.
- HEMMER H. 1971 - Zur Kenntnis pleistozäner mitteleuropäischer Leoparden (*Panthera pardus*). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **138** (1) : 15-36.
- KURTÉN B. 1959 - On the bears of the Holsteinian interglacial. *Acta Universitatis Stockholmiensis, Stockholm Contribution geology*, **2** : 73 1 02.
- KURTÉN B. 1963 - Return of a lost structure in the evolution of the felid dentition. *Commentationes biologicae*, **26** (4) : 12 p.
- KURTÉN B. 1965a - The carnivora of the Palestine caves. *Acta zoologici fennici*, **107** : 1-74.
- KURTÉN B. 1965b - On the evolution of the european wild cat, *Felis sylvestris* SCHREBER. *Acta zoologici fennici*, **111**: 31 p.

- KURTÉN B. 1968 - *Pleistocene mammals of Europe*. Weidenfeld & Nicolson, Londres : 303 p.
- KURTÉN B. & GRANQVIST E. 1987 - Fossil pardel lynx (*Lynx pardina spelaea* BOULE) from a cave in southern France. *Annales zoologici fennici*, **24** : 39-43.
- LAQUAY G. 1981 - Recherches sur les faunes du Würmien du Périgord. Thèse Doctorat en Géologie du Quaternaire et Préhistoire, Université de Bordeaux, **1**, 2 fasc. : 429 p.
- MARIEZKURRENA K. & ALTUNA J. 1983 - Biometria y dimorfismo sexual en el esqueleto de *Cervus elaphus* wurmiense, postwurmiense y actual del Cantabrico. *Munibe*, **35** : 203-246.
- MILLER G.S. 1912 - Catalogue of Mammals of Western Europe. *British Museum (National History)* : 1019 p.
- MIR A. & SALAS R. 1976 - Tres nuevos carnívoros del yacimiento cuaternario de la Cova d'el Mollet 1, Servinya (prov. de Girona). *Instituto de Investigaciones Geológicas, Diputación Provincial de Barcelona*, **31** : 9-123.
- PÉREZ-HIDALGO T. de Torres 1979 - Los Ursidos del Pleistoceno-Holoceno de la Península Ibérica. Thèse de Doctorat, Universidad Complutense de Madrid : 635 p.
- PINTO R. Serpa 1931 - Sobre "*Elephas meridionalis*" cfr. "*antiquus*" do Casal do Torquato (Alenquer). *Anais da Faculdade de ciências do Porto*, **17** : 104-106.
- PONS-MOYÁ J. 1983/84 - Presencia de *Lynx spelaea* (Fissipeda, Mammalia) en el Pleistoceno inferior de la Península Iberica. *Paleontologia i Evolucio*, **18** : 39-42.
- POPLIN F. 1976 - *Les grands vertébrés de Gönnersdorf. Fouilles* 1968. F. Steiner. Wiesbaden : 212 p.
- RAPOSO L. 1991 - Campanha de escavações arqueológicas no sítio da Foz do Enxarrique. *Alto Tejo, Bol. Inf Núcleo Regional de Investigação Arqueológica*, **9** : 1-2.
- RIBEIRO C. 1880 - Des formations tertiaires du Portugal. *Congrès International de Géologie* (Paris, 1878). *Comptes rendus sténographiques* : 205-214.
- SCHÜTT G. 1969 - Untersuchungen am Gebiss von *Panthera leo fossilis* (v. REICHENAN, 1906) und *Panthera leo spelaea* (GOLDFUSS, 1810). Ein Beitrag zur Systematik der pleistozänen Groskatzen Europas. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **134** (2) : 192-220.
- SILVA A.C., OTTE M., ARAÚJO A.C., CAWE N., LÉOTARD J.M., LEJEUNE M., LACROIX P. & COLLIN F. 1991 - A gruta do Escoural, novas perspectivas para o seu estudo e valorização. *Actas das IV Jornadas Arqueológicas da Associação dos Arqueólogos Portugueses* (Lisboa, 1990) : 173-181.
- STRAUS L.G., ALTUNA J., JACKES M. & KUNST M. 1988 - New excavations in Casa da Moura (Serra d'El Rei, Peniche) and at the abrigos de Bocas (Rio Maior), Portugal. *Arqueologia*, **18** : 65-94.
- THÉNIUS E. 1965 - Ueber das Vorkommen von Streifenhyänen (Carnivora, Mammalia) im Pleistozän Niederösterreichs. *Annales des Naturhistorischen Museums Wien*, **68** : 263-268.
- TURNER A. 1984 - Dental sex dimorphism in European lions (*Panthera leo* L.) of the Upper Pleistocene : palaeological and palaeoethological implications. *Annales zoologici fennici*, **21** : 1-8.
- VIRET J. 1947 - Sur les Ursidés de Bruges (Gironde). *Eclogae Geologicae Helvetiae*, **40** (2) : 356-359.
- WERDELIN L. 1981 - The evolution of lynxes. *Annales zoologici fennici*, **18** : 37-71.
- ZILHÃO J. 1990 - Le Solutrén du Portugal : environnement, chronologie, industries, peuplement, origines. *Les industries à pointes foliacées du Paléolithique supérieur européen* (Krakow, 1989) *E.R.A.U.L.*, **42** : 485-501.

**J.L. CARDOSO**

Faculdade de Ciências e Tecnologia da Universidade  
Nova de Lisboa  
Quinta da Torre  
2825 Monte de Caparica, Portugal