

NOUVELLES DONNÉES SUR LE GENRE *CAPRA* LINNÉ, 1758 (MAMMALIA, BOVIDAE) DU PLÉISTOCÈNE SUPÉRIEUR DE LA GROTTTE TOURNAL (BIZE-MINERVOIS, FRANCE) : IMPLICATIONS BIOCHRONOLOGIQUES ET ÉVOLUTIVES



Pierre MAGNIEZ

RÉSUMÉ

La révision du matériel de bouquetins de la grotte Tournal (Bize-Minervois, Aude, France) donne lieu à une réattribution spécifique du *Capra* et à des précisions concernant la biochronologie. Concernant le matériel issu des dernières fouilles systématiques (collection Tavoso), les analyses morphologiques et métriques d'un calvarium et de la denture des niveaux pléistocènes attribués au stade isotopique (OIS) 3 montrent la présence de *Capra caucasica praepyrenaica*. Les restes sont caractérisés par des similitudes morphologiques avec les fossiles de *Capra* issus des sites des Pyrénées, et plus précisément du morphotype du Portel-Ouest (Ariège). Les niveaux plus récents, de l'OIS 2, ont livré des restes de *Capra pyrenaica*, proches de ceux de Belvis ou de Gazel (Aude). L'analyse du matériel provenant des fouilles plus anciennes de la grotte Tournal (collection Albaille) indique des analogies avec les restes de *C. c. praepyrenaica* de l'Hortus (Hérault) et de La Crouzade (Aude), pouvant se rapporter à l'OIS 4. Cette approche met également l'accent sur la difficulté de reconstituer l'ascendance de la lignée pyrénéenne. Trois modèles évolutifs sont proposés et discutés pour accorder les données paléontologiques et génétiques.

Mots-clés : Grotte Tournal, *Capra*, biochronologie, évolution, Pléistocène supérieur.

ABSTRACT

NEW DATA ON GENUS *CAPRA* LINNÉ, 1758 (MAMMALIA, BOVIDAE) FROM LATE PLEISTOCENE DEPOSITS AT TOURNAL CAVE (BIZE-MINERVOIS, FRANCE): BIOCHRONOLOGICAL AND EVOLUTIONARY IMPLICATIONS

The revision of ibex material from Tournal cave (Bize-Minervois, Aude, France) leads to a specific reallocation of *Capra*, and precision concerning its biochronological position. Concerning the systematic excavations (Tavoso's collection), the morphological and metric analyses of a skull and a sample of teeth show the presence of *Capra caucasica praepyrenaica* in the late Pleistocene levels attributed to the end of Oxygen Isotopic Stage (OIS) 3. Remains are similar to the *Capra* fossils from the French Pyrenees and more precisely from the Portel-Ouest (Ariège) morphotype. The younger levels, attributed to OIS 2, have yielded bones of *Capra pyrenaica*, close to those from Belvis or Gazel (Aude). Concerning earlier excavations at Tournal cave (Albaille's collection), analogies exist with *C. c. praepyrenaica* remains from L'Hortus (Hérault) and La Crouzade (Aude), attributed to OIS 4. This study also emphasizes the difficulty in reconstituting the descent of the Pyrenean *Capra* lineage. Three evolutionary models are proposed to homogenize the palaeontological and genetic data.

Keys-words: Tournal cave, *Capra*, biochronology, evolution, late Pleistocene.

1 - INTRODUCTION

De nombreux gisements paléontologiques et archéologiques ont livré des vestiges osseux attribués au genre *Capra* en Europe orientale (Fernandez & Crégut-Bonnoure, 2007) comme occidentale (Griggo, 1991 ; Crégut-Bonnoure, 1992b, 1992c, 2002 ; Fernandez, 2001 ; Rivals, 2004).

Cette lignée montre aujourd'hui une grande variabilité morphologique avec six à neuf espèces dont le statut est encore débattu (Pidancier *et al.*, 2006). L'origine et l'évolution du genre sont d'un grand intérêt sur les plans biochronologique et biogéographique, notamment en ce qui concerne le Pléistocène supérieur de l'Europe occi-

dentale. En effet, deux espèces sont actuellement identifiables dans nos montagnes : le bouquetin des Alpes (*Capra ibex ibex* Linné, 1758) et le bouquetin des Pyrénées (*Capra pyrenaica* Schinz, 1838) ou plus largement de la péninsule ibérique.

Le premier est reconnu dès la fin du Pléistocène moyen en Provence et Ligurie dans les grottes de Rigabe (Artigues, France) et du Prince (Grimaldi, Italie). Le second a été trouvé au Sud-Ouest de la France aux grottes de Gazel (Sallèles-Cabardès, France) et de la Vache (Aillat, Ariège) dans des niveaux attribués la fin du Pléistocène supérieur (Crégut-Bonnoure, 1992b, 1992c).

Un point particulièrement intéressant concerne l'ascendance de la lignée pyrénéenne. Les études de

phylogénie moléculaire suggèrent que les deux espèces européennes sont non seulement issues d'une seule vague de dispersion mais appartiennent également au même phylum (Hartl *et al.*, 1990 ; Manceau *et al.*, 1999a ; Pidancier *et al.*, 2006). Pour ce qui concerne les investigations paléontologiques, une étude des fossiles des grottes de Soulabé et de Malarnaud (Montseron, Ariège) conduit Griggo (1991) à modéliser une distribution géographique des aires de répartition déjà acquise lors de la dernière glaciation, et une attribution des lignées pyrénéenne et alpine au niveau sous-spécifique (*Capra hircus pyrenaica* et *Capra hircus ibex*). En revanche, de nombreux travaux, plus récents, mettent en évidence une origine différenciée des lignées, et plusieurs périodes de migration jusqu'en Europe occidentale (Crégut-Bonnoure, 1992a, 2006, 2007 ; Rivals, 2006). Ainsi, les analyses menées sur les restes de chevilles osseuses, de la denture et du squelette post-crânien révèlent une parenté entre certains fossiles mis au jour dans différents gisements français et la lignée caucasienne. *Capra caucasica praepyrenaica* Crégut-Bonnoure, 2002 est identifié dès le début du Pléistocène supérieur (stade isotopique 5) à l'Est du Rhône au Bau de l'Aubesier (Monieux, Vaucluse, Fernandez, 2001, 2006) et à la grotte de l'Adaouste (Jouques, Bouches-du-Rhône, Defleur *et al.*, 1994) ainsi qu'en bordure du Massif Central à la grotte de Saint-Marcel d'Ardèche (Bidon, Ardèche, Crégut-Bonnoure, 1992b) et des Pyrénées à la Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées-Orientales, Rivals, 2006). Lors des stades isotopiques (OIS) 4 et 3 l'espèce est présente à l'Ouest du couloir rhodanien dans le fossé de l'Hortus (Valflaunès, Hérault, Bergès, 1996, 1997 ; Rivals, 2004), dans la grotte du Portel-Ouest (Loubens, Ariège, Crégut-Bonnoure, 1992b, 2007) ou encore dans les grottes de Soulabé et de Malarnaud (Crégut-Bonnoure, 1992c).

C'est pourquoi l'étude approfondie du matériel de la grotte Tournal (Bize-Minervois, Aude) prend toute son importance. Ce gisement présente une longue séquence stratigraphique couvrant la fin du Pléistocène supérieur

et une position géographique stratégique, au pied de la Montagne Noire, c'est-à-dire entre Massif Central et Pyrénées.

2 - LA GROTTTE TOURNAL

La grotte Tournal, ou grande grotte de Bize, est située à 2,5 km du village de Bize-Minervois (Aude) et à une vingtaine de kilomètres au nord-ouest de Narbonne (fig. 1). Partie intégrante d'un vaste massif calcaire de la Montagne Noire, contrefort méridional du Massif Central, celle-ci s'ouvre à 75 m d'altitude, sur la rive gauche de la Cesse. Le gisement présente un intérêt historique majeur puisque, découvert par Paul Tournal dès 1827, il fut impliqué dans les premières polémiques qui considèrent la contemporanéité de l'Homme Préhistorique et des espèces animales disparues (Tournal, 1829 ; Rouville, 1876).

Les fouilles débutèrent en 1828 et se sont poursuivies de manière plus ou moins désordonnée durant près d'un siècle. Les premières fouilles systématiques sont engagées par S.J. Albaille et E. Genson de 1911 à 1914, puis surtout entre 1927 et 1930. Elles sont suivies par celles de Th. et Ph. Hélène entre 1930 et 1933 (Lumley-Woodyear, 1971). Enfin, de 1970 à 1987, A. Tavano mena les dernières recherches dans une zone préservée du remplissage, à une cinquantaine de mètres de l'entrée de la grotte.

Le remplissage est extrêmement riche et a fourni quatre ensembles principaux attribués aux Moustérien, Aurignacien et Magdalénien (Tavano, 1987a, 1987b). Le matériel étudié ici, issu de la collection Tavano, est scindé en deux lots. Il provient, d'une part, des niveaux B/C et D1/D2 de l'ensemble II, rapporté à la fin du Paléolithique moyen et corrélé à l'OIS 3 et, d'autre part, des niveaux G et H de l'ensemble IV du Paléolithique supérieur, corrélé à l'OIS 2 (fig. 2). Les fossiles exhumés lors des fouilles anciennes d'Albaille et Genson sont également traités, mais séparément, de manière à tenter de préciser leur position stratigraphique.

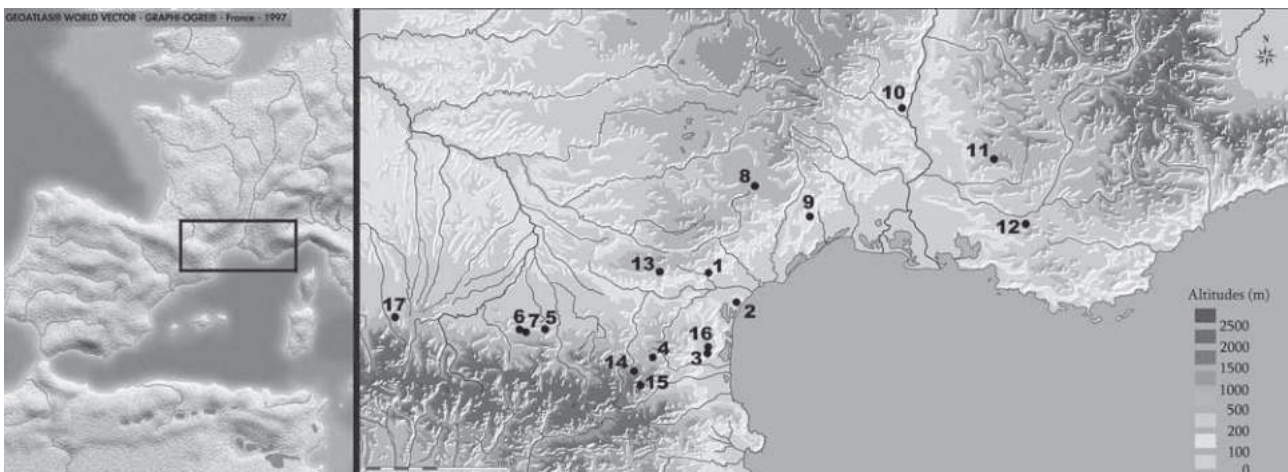


Fig. 1 : Localisation de la grotte Tournal (1) et des principaux gisements de comparaison à *Capra caucasica praepyrenaica* : La Crouzade (2) ; Caune de l'Arago (3) ; L'Arche (4) ; Portel-Ouest (5) ; Malarnaud (6) ; Soulabé (7) ; Bouxès (8) ; L'Hortus (9) ; Saint-Marcel d'Ardèche (10) ; Bau de l'Aubesier (11) ; Adaouste (12) et à *C. pyrenaica* : Gazel (13) ; Belvis (14) ; Castel 2 (15) ; Les Conques (16) et Les Espéluques (17).
Fig. 1: Map showing the localisation of the Tournal cave (1) and some references sites with *C. c. praepyrenaica* and *C. pyrenaica*.

Par le passé, la détermination spécifique de ces vestiges de petits bovidés a fait l'objet de deux principales études qui indiquèrent l'occurrence unique de *Capra ibex* (Lange, 1966; Patou-Mathis, 1994). Les recherches paléontologiques, qui se sont multipliées au cours des dernières années, suggèrent plutôt la présence dans cette région d'un bouquetin de type caucasien, *C. caucasica praepyrenaica*, à l'origine de la lignée pyrénéenne (Crégut-Bonnoure,

1992a, 1992b, 1992c, 2002; Rivals, 2004, 2006; Rivals & Testu, 2006). Le remplissage de la grotte Tournal a livré un matériel exceptionnel qui permet d'enrichir l'analyse de l'ascendance de la lignée pyrénéenne.

Nous avons mesuré également le matériel des grottes de La Cruzade (Moustérien, Gruissan, Aude) et des Conques (Magdalénien, Vingrau, Pyrénées-Orientales) pour les inclure dans le modèle.

OIS	Ensemble	Culture	Niveau d'habitat ^{a, b}		Datation	Paléoclimat	Faune ^f	
			Chantier principal					
2	IV	Magdalénien	H		12860 ± 320 B.P. 12550 ± 210 B.P. 13790 ± 420 B.P. (¹⁴ C) ^d	Climat froid et regain de l'humidité ^f Paysage ouvert et forêts éparées	Renne (Cheval, Bovidés et Cerf)	
			G		14530 ± 510 B.P. 14770 ± 970 B.P. (¹⁴ C) ^d 14000 ± 1000 B.P. (U/Th) ^b	Climat très froid et sec ^f Paysage ouvert (de type steppique)	Renne (Cheval, Bovidés, Ours et Renard)	
3	III	Aurignacien	E3 ou F3F4 ^f		Brèches Tournal FB	Climat très froid et sec ^e Paysage ouvert (de type steppique)	Renne (Cheval et Ours)	
			E2					
			E1 ou F1F2 ^f		FA	> 34200 B.P. (¹⁴ C) ^d	Climat froid et sec ^{e, f} Ouverture du paysage (de type steppique)	Cheval / Renne (Bison, Ours et Hyène)
	II	Moustérien	D2		Couche E	56200 ± 1700 B.P. (U/Th) ^b	Climat froid et humide, avec des forêts éparées ^{e, f} (pin sylvestre)	Cheval (Bovidés, Cervidés et Carnivores)
			D1					
C		B		33650 ± 1250 B.P. (¹⁴ C) ^d 38000 ± 8000 B.P. (ESR) ^c 33000 ± 4000 B.P. (U/Pa) ^c 33000 ± 8000 B.P. (U/Th) ^c	Paysage semi-ouvert (de type «steppe à Mammouths»)	Cheval (Bovidés, Cervidés et Carnivores)		
4	I		A			Climat très froid et sec ^{a, f}	Cheval (Renne et Ours)	

Fig. 2: Cadre stratigraphique de la grotte Tournal.

Modifié d'après ^a: Tavoso, 1987a et Menzhi, 1994; ^b: Bischoff *et al.*, 1988; ^c: Yokoyama *et al.*, 1987; ^d: Evin, in Yokoyama *et al.*, 1987; ^e: Farbos, 1982; ^f: Magniez, 2009, sous-pressé; Patou-Mathis, 1994 et Lange, 1966.

Fig. 2: Stratigraphic profile of the Tournal cave. Modified after ^a: Tavoso, 1987a; Menzhi, 1994; ^b: Bischoff *et al.*, 1988; ^c: Yokoyama *et al.*, 1987; ^d: Evin, in Yokoyama *et al.*, 1987; ^e: Farbos, 1982; ^f: Magniez, 2009, in press; Patou-Mathis, 1994; Lange, 1966.

3 - LE BOUQUETIN DE LA GROTTTE TOURNAL

Pour ce qui concerne la collection Tavoso, 255 ossements ont été examinés et déterminés dont un seul (une phalange) provient du niveau A, corrélé à l'OIS 4. Au total, 156 pièces proviennent des niveaux B/C, D1/D2 et E/F de l'OIS 3 et 92 des niveaux G et H de l'OIS 2. Six os sont hors contexte stratigraphique (fig. 3). La collection inclut 148 restes crâniens (un neurocrâne, trois héli-maxillaires, 25 fragments mandibulaires et 119 dents isolées), six éléments du squelette axial et 101 os appartenant au squelette appendiculaire. Aucune différence remarquable ne ressort de l'analyse entre les restes des niveaux B/C, D1/D2 et E/F attribués à l'OIS 3, comme entre les niveaux G et H de l'OIS 2. Nous considérons alors, pour les fouilles Tavoso, deux groupes qui correspondent à leur chronologie.

Au niveau de la collection Albaille, issue de fouilles anciennes, 24 pièces ont été analysées.

Seuls les éléments les plus discriminants sont présentés dans cette étude. L'analyse exhaustive du matériel est en cours (Magniez, en prép.).

3.1 - LE BOUQUETIN PRÉ-PYRÉNÉEN (*CAPRA CAUCASICA PRAEPYRENAICA*, CRÉGUT-BONNOURE, 2002)

3.1.1 - Le neurocrâne

La collection Tavoso a livré un neurocrâne relativement bien conservé, K32.K.R 14 165, qui permet une diagnose spécifique sûre grâce à la morphologie singulière de la cheville osseuse (Crégut-Bonnoure, 1992c).

Ce fossile provient de l'ensemble II, niveau moustérien B, attribué à l'OIS 3.

Le calvarium montre qu'il a été rongé par un grand carnivore (fig. 4). L'occipital n'a pas conservé les processus jugulaires ni les condyles occipitaux. Les temporaux sont fracturés au niveau des processus mastoïdes. Les arcades zygomatiques sont absentes. Le pariétal est intact. L'os frontal est fracturé sur le côté gauche, dans le plan transversal, en avant de la cheville osseuse (conservée sur 8 cm). Le processus cornual droit a été rongé jusqu'au frontal.

L'examen des lignes de sutures fronto-pariétale et occipito-pariétale respectivement rectiligne et anguleuse caractérise le genre *Capra* (Boessneck, 1969). Les lignes temporales sont bien plus arquées que chez *Ovis* (Prummel & Frisch, 1986). De plus, la suture des os occipital et pariétaux forme un angle à sommet rostral comme chez les caprins (Barone, 1999). Les indentations des sutures apparaissent allongées, très rapprochées les unes des autres et parfois effacées (notamment les lignes occipito-pariétale et inter-frontales). Elles montrent des signes d'oblitération mettant en évidence un animal adulte, déjà relativement âgé. Le pariétal suit un profil triangulaire, vu de dessus, et la surface est aplanie, contrairement aux crânes du Portel-Ouest et de la grotte de l'Arche qui présentent un pariétal trapézoïdal et nettement convexe. Le crâne de Tournal apparaît par conséquent gracile par rapport à la taille des chevilles osseuses et semble, de fait, modelé différemment. Nous ne pouvons pas préciser s'il s'agit d'une discrimination d'ordre spécifique ou si elle relève de la variabilité individuelle (en liaison avec la puissance des appendices frontaux par exemple).

La cheville a une section sub-triangulaire. La face dorsale est régulièrement convexe, alors que les faces

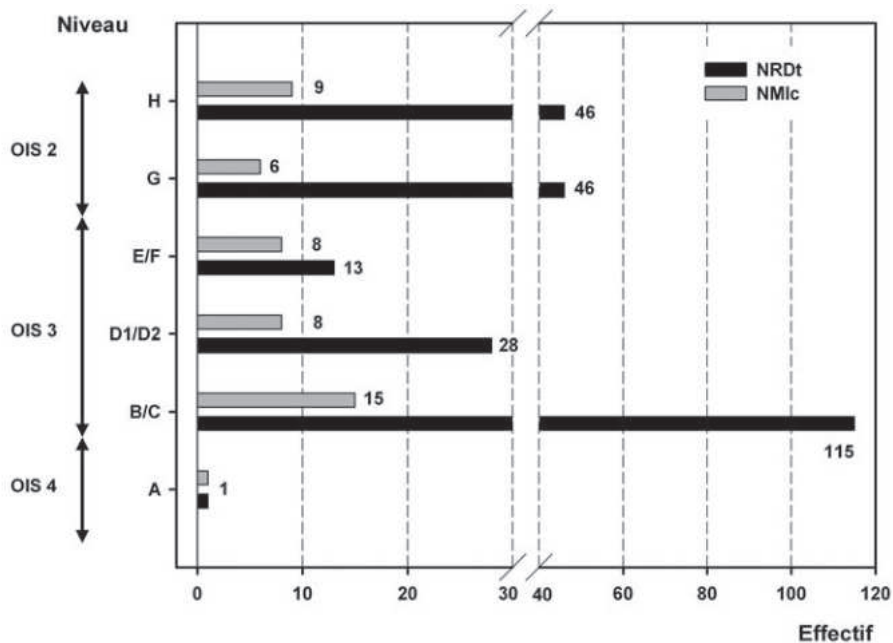


Fig. 3 : Nombre de Restes Déterminables (NRDt) et Nombre Minimum d'Individus de combinaison (NMlC) de bouquetin (*C. c. praepyrenaica* et *C. pyrenaica*) à la grotte Tournal (collection Tavoso).

Fig. 3: Number of identifiable specimen (NISP) and Minimum Number of Individual (MNI) of Ibex (*C. c. praepyrenaica* and *C. pyrenaica*) from the Tournal cave (collection Tavoso).

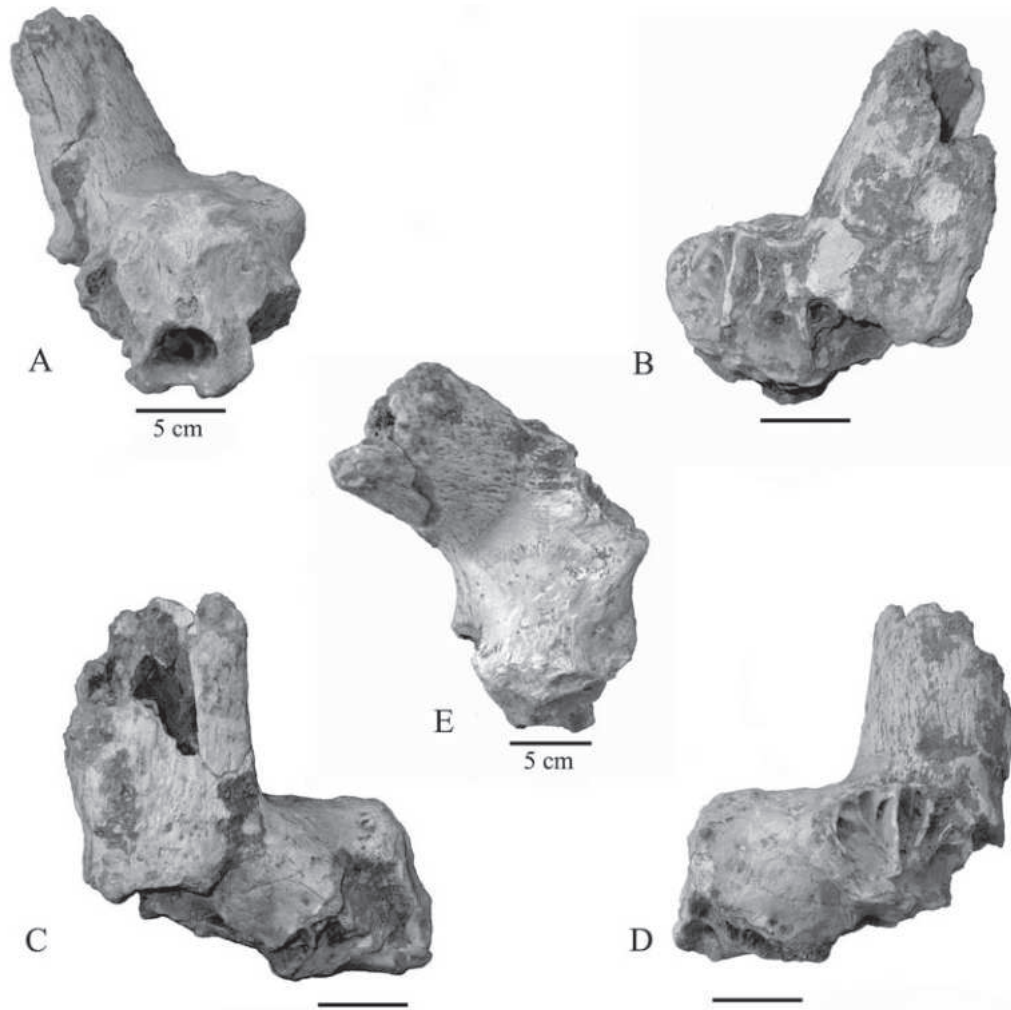


Fig. 4: Crâne de bouquetin (*C. c. praepyrenaica*) de la grotte Tournal.

Vue caudale (A); vue rostrale (B); vue latérale gauche (C); vue latérale droite (D) et vue supérieure (E) (Cliché P. Magniez).

Fig. 4: *C. c. praepyrenaica*, Tournal cave, skull. Caudal view (A); frontal view (B); lateral views (C & D) and dorsal view (E) (Photography by Pierre Magniez).

ventrale et rostrale sont rectilignes à faiblement concaves. La face rostrale présente une partie ventrale positionnée en avant par rapport à la zone médiale. La cheville est ainsi implantée obliquement par rapport au frontal (fig. 5). Ces traits distinguent *Capra* aff. *caucasica* de *C. ibex* dont la cheville présente une face rostrale dans le plan du frontal (Crégut-Bonnoure, 1992c). Le contour est semblable aux *C. caucasica praepyrenaica* fossiles du Portel et de la grotte de l'Arche. Il est plus triangulaire que celui de Soulabé et plus encore que celui de Malarnaud (Griggo, 1991). Le crâne de Malarnaud, dont les chevilles sont à section nettement ovale, est proche du *C. pyrenaica* actuel (Griggo, 1991; Crégut-Bonnoure, 1992c; Rivals, 2004).

L'angle de divergence des chevilles osseuses, mesuré par symétrie sur un dessin, est important et peut être estimé à 63°. Il se situe dans le domaine de variation de *C. caucasica praepyrenaica*, entre les valeurs trouvées à la grotte de l'Arche et au Portel-Ouest qui sont respectivement de 56° et 66° (Crégut-Bonnoure, 1992c; Rivals & Testu, 2006). Il est proche également des dimensions de Soulabé (76°) et Malarnaud (65°), selon Griggo (1991). Chez *C. pyrenaica* actuel l'angle est plus fermé (43° à 45°) (Crégut-Bonnoure, 1992c).

Si la littérature plaide pour une certaine variabilité sur cette angulation (Couturier, 1962; Clouet & Pfeffer, 1979), l'implantation de la base de la cheville sur le crâne est, en revanche, bien discriminante (Crégut-Bonnoure, 2002).

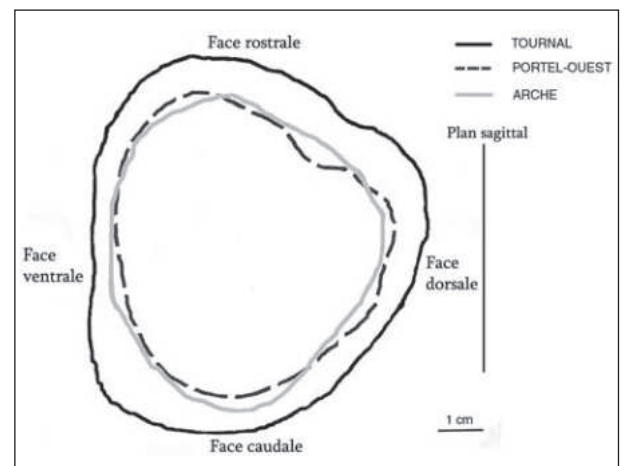


Fig. 5: Section basale de la cheville osseuse gauche des bouquetins (*C. c. praepyrenaica*) des grottes Tournal, du Portel-Ouest et de l'Arche.

Fig. 5: Basal cross section of the left horn core of *Capra* from Tournal, Portel-Ouest and Arche caves.

Au niveau ostéométrique, la cheville osseuse du calvarium de Tournal se place au-delà des dimensions des chevilles osseuses de *C. caucasica praepyrenaica* trouvés jusqu'à présent, mais se situe à proximité de la droite de régression de cette lignée. Les proportions diffèrent sensiblement de celles des *C. ibex* de la chaîne alpine (tab. 1, fig. 6). La taille impressionnante de la cheville osseuse peut être le reflet de l'âge de l'animal.

3.1.2 - La troisième molaire supérieure

La description morphologique de la troisième molaire supérieure permet une bonne diagnose spécifique des restes de bouquetins (fig. 7) (Crégut-Bonnoure, 1992a, 1992b, 1992c).

Un premier lot (n = 13) de dents provient des niveaux moustériens. La majorité d'entre elles présentent des styles étroits et discrets : respectivement 6/11, 9/11 et 8/11 pour les parastyle, mésostyle et métastyle. Cette morphologie rappelle celle observée au Portel-Ouest (Crégut-Bonnoure, 2006; Rivals 2002). Dans cet échantillon, le spécimen K29.H.820 (Niveau B) se démarque par la saillie des styles et l'épaisseur singulière du style le plus distal. La muraille vestibulaire montre des surfaces interstylières de largeur presque égales sur cinq spécimens, alors que sept autres possèdent une surface distale plus large que la mésiale. En vue linguale, le métastyle est toujours sub-vertical le long des deux tiers

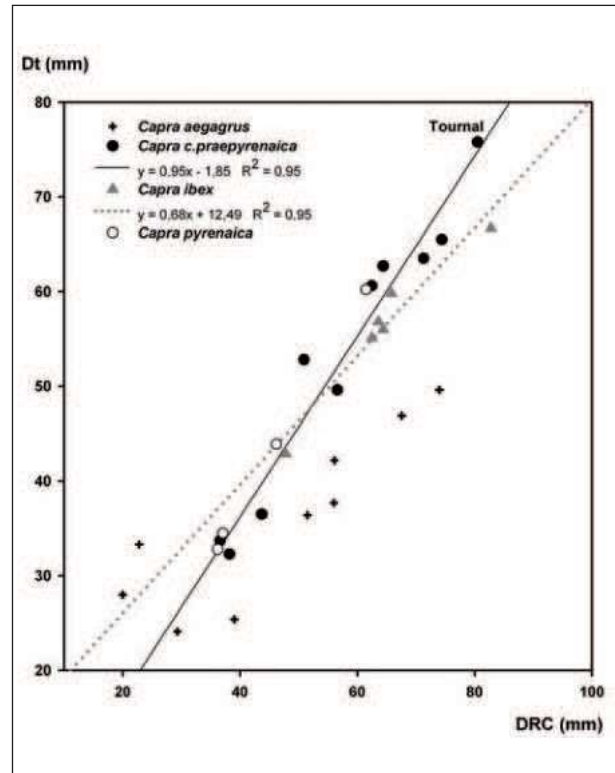


Fig. 6 : Diagramme de dispersion des diamètres rostro-caudal et transverse des chevilles osseuses de *Capra* (pris à la base, modifié d'après Rivals, 2004).

Fig. 6: Scatter diagram of horn core dimensions of the genus *Capra* (basal measurements, modified after Rivals, 2004).

Gisement / Collection	Espèce	Mesures de la cheville osseuse		Références
		D.R.C.	D.t.	
GSM Zool. Inst.	<i>Capra aegagrus</i>	51,5	36,4	Rivals, 2004
GSM Zool. Inst.	<i>C. aegagrus</i>	74	49,6	Rivals, 2004
GSM Zool. Inst.	<i>C. aegagrus</i>	56	37,7	Rivals, 2004
GSM Zool. Inst.	<i>C. aegagrus</i>	56,1	42,2	Rivals, 2004
GSM Zool. Inst.	<i>C. aegagrus</i>	29,3	24,1	Rivals, 2004
GSM Zool. Inst.	<i>C. aegagrus</i>	67,6	46,9	Rivals, 2004
Karain	<i>C. aegagrus</i>	39	25,4	Rivals, 2004
Karain	<i>C. aegagrus</i>	22,8	33,3	Rivals, 2004
Karain	<i>C. aegagrus</i>	20	28	Rivals, 2004
Grotte de l'Arche	<i>C. caucasica praepyrenaica</i>	36,6	33,7	Rivals, 2004
Grotte de l'Arche	<i>C. caucasica praepyrenaica</i>	62,5	60,6	Rivals, 2004
Grotte de l'Arche	<i>C. caucasica praepyrenaica</i>	50,9	52,8	Rivals, 2004
Grotte de l'Arche	<i>C. caucasica praepyrenaica</i>	43,7	36,5	Rivals, 2004
Grotte de l'Arche	<i>C. caucasica praepyrenaica</i>	38,2	32,3	Rivals, 2004
Grotte de l'Arche	<i>C. caucasica praepyrenaica</i>	56,6	49,6	Rivals, 2004
Grotte de Malarnaud	<i>C. caucasica praepyrenaica</i>	74,4	65,5	Giggo, 1991
Grotte de Malarnaud	<i>C. caucasica praepyrenaica</i>	71,3	63,5	Giggo, 1991
Grotte Tournal	<i>C. caucasica praepyrenaica</i>	80,5	75,8	
Grotte du Portel-Ouest	<i>C. caucasica praepyrenaica</i>	64,4	62,7	
M.N.H.N.	<i>C. ibex</i>	64,4	56	Rivals, 2004
M.N.H.N.	<i>C. ibex</i>	47,8	42,9	Rivals, 2004
M.N.H.N.	<i>C. ibex</i>	62,5	55,1	Rivals, 2004
M.N.H.N.	<i>C. ibex</i>	65,8	59,8	Rivals, 2004
M.N.H.N.	<i>C. ibex</i>	63,6	56,8	Rivals, 2004
M.N.H.N.	<i>C. ibex</i>	82,8	66,7	Rivals, 2004
M.N.H.N.	<i>C. pyrenaica</i>	46,2	43,9	Rivals, 2004
Osse-en-Aspe	<i>C. pyrenaica</i>	61,5	60,2	Rivals, 2004
Grotte du Castel 2	<i>C. pyrenaica</i>	36,2	32,8	Pernaud et al., 2004
Grotte du Castel 3	<i>C. pyrenaica</i>	37,1	34,5	Pernaud et al., 2004

Tab. 1 : Dimensions moyennes (en mm) des chevilles osseuses chez *Capra*.

Liste des abréviations : D.R.C. = diamètre rostro-caudal et D.t. = diamètre transversal.

Tab. 1: Mean values (mm) of *Capra* horn core. Abbreviations: D.R.C. = antero-posterior diameter and D.t. = transversal diameter.

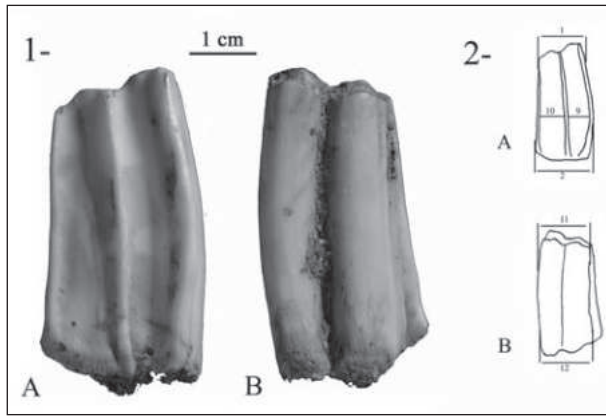


Fig. 7: M^3 gauche de *C. c. praepyrenaica* de la grotte Tournal (I25.D.69).

1- Vues labiale (A) et linguale (B) (cliché de D. Dainat) et 2- Références des mesures (Crégut-Bonnoure, 1992c): Vue labiale (A) et linguale (B).

Fig. 7: *C. c. praepyrenaica* left M^3 from Tournal cave (I25.D.69). 1- Buccal (A) and lingual (B) views (Photography by D. Dainat) and 2- References of the measurements (Crégut-Bonnoure, 1992c): Buccal (A) and lingual (B) views.

supérieurs de la couronne. Cette verticalité se poursuit jusqu'à la base de la dent dans neuf cas sur onze, ce qui induit une aile métastylaie très réduite. Deux cas montrent une obliquité plus importante renvoyant à une aile moyennement saillante pour cette espèce. Enfin, trois dents montrent un métastyle épais en vue distale.

Finalement, le dessin des M^3 des niveaux de Tournal, attribués à l'OIS 3, présente de grandes affinités avec celui des dents du Portel-Ouest, définies comme morphotype de *Capra* aff. *caucasica*. En revanche, le

type du Bouxès a des styles plus saillants et le métastyle est fortement épaissi à la base où il se dédouble parfois (Crégut-Bonnoure, 1992b, 1992c).

Sur le plan odontométrique (tab. 2, fig. 8), les M^3 de Tournal se distinguent de celles de *C. ibex* par une taille plus réduite, en moyenne, et des rapports de dimensions différents. Elles entrent parfaitement dans le domaine de variation des dents de *C. c. praepyrenaica*. Elles sont plus graciles mésio-distalement (mesures 1, 2 et 9, 10), que les M^3 de *C. ibex* alors que le fût des lobes est quasiment équivalent (mesures 11 et 12). Ceci peut s'expliquer par un développement de l'aile métastylaie bien plus important dans la lignée alpine qu'au sein du type caucasio-pyrénéen (Crégut-Bonnoure, 1992c). En outre, parmi les divers gisements à *C. c. praepyrenaica*, le Bouquetin de l'OIS 3 de Tournal de la collection Tavoso présente des rapports de dimensions proches de ceux enregistrés en bordure du Massif Central comme à la grotte de Bouxès (La Roque-Sainte-Marguerite, Aveyron). Mais, l'allure des profils montre encore plus d'analogie avec les populations pyrénéennes des grottes du Portel-Ouest, de l'Arche (Aude) ou de la Caune de l'Arago (tab. 1, fig. 9). Les diamètres mésio-distaux de la face occlusal (mesures 1 et 11) sont importants à Tournal par rapport aux gisements précités. Cette différence peut résulter de la forte abrasion dentaire observée sur la plupart des dents.

La figure 10 indique des profils distincts en ce qui concerne les rapports de dimensions des dents provenant des collections Tavoso et Albaille. Ces dernières affichent plus de similitudes avec les populations de Bouxès, de l'Hortus (Valflaunès, Hérault) et de La

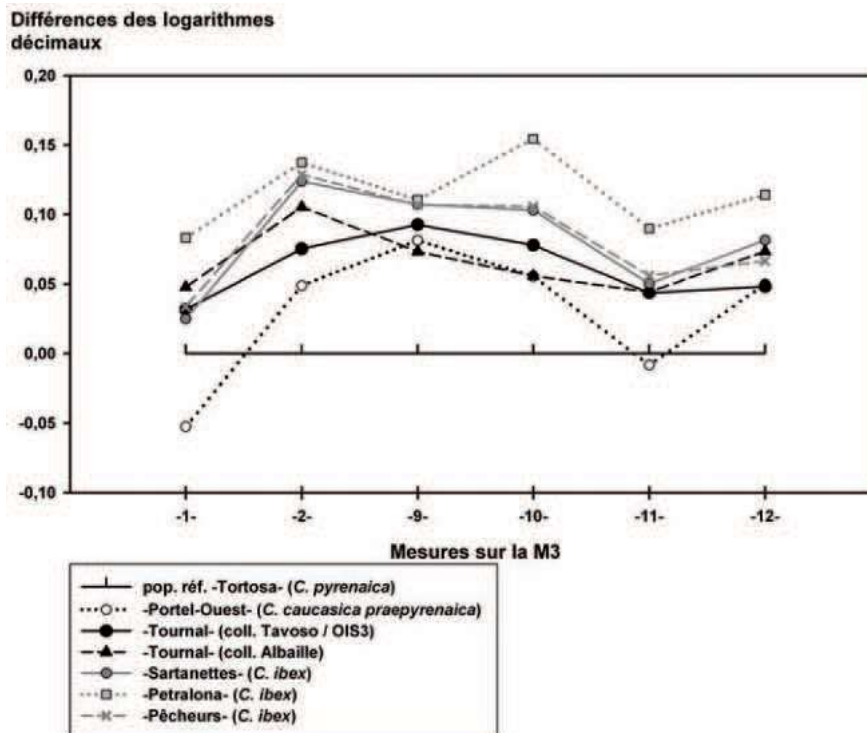


Fig. 8: Diagramme des rapports des dimensions moyennes des M^3 entre *C. ibex* et de *C. c. praepyrenaica*.

Référence 0: Tortosa (*C. pyrenaica*, selon Crégut-Bonnoure & Tsoukala, 2005) et illustrations des mesures fig. 7.

Fig. 8: Ratio-diagram of the M^3 between *C. ibex* and *C. c. praepyrenaica* samples. Standard: Tortosa (*C. pyrenaica*, according to Crégut-Bonnoure & Tsoukala, 2005) and reference of the measurements fig. 7.

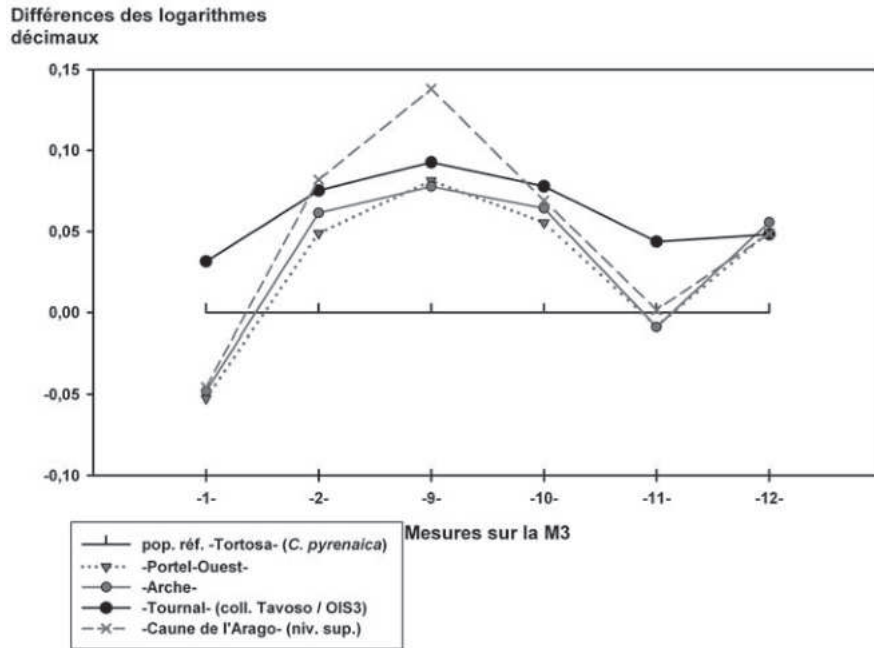


Fig. 9 : Tournal parmi les sites des Pyrénées. Diagramme des rapports des dimensions moyennes des M³ chez *C. c. praepyrenaica*.

Référence 0 : Tortosa (*C. pyrenaica*, selon Crégut-Bonnoure & Tsoukala, 2005) et illustrations des mesures fig. 7.

Fig. 9: Tournal versus Pyrenean sites. Ratio-diagram of the *C. c. praepyrenaica* M³ samples. Sandard: Tortosa (*C. pyrenaica*, according to Crégut-Bonnoure & Tsoukala, 2005) and reference of the measurements fig. 7.

Crouzade (Gruissan, Aude). Par rapport aux M³ de la collection Tavoso, les M³ de la collection Albaille présentent une grande différence entre le diamètre mésio-distal total basal (mesure 2) et le diamètre mésio-distal total occlusal (mesure 1). Ce différentiel se retrouve d'ailleurs sur les dimensions des lobes (mesures 11 et 12). Relativement au gabarit moyen de la dent, celles de la collection Tavoso possèdent des largeurs interstylières

importantes par rapport aux autres populations (tab.2, fig. 10). Ces variations dans les proportions suggèreraient que les restes de bouquetin des collections Tavoso et Albaille sont d'âges différents.

Les profils des populations de Tournal se distinguent également de ceux de Soulabé (Würm ancien et récent) par le fait que les différences entre les largeurs interstylières mésiales et distales sont ténues (fig. 11).

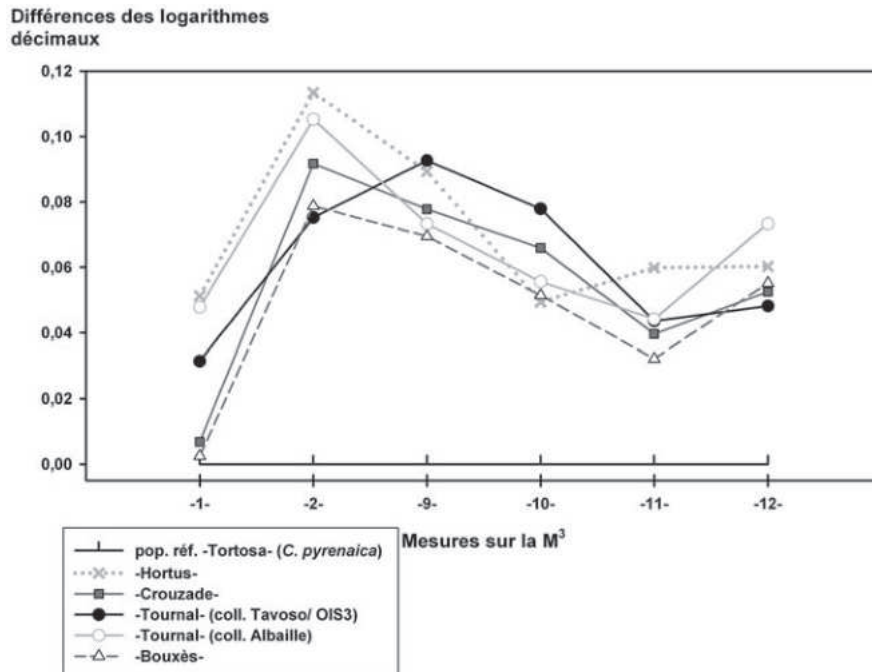


Fig. 10 : Tournal parmi les sites du Languedoc et du Massif central. Diagramme des rapports des dimensions moyennes des M³ chez *C. c. praepyrenaica*.

Référence 0 : Tortosa (*C. pyrenaica*, selon Crégut-Bonnoure & Tsoukala, 2005) et illustrations des mesures fig. 7.

Fig. 10: Tournal versus Languedoc & Massif central sites. Ratio-diagram of the *C. c. praepyrenaica* M³ samples. Sandard: Tortosa (*C. pyrenaica*, according to Crégut-Bonnoure & Tsoukala, 2005) and reference of the measurements fig. 7.

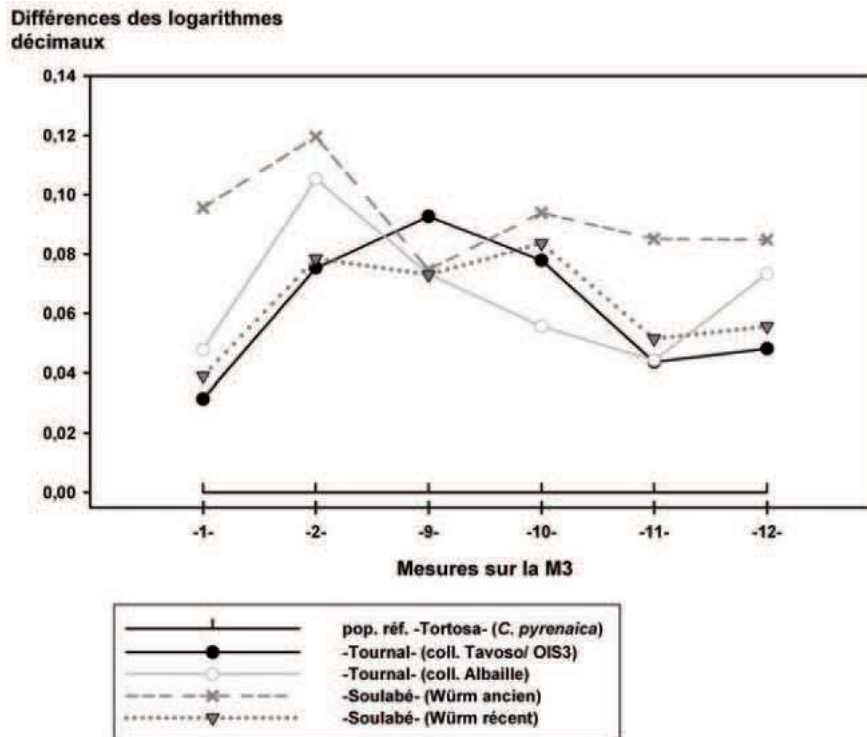


Fig. 11 : Tournal et Soulabé. Diagramme des rapports des dimensions moyennes des M³ chez *C. c. praepyrenaica*.

Référence 0 : Tortosa (*C. pyrenaica*, selon Crégut-Bonnoure & Tsoukala, 2005) et illustrations des mesures fig. 7.

Fig. 11: Tournal versus Soulabé. Ratio-diagram of the *C. c. praepyrenaica* M³ samples. Standard: Tortosa (*C. pyrenaica*, according to Crégut-Bonnoure & Tsoukala, 2005) and reference of the measurements fig. 7.

Par ailleurs, il semble abusif de vouloir présenter les largeurs des surfaces interstylières (mesures 9 et 10) égales (Rivals, 2006) ou même sub-égales (Crégut-Bonnoure, 1992c) chez *C. c. praepyrenaica*. En effet, la surface distale est significativement plus large que la mésiale ($t = -4,4$; $p < 0,001$ pour l'OIS 3). Une grande variabilité caractérise, par ailleurs, les collections observées.

3.1.3 - La troisième prémolaire inférieure

A l'instar de la M³, la description de la P₃ nous permettra de préciser vers quel morphotype le bouquetin de Tournal tend à montrer le plus d'affinités. Toutes ces dents ($n = 6$) sont portées par des fragments mandibulaires.

La vue linguale montre un paraconide bien différencié, étroit et saillant, qui se recourbe dans la direction linguale quasiment à angle droit avec l'axe mésio-distal de la dent. Le métaconide en revanche est très discret.

Entre le paraconide et le métaconide s'individualise une profonde vallée dessinant un « V » dissymétrique : l'aile reliant le paraconide est courte et très inclinée alors que celle courant jusqu'au métaconide (voire l'entococonide) est large et à obliquité réduite.

L'entococonide ne se différencie pas plus que le métaconide de sorte qu'il n'existe pas de réel sillon entre les deux. Cette région disto-linguale est par conséquent aplanie. Une seule P₃ (fragment J29.F.163) présente un

entococonide dilaté mais ce profil peut être biaisé par l'absence du métaconide.

En vue vestibulaire, protoconide et hypoconide sont séparés par un sillon plus marqué que sur la P₂ mais encore assez discret.

Le paraconide est toujours légèrement en retrait de l'entococonide, en vue occlusale. L'ensemble métaconide/entococonide ne forme jamais de boucle à la différence des dents du Portel. Toutefois les exemplaires sont plus abrasés, ce qui rend cette discrimination malaisée.

En vue occlusale, la vallée linguale est relativement large et l'obliquité de l'aile postérieure s'observe nettement : depuis l'entococonide sur les P₃ des fragments J29.F.163 et K31.E.R.14 154, dès le métaconide sur les autres pièces.

La P₃ de l'hémi-mandibule L32.Q.404 se distingue non seulement par son petit gabarit, mais également par son dessin particulier : la vue occlusale met en évidence la réunion du paraconide et du métaconide, fermant ainsi la vallée linguale, et l'entococonide n'est pas différencié. La muraille linguale présente, par conséquent, une surface très aplanie sur toute sa longueur.

Le profil des P₃ de Tournal se rapproche, sans équivoque, des morphotypes du Portel-Ouest et de Bouxès. Les dents se distinguent aisément des morphotypes *ibex* (Crégut-Bonnoure, 1992b, 1992c). Si la faiblesse des effectifs et la variabilité de la morphologie dentaire doivent être prises en compte, il semble, malgré tout, que

le morphotype de Bouxès soit le plus proche voisin de celui de Tournal.

3.2 - LE BOUQUETIN DES PYRÉNÉES (*CAPRA PYRENAICA*, SCHINZ, 1838)

Un petit fragment de frontal portant un tronçon de cheville osseuse (sur 8,5 cm) a été déterminé dans le plus récent des niveaux magdaléniens (O30.1.R 11 742). Il semble appartenir à un mâle mais sa fragmentation ne permet pas de plus amples investigations.

3.2.1 - La troisième molaire supérieure

Le second lot de M³ (n = 4) est attribué aux niveaux magdaléniens : O30.1.430 et K31.C.R 14 130 pour H ; N32.PL.1968 et L33.L12.R 14 138 pour G.

La face vestibulaire présente un fort parastyle d'épaisseur régulière, de la base de la couronne à la surface occlusale. Le mésostyle est plus étroit et discret. Le métastyle est rectiligne, épais et s'élargit à la base. En vue linguale, ce dernier est sub-vertical dans la partie supérieure, puis s'élargit dans le tiers basal. L'aile métastylaire est peu développée sur N32.PL.1968 et K31.C.R 14 130, alors qu'elle est légèrement plus dilatée chez O30.1.430. La surface interstylière vestibulo-distale est plus large que son homologue mésiale. L'exemplaire M21.C3.36 de la grotte des Conques montre les mêmes traits qu'O30.1.430 : fort parastyle, élargissement basal de l'aile métastylaire et surface interstylière distale plus large que la surface mésiale.

Le diagramme des rapports (tab. 1, fig. 12) montre que le profil établi à partir des M³ des niveaux magdaléniens

de Tournal comporte des analogies par rapport à ceux enregistrés aux grottes de Belvis (Belvis, Aude) et de Gazel (Sallèles-Cabardès, Aude), identifiées comme *Capra pyrenaica* (Crégut-Bonnoure, 1992c). Le diamètre mésio-distal total occlusal (mesure 1) est relativement faible par rapport au diamètre basal (mesure 2). La différence entre les surfaces interstylières mésiale et distale (mesures 9 et 10) est plus importante chez *C. pyrenaica* que chez *C. c. praepyrenaica*. La surface distale est significativement plus large que la mésiale ($t = -7,9$; $p < 0,001$). Du reste, parmi les *C. pyrenaica*, la différence entre les largeurs est plus importante à Tournal, à Belvis et à Gazel qu'à la grotte des Conques (Vingrau, Pyrénées-Orientales), et plus encore à la grotte des Espéluques (Lourdes, Hautes-Pyrénées). Par rapport aux dents attribuées à l'OIS 3, la surface mésiale tend à diminuer, alors que la surface distale s'élargit. Ceci a déjà été observé par Crégut-Bonnoure (2005) chez *C. c. praepyrenaica*, du plus ancien fossile au plus récent.

3.2.2 - La troisième prémolaire inférieure (fig.13)

Une seule P₃ provient d'un fragment mandibulaire de l'ensemble IV, magdalénien (038.E.48, fig. 10).

Le métaconide affiche une légère dilatation sur les deux tiers supérieurs de la couronne, ce qui met en relief une vallée linguale plus marquée et élargie que sur les pièces datant du stade isotopique 3. Le modèle se démarque nettement de celui de la lignée alpine qui présente un fort métaconide et une vallée fermée (Crégut-Bonnoure, 1992c). L'entoconide est discret. La surface disto-linguale est sub-aplanie. En vue vestibulo-

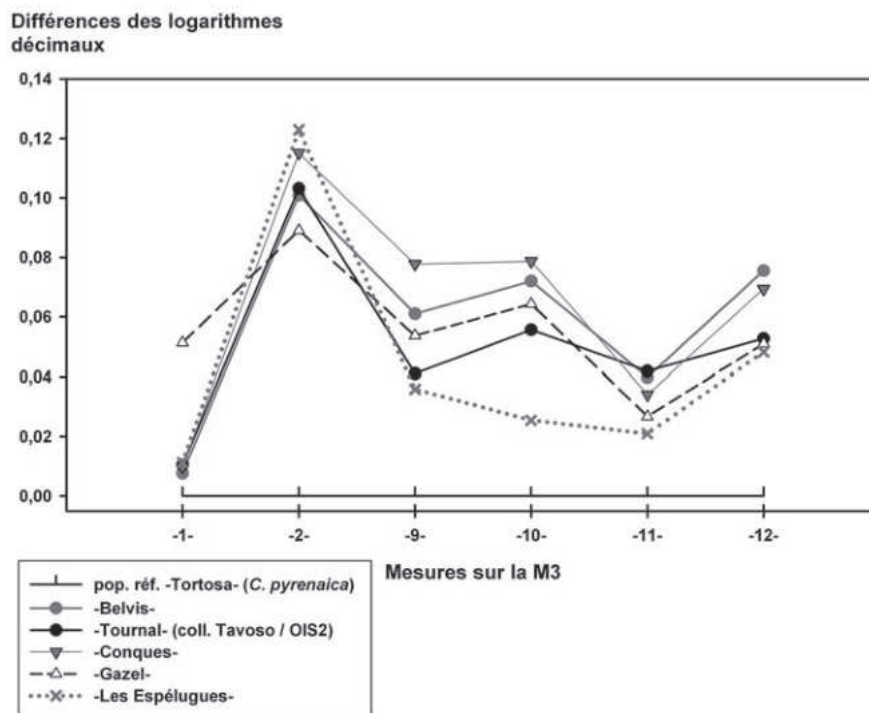


Fig. 12 : Diagramme des rapports des dimensions moyennes des M³ chez *C. pyrenaica*.

Référence 0 : Tortosa (*C. pyrenaica*, selon Crégut-Bonnoure & Tsoukala, 2005) et illustrations des mesures fig. 7.

Fig. 12: Ratio-diagram of the *C. pyrenaica* M³ samples. Standard: Tortosa (*C. pyrenaica*, according to Crégut-Bonnoure & Tsoukala, 2005) and reference of the measurements fig. 7.

laire, les protoconide et hypoconide sont séparés par un mince sillon.

Le profil de la dent est identique à celui du bouquetin des Conques qui lui est contemporain.

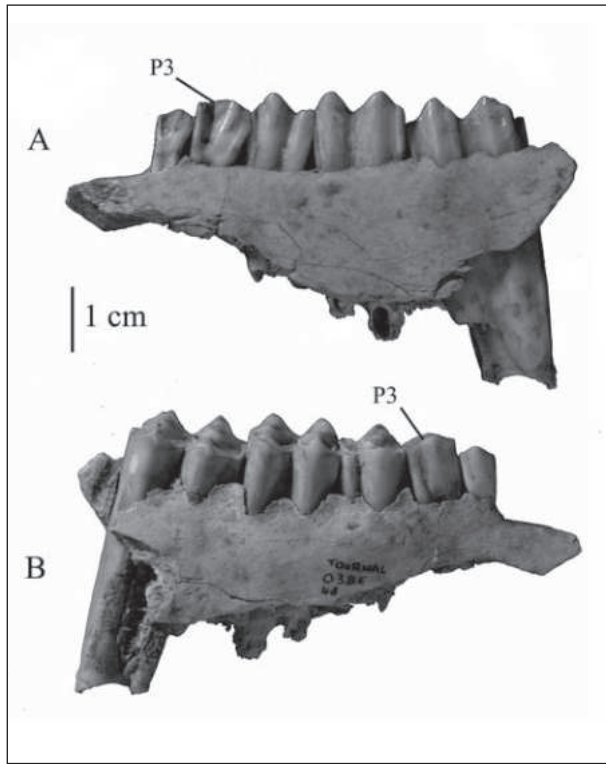


Fig. 13: P₃ de *C. pyrenaica* de la grotte Tournal (mandibule gauche O38.E.48). Vues linguale (A) et labiale (B) (Cliché de D. Dainat).
*Fig. 13: P₃ of *C. pyrenaica* from Tournal cave (left mandible O38.E.48). Lingual (A) and buccal (B) views (Photography by D. Dainat).*

3.2.3 - Le talus

Cinq talus, provenant tous des niveaux magdaléniens de la grotte Tournal, sont déterminés. En ce qui concerne Les Conques, un seul reste est issu de l'ensemble magdalénien.

Vu de face, le talus (fig. 14) présente des lèvres médiale et latérale peu décalées l'une par rapport à l'autre. La base de la lèvre proximo-latérale est très développée. La face médiale est plane et donc ne ressort pas ou peu de l'os en vue dorsale.

En vue plantaire, la gorge proximale située entre les lèvres médiale et latérale est généralement bosselée (excepté sur les spécimens M33.L.P.R. 10 816 et J31.1.R. 10 817). La base de la lèvre proximo-latérale est alors visible puisque massive. Le bord médial de la trochlée plantaire est situé en position interne, aménageant ainsi un espace sans facette articulaire. La fossette entre la trochlée plantaire (répondant au calcaneum) et distale (pour le cubo-naviculaire) est profonde. Les bords de celle-ci sont sub-perpendiculaires.

Les mesures des talus de *C. c. praepyrenaica* et *C. pyrenaica* fossiles diffèrent nettement de la référence alpine (*C. ibex* récent) (tab. 3, fig. 15 & 16).

Les dimensions des talus de *C. pyrenaica* (Tournal, Castel 2 et Les Conques) sont analogues à celles de *C. c. praepyrenaica*. Pour ces deux espèces, elles se distinguent de leurs homologues du Caucase (actuels et Kudaro I, Crégut-Bonnoure & Baryshnikov, 2005) par un diamètre transverse proximal important (mesure 2) alors que l'épaisseur minimale de la trochlée proximale est faible (mesure 3). Le diamètre transversal de la facette articulaire latérale calcanéenne (mesure 12) est faible par rapport aux proportions générales de l'os.

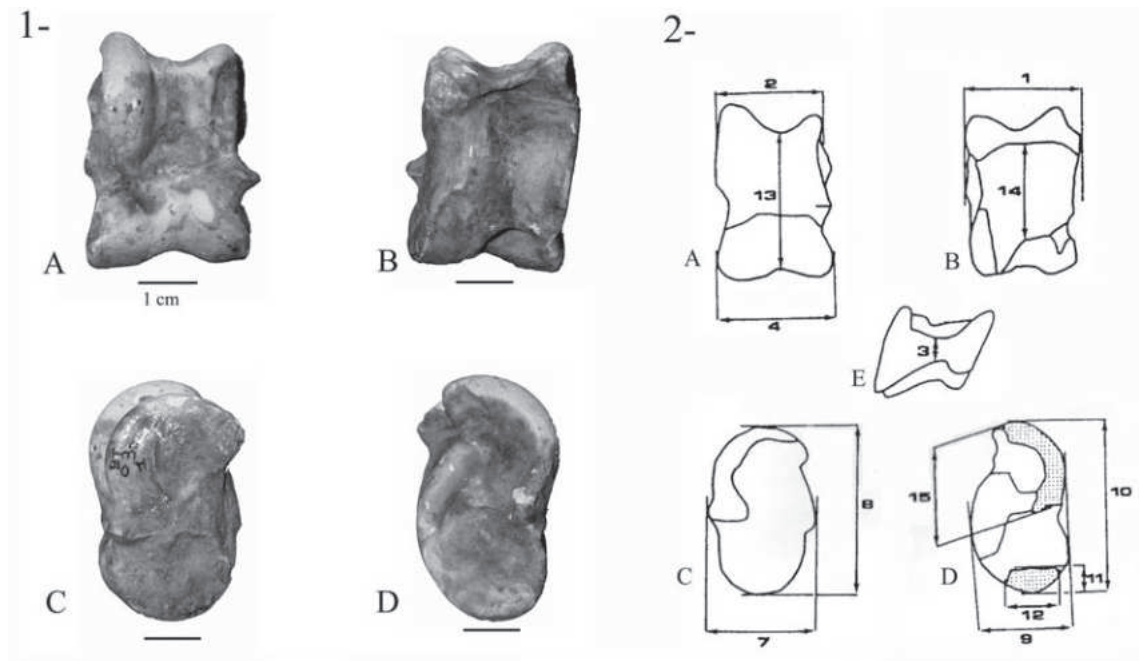


Fig. 14: Talus droit de *C. pyrenaica* O30.1.R 10 818 de la grotte Tournal.

1- Vues dorsale (A); plantaire (B); médiale (C); latérale (D) et 2- Références des mesures (Crégut-Bonnoure, 1987): Vue dorsale (A); plantaire (B); médiale (C); latérale (D) et supérieure (E).

*Fig. 14: *C. pyrenaica* left astragalus from Tournal cave (O30.1.R 10 818). 1- Dorsal (A), plantar (B), medial (C) and lateral (D) views and 2- Reference of the measurements (Crégut-Bonnoure, 1987): Dorsal (A), plantar (B), medial (C) and lateral (D) and upper (E) views.*

Espèces	Gisements	N	Moyennes des mesures sur la M ³												Références
			1		2		9		10		11		12		
			D.M.D. total occl.	D.M.D. total bas.	L.S.I. més.	L.S.I. dist.	D.M.D. lobes occl.	D.M.D. lobes dist.							
<i>Capra ibex</i>	Grotte de la Santanette	10	20,70	26,32	7,92	9,73	18,68	19,74						Crégut-Bonnoure, 1992	
<i>C. ibex</i>	Abri des Pêcheurs	27	21,12	26,62	7,91	9,79	18,93	19,07						Crégut-Bonnoure, 1992	
	Pétralona	30	23,67	27,16	7,98	10,95	20,46	21,28						Crégut-Bonnoure et Tsoukala, 2005	
<i>Capra caucasica praepyrenaica</i>	Grotte du Portel-Ouest	5	17,32	22,15	7,46	8,72	16,32	18,35						Rivals & Testu 2006	
<i>C. c. praepyrenaica</i>	Grotte de Bouxès	16	19,66	23,73	7,26	8,64	17,92	18,58						Crégut-Bonnoure, 1992	
<i>C. c. praepyrenaica</i>	Grotte de l'Hortus	35	22,00	25,70	7,60	8,60	19,10	18,80						Rivals & Testu 2006	
<i>C. c. praepyrenaica</i>	Grotte de l'Arche	4	17,50	22,80	7,40	8,90	16,30	18,60						Rivals & Testu 2006	
<i>C. c. praepyrenaica</i>	Caune de l'Arago	1	17,80	23,90	8,50	9,00	16,70	18,30						Rivals, 2004	
<i>C. c. praepyrenaica</i>	Grotte Journal (coll. Tavoso / OIS 3)	13	21,02	23,54	7,66	9,18	18,40	18,28							
<i>C. c. praepyrenaica</i>	Grotte de la Cruzade (Niveaux moustériens)	6	19,86	24,45	7,40	8,93	18,23	18,47						Crégut-Bonnoure et Tsoukala, 2005	
<i>C. c. praepyrenaica</i>	Grotte Journal (coll. Alballie)	4	21,83	25,23	7,33	8,73	18,43	19,38						Crégut-Bonnoure, com. pers.	
<i>Capra pyrenaica</i>	Tortosa	38	19,55	19,79	6,19	7,68	16,64	16,36						Crégut-Bonnoure, 1992	
<i>C. pyrenaica</i>	Grotte Gazel														
<i>C. pyrenaica</i>	Grotte des Espélugues	5	19,90	24,97	7,12	9,06	18,24	19,47							
<i>C. pyrenaica</i>	Grotte de Belvis	4	20,03	25,10	6,80	8,73	18,33	18,48							
<i>C. pyrenaica</i>	Grotte Journal (coll. Tavoso / OIS 2)	4	20,03	25,10	6,80	8,73	18,33	18,48							
<i>C. pyrenaica</i>	Grotte des Conques	1	20	25,8	7,4	9,2	18	19,2							

Tab. 2 : Dimensions moyennes (en mm) des M³ de *Capra* de la grotte Journal et des sites de comparaisons.

Liste des abréviations : N = nombre de pièces ; D.M.D. = diamètre méso-distal ; occl. = occlusal ; bas. = basal ; L.S.I. = largeur de la surface interstyliare ; més. = mésial et dist. = distal. Illustrations des mesures fig. 7.
 Tab. 2 : Mean values (mm) of M³ of the genus *Capra* from Journal cave and some reference sites. Abbreviations: N = number of specimen; D.M.D. = mesiodistal diameter; occl. = occlusal; bas. = basal; L.S.I. = width of interstyle surface; més. = mesial and dist. = distal. Reference of measurements fig. 7.

Espèces	Gisements	N	Moyennes des mesures sur le talus (d'après Crégut-Bonnoure, 1987)															Références
			1		2		3		4		7		8		9			
			Dt total	Dt trochlée prox.	Ep trochlée prox.	Dt trochlée distale	DAP médial	Ht médiale	DAP latéral									
<i>Capra ibex</i>	actuel	26	24,72	20,55	8,41	23,26	20,01	32,57	19,33							Crégut-Bonnoure & Baryshnikov, 2005		
<i>C. caucasica praepyrenaica</i>	actuel	9	25,47	22,47	9,33	24,16	21,27	34,29	20,49							Crégut-Bonnoure & Baryshnikov, 2005		
<i>C. caucasica praepyrenaica</i>	Grotte de l'Arche	4	26,15	23,17	8,30	26,20	21,80	36,25	21,90							Rivals, 2004		
<i>C. c. praepyrenaica</i>	Grotte de l'Hortus	27	27,77	25,64	9,57	27,78	22,96	37,84	22,03							Rivals, 2004		
<i>C. pyrenaica</i>	Grotte du Castel 2	3	23,83	22,33	8,30	24,07	20,30	35,87	19,77							Rivals, 2004		
<i>C. pyrenaica</i>	Grotte Journal (coll. Tavoso / OIS 2)	5	26,40	23,05	8,92	26,68	22,32	37,00	21,05									
<i>C. caucasica</i>	Grotte de Kudaro I	9	29,79	25,23	10,76	28,84	25,23	40,47	23,76							Crégut-Bonnoure & Baryshnikov, 2005		
<i>C. pyrenaica</i>	Grotte des Conques	1	30,20	25,90	10,60	30,10	23,60	48,90	23,60									

Espèces	Gisements	N	Moyennes des mesures sur le talus (d'après Crégut-Bonnoure, 1987)															Références
			10		11		12		13		14		15					
			Ht latérale	Ht fac. art. calca.	Dt fac. art. calca.	Ht médiane	Ht surf. art. calca.	Ht lèvre trochléenne										
<i>Capra ibex</i>	actuel	26	35,54	5,99	13,83	28,39	21,09	24,36								Crégut-Bonnoure & Baryshnikov, 2005		
<i>C. caucasica praepyrenaica</i>	actuel	9	36,99	6,84	14,63	29,96	21,80	24,47								Crégut-Bonnoure & Baryshnikov, 2005		
<i>C. caucasica praepyrenaica</i>	Grotte de l'Arche	4	39,87	6,27	13,10	31,73	21,27	25,55								Rivals, 2004		
<i>C. c. praepyrenaica</i>	Grotte de l'Hortus	27	40,65	7,18	14,94	32,97	21,80	27,41								Rivals, 2004		
<i>C. pyrenaica</i>	Grotte du Castel 2	3	38,40	5,70	12,10	30,43	21,97	25,20								Rivals, 2004		
<i>C. pyrenaica</i>	Grotte Journal (coll. Tavoso / OIS 2)	5	38,60	6,48	14,50	30,78	22,08	24,08										
<i>C. caucasica</i>	Grotte de Kudaro I	9	42,73	7,78	16,95	35,39	25,11	27,82								Crégut-Bonnoure & Baryshnikov, 2005		
<i>C. pyrenaica</i>	Grotte des Conques	1	42,60	6,50	14,80	33,80	23,90	26,50										

Tab. 3 : Dimensions moyennes (en mm) des talus de *Capra* de la grotte Journal et des sites de comparaisons.

Liste des abréviations : N = Nombre de pièces ; Dt = Diamètre transverse, DAP = Diamètre antéro-postérieur, Ep = Epaisseur, Ht = Hauteur, prox = proximal, fac. = facette, surf. = surface, art. = articulaire et calca. = calcaïque. Illustrations des mesures fig. 14.

Tab. 3 : Mean values (mm) of the genus *Capra* astragalus from Journal cave and some reference sites. Abbreviations: N = number of specimen; Dt = transversal diameter; DAP = anteroposterior diameter; Ep = thickness; Ht = Height; prox = proximal; fac. = facet; surf. = surface; art. = articular and calca. = calcaneus. Reference of measurements fig. 14.

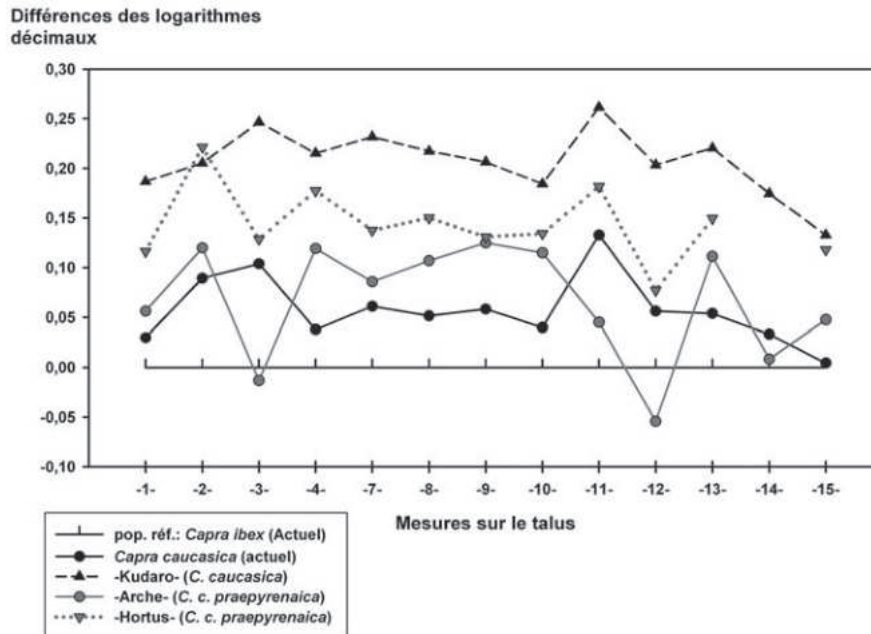


Fig. 15: Diagramme des rapports des mesures moyennes sur le talus de *C. caucasica*.

Référence 0: *C. ibex* actuel (Crégut-Bonnoure & Baryshnikov, 2005) et illustration des mesures fig. 14.

Fig. 15: Ratio-diagram of the astragalus of the genus *Capra*. Standard: recent *C. ibex* (Crégut-Bonnoure & Baryshnikov, 2005) and reference of the measurements fig. 14.

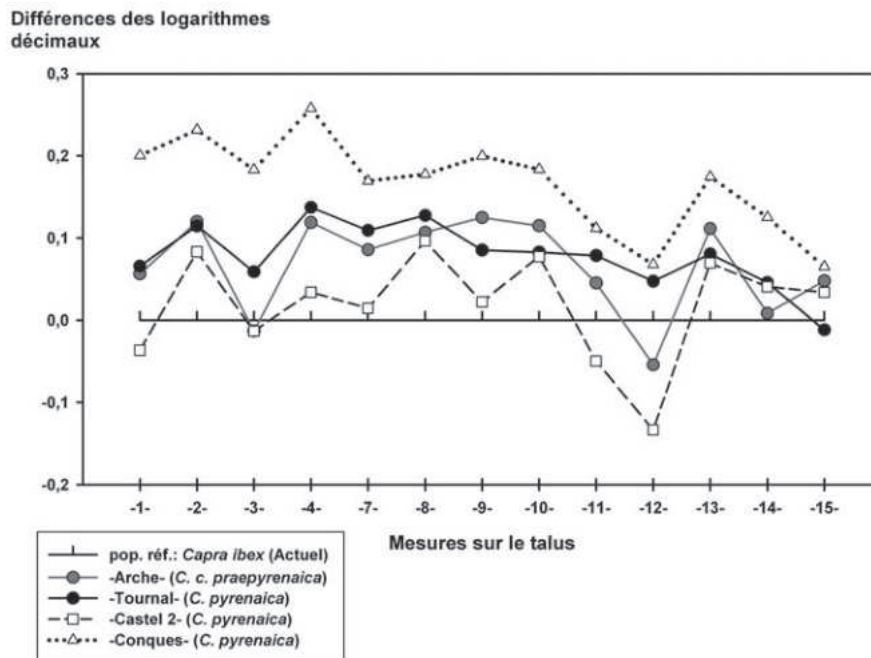


Fig. 16: Diagramme des rapports des mesures moyennes sur le talus de *C. pyrenaica*.

Référence 0: *C. ibex* actuel (Crégut-Bonnoure & Baryshnikov, 2005) et illustration des mesures fig. 14.

Fig. 16: Ratio-diagram of the astragalus of the genus *Capra*. Standard: recent *C. ibex* (Crégut-Bonnoure & Baryshnikov, 2005) and reference of the measurements fig. 14.

4 - SYNTHÈSE

4.1 - STADE ISOTOPIQUE 3

Le bouquetin de Tournal, issu des niveaux attribués au stade isotopique 3, est morphologiquement proche de celui des gisements méridionaux du Sud-Ouest de la France, et plus précisément de celui des grottes de la Caune de l'Arago, du Portel-Ouest ou de l'Arche définis

en tant que *Capra caucasica praepyrenaica* Crégut-Bonnoure, 2002 (Crégut-Bonnoure, 2002; Rivals, 2004, 2006; Rivals & Testu, 2006).

Le neurocrâne et la M³ présentent des caractères morphologiques similaires à ceux du Portel-Ouest et de la grotte de l'Arche. Les différences constatées sur le pariétal pourraient être liées au gabarit des animaux ou le signe de la présence de deux morphes chez le bouquetin pré-pyrénéen. Il existe malheureusement une lacune en

calvarium fossiles au sein des gisements du Massif Central (Hortus et Bouxès par exemple) qui pondère la similitude avancée précédemment.

Le dessin de la P₃ se distingue de la morphologie alpine, pour tendre plutôt vers le morphotype de Bouxès. Il faut cependant tenir compte de la variabilité inter-individuelle qui peut être sensible lorsque l'effectif est restreint. Sur le plan évolutif, le *Capra* de Tournal correspond bien à la transition entre *C. c. praepyrenaica* et *C. pyrenaica*, que remarque Crégut-Bonnoure (1992b).

Les données odontométriques suggèrent une plus grande affinité du bouquetin de la collection Tavoso avec ceux des gisements situés aux abords des Pyrénées (le Portel-Ouest et la grotte de l'Arche).

Les restes de bouquetin de la collection Albaille présentent un modèle légèrement différent, avec notamment une tendance à la réduction des largeurs interstyliques des dents, relativement à leurs diamètres mésio-distaux. Ils montrent plus de similitudes, dans les proportions, avec les fossiles des sites du Languedoc, comme l'Hortus et La Cruzade. Cela pourrait signifier un âge plus ancien de ces fossiles, qui se rapporteraient à l'OIS 4.

4.2 - STADE ISOTOPIQUE 2

Les résultats morpho-biométriques montrent de fortes similitudes entre le bouquetin magdalénien de Tournal et le *Capra pyrenaica* de Belvis et de Gazel. La M³ affiche une aile métastylaire réduite. La P₃ possède un métacotide plus discret et aucune seconde vallée ne s'ouvre sur la face linguale de la dent. La denture se différencie donc des bouquetins provençaux de la fin de la dernière glaciation. Le talus présente une trochlée proximale large et peu épaisse.

5 - DISCUSSION

5.1 - LE BOUQUETIN DE LA GROTTTE TOURNAL PARMIS LES SITES CONTEMPORAINS

Sur le plan biochronologique, *C. c. praepyrenaica* est un bouquetin des stades 5 et 4 déterminé en Provence (Fernandez, 2001, 2006; Defleur et al., 2001), dans le Massif Central (Crégut-Bonnoure, 2002) et dans les Pyrénées (Rivals, 2004) comme faisant le lien entre un *C. caucasica* migrant vers l'Ouest de l'Europe à l'Eemien et le *C. pyrenaica* qui s'individualiserait vers la transition Würm III/IV (Crégut-Bonnoure, 1992a, 2005, 2007; Rivals, 2006; Rivals & Testu 2006).

Un point particulièrement intéressant de l'étude concerne les stades isotopiques 3/4. Le plus ancien crâne de *C. c. praepyrenaica* portant des chevilles osseuses serait celui du Portel-Ouest. Il devrait être un peu plus ancien que $44\ 000 \pm 6600$ ans B.P. suivant les dernières datations des couches F qui lui sont immédiatement sus-jacentes, mais qui appartiennent au même ensemble (datations U/Th - RPE, Tissoux, 2004). Rivals & Testu (2006) rapprochent également le bouquetin de la grotte de l'Arche à celui du Portel-Ouest, qui lui serait

par conséquent contemporain (OIS 4 selon les auteurs). La section basale des chevilles adopte un profil subtriangulaire alors qu'elle est plus ovale sur les spécimens plus récent (transition Würm ancien/récent), comme Soulabé et, surtout, Malarnaud selon C. Griggo (1991) et E. Crégut-Bonnoure (1992b). Nous avons vu que la description de la section et de l'implantation de la cheville osseuse du neurocrâne de Tournal, comme la morphologie et l'odontométrie des dents, correspondent tout à fait à celles du Portel-Ouest et de l'Arche. Or, les datations absolues (fig. 2, $35\ 000 \pm 7000$ ans B.P., Yokoyama et al., 1987) comme l'étude des faunes (Magniez, 2009, sous-pressé, en prép.), de la sédimentologie (Tavoso, 1987a; Menzhi, 1994; Echchat, 2008) et de la techno-typologie (Tavoso, 1987b) suggèrent un âge correspondant au milieu de l'OIS 3, ou interstade würmien. Les niveaux moustériens de Tournal prouveraient donc la persistance de *C. c. praepyrenaica* dans le Languedoc jusqu'à cette période, alors que le bouquetin de Soulabé, puis de Malarnaud (Pyrénées), indiquent des populations distinctes, formes de transition entre *C. c. praepyrenaica* et *C. pyrenaica*. Ces remarques confirmeraient un scénario développé par Crégut-Bonnoure (2002) qui évoque un polymorphisme de *C. c. praepyrenaica* à l'OIS 3, dont certains individus seraient engagés vers la voie de *C. pyrenaica*, et d'autres non.

En somme, sur le plan biochronologique, les restes de bouquetins des niveaux moustériens de Tournal, issus de la collection Albaille, paraissent synchrones avec les populations de *C. c. praepyrenaica* de l'Hortus et de la Cruzade (OIS 4). Ils se distinguent des pièces provenant des niveaux moustériens dégagés lors des fouilles Tavoso. Celles-ci reprennent la morphologie des populations du Portel-Ouest et de l'Arche mais seraient plus récentes, puisque corrélées à l'OIS 3. Il convient de préciser que, contrairement aux précédents auteurs (Crégut-Bonnoure, 1992c; 2005; Rivals, 2004, 2006; Rivals & Testu, 2006), je pense que les restes de ces deux gisements pourraient tout à fait être rajeunis pour se rapporter à l'OIS 3. Les données de la macrofaune et les reconstitutions paléoenvironnementales sont, en ce sens, convergentes (Magniez, sous-pressé, en prép.). Les restes des bouquetins de l'OIS 2 présentent les traits de *Capra pyrenaica* actuel que l'on retrouve dans les sites contemporains du Castel 2, de Belvis et de Gazel (Aude).

5.2 - LES ORIGINES DE *CAPRA PYRENAICA*

Les études phylogénétiques se sont multipliées ces dernières années pour préciser la classification du genre *Capra*. Il se serait différencié dans les montagnes d'Asie centrale et les espèces se sont rapidement individualisées au Plio-Pléistocène (Ropiquet & Hassanin, 2006). Les données suggèrent la monophylie des bouquetins alpins et pyrénéens (et ibériques) et une seule vague de dispersion de *Capra* en Europe occidentale (Manceau et al., 1999a, 1999b; Pidancier et al., 2006; Kazanskaia et al., 2007). La validité de la sous-espèce *C. caucasica praepyrenaica* Crégut-Bonnoure, 2002 est alors remise en

question et une partie du schéma esquissé par Griggo (1991) serait plus vraisemblable puisque l'auteur prône une différenciation des lignées pyrénéenne et alpine déjà acquises lors de la dernière glaciation et une absence de filiation de la lignée pyrénéenne avec le type caucasien.

– En accord avec ces résultats, un premier schéma évolutif est modélisable. Il suggère une dispersion de *C. ibex* dans le massif alpin à la fin du Pléistocène moyen (MNQ 24). Une spéciation aurait pu se dérouler pendant l'interglaciaire Riss-Würm (OIS 5_c). Pouvant être allopatrique, elle résulterait de la fragmentation de l'aire de répartition des populations de *C. ibex* de part et d'autre du Rhône. Le fleuve a pu temporairement isoler géographiquement les sous-populations, suffisamment pour en réduire significativement le flux génique comme cela a été vu chez d'autres mammifères (Lugon-Moulin & Hausser, 2002). La population située à l'Ouest du fleuve aurait ensuite rapidement évolué, par dérive génétique, pour donner naissance à la lignée pré-pyrénéenne. La spéciation pourrait être aussi parapatricque, voire même sympatrique, possibles en théorie, dans l'arc alpin. Durant la dernière glaciation, les deux formes ont coexisté dans les Alpes et le Massif Central comme le suggèrent les données paléontologiques (Griggo, 1991 ; Crégut-Bonnoure, 1992c) mais la divergence génétique était trop importante pour que le mécanisme de spéciation soit réversible. Un phénomène de renforcement rapide aurait pu stabiliser cette spéciation car un fort isolement reproductif est favorisé lorsque les populations sont en sympatrie (Ridley, 1997). Un second mécanisme de spéciation aurait débuté vers l'OIS 3, dans les Pyrénées, donnant naissance aux lignées pyrénéenne et/ou ibérique. Ce modèle intègre ainsi les études présentant une grande divergence génétique non seulement entre le bouquetin alpin et les bouquetins ibériques mais également entre le bouquetin des Pyrénées et les bouquetins ibériques *sensu stricto* (Manceau *et al.*, 1999b). De ce fait, les similarités morphologiques, pourtant indéniables, constatées entre les formes pré-pyrénéenne et caucasienne seraient, dans ce schéma, la conséquence de convergences évolutives et plus exactement de parallélismes. Les éléments phénétiques observés sur les chevilles osseuses, la M³ et la P₃ seraient des analogies. Mais ce modèle présente un écueil certain car cela impliquerait la simultanéité d'évolution des chevilles osseuses et de régressions de caractères évolués de la denture (Crégut-Bonnoure, com.pers.), processus bien improbable.

– Le deuxième modèle évolutif suit les plus récentes investigations paléontologiques (Crégut-Bonnoure, 1992a, 1992b, 2002, 2005, 2007 ; Rivals 2004, 2006). Il privilégie l'arrivée dans les Balkans d'un bouquetin affine du *C. caucasica* au Pléistocène moyen, dont la présence est attestée à Kozarnika (Fernandez & Crégut-Bonnoure, 2007). Cette forme atteint l'Ouest de l'Europe dès le début de la MNQ 25 (Crégut-Bonnoure, 2007). Le massif alpin étant occupé par *C. ibex* depuis la glaciation rissienne, la nouvelle forme s'est dispersée dans le Massif Central et les Pyrénées où elle a évolué jusqu'au *C. pyrenaica* actuel via la forme intermédiaire *C. cauca-*

sica praepyrenaica. La révision du matériel de Tournal s'accorde avec ce modèle.

– Une dernière hypothèse, suggérée déjà par Crégut-Bonnoure (2002), mérite d'être développée. Elle propose l'éventualité controversée d'hybridation interspécifique par introgression génétique comme mécanisme non négligeable d'explication de la radiation du genre (Pidancier *et al.*, 2006 ; Ropiquet & Hassanin, 2006). Si ce phénomène de spéciation sympatrique par hybridation chez les plantes est reconnu (Arnold, 1997), le processus est encore mal défini chez les animaux car il implique un certain nombre d'obstacles génétiques (Ridley, 1997 ; Barluenga *et al.*, 2006 ; Schliewen *et al.*, 2006). Il est, en effet, généralement admis que l'hybridation conduit à une réduction de capacité de survie (*fitness*) chez les individus hybrides incompatible avec leur évolution. Cependant, les études récentes montrent que des formes hybrides peuvent être suffisamment divergentes des espèces parentales pour aboutir à l'établissement d'une nouvelle espèce (Holliday, 2004 ; Seehausen, 2004 ; Bell *et al.*, 2005 ; Albert *et al.*, 2006 ; Arnold & Meyer, 2006 ; Herder *et al.*, 2006). Une hybridation entre les formes alpine et caucasienne en Europe de l'Est (Balkans, Transylvanie) pourrait alors être évoquée comme mécanisme ayant participé à l'évolution de la lignée, d'autant plus que les barrières reproductives, chez certains taxons de *Capra*, sont relativement ténues. L'hybridation, en captivité, entre différentes formes sauvages et, dans la nature, entre les formes domestiques et sauvages est documentée (Couturier, 1962). Cela conduit, du reste, à de nombreuses discussions sur la systématique et la taxonomie du genre (Cabrera, 1911 *in* Clouet & Pfeffer, 1979 ; Couturier, 1962 ; Clouet & Pfeffer, 1979 ; Manceau *et al.*, 1999a, 1999b ; Pidancier, 2006).

6 - CONCLUSION

La position géographique et chronologique de la grotte Tournal recèle un intérêt majeur pour l'histoire évolutive du genre *Capra* en Europe occidentale. Deux types de la même lignée sont identifiables au sein du remplissage. Morphologiquement, le bouquetin de Tournal, provenant des niveaux moustériens attribués à l'OIS 4 et 3, se révèle proche de *Capra caucasica praepyrenaica* déterminé dans les gisements méridionaux français des stades 4 et 3 comme l'Hortus, la grotte de l'Arche, Bouxès, La Crouzade ou encore Le Portel-Ouest. Le bouquetin datant de l'OIS 2, en revanche, est identifié comme *C. pyrenaica*.

Cependant, les données génétiques semblent réfuter ce modèle évolutif puisqu'aucun élément de la forme caucasienne ne semble intégrer *C. pyrenaica* et son ascendance. Mais ces résultats doivent être discutés car l'ébauche d'un schéma synthétique entre les données génétiques et fossiles, c'est-à-dire prônant une seule vague de migration et la monophylie des bouquetins pyrénéens et alpins, se heurtent à certaines insuffisances sur le plan évolutif.

En somme, dans l'attente d'études ultérieures indispensables, notamment en Europe de l'Est afin de préciser les processus de migrations, le modèle paléontologique établi par Crégut-Bonnoure (1992b, 1992c, 2002, 2005, 2007) est le plus cohérent, et doit être conservé. Nos résultats infirment les conclusions de C. Griggo (1991). La présence de *C. c. praepyrenaica* dans certains gisements du Massif Central, du Languedoc et des Pyrénées ne s'accorde pas, non plus, avec le rôle hypothétique de barrière naturelle joué par le seuil de Naurouze et le Languedoc.

REMERCIEMENTS

Je remercie H. de Lumley et A.-M. Moigne pour m'avoir permis d'étudier le matériel de bouquetin des collections conservées au Centre Européen de Recherches Préhistoriques de Tautavel. Ma reconnaissance s'adresse également à F. Rivals et B. Deniaux pour les corrections apportées sur une première version du texte, et à D. Dainat pour certaines photographies l'accompagnant. Enfin, je tiens à remercier vivement E. Crégut-Bonnoure et C. Griggo pour les critiques et commentaires constructifs apportés au manuscrit, ainsi que pour la communication de certaines données importantes.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALBERT V., JONSSON B., & BERNATCHEZ L., 2006 - Natural hybrids in Atlantic eels (*Anguilla Anguilla*, *A. rostrata*): evidence for successful reproduction and fluctuating abundance in space and time. *Molecular Ecology*, **15**, 1903-1916.
- ARNOLD M.L., 1997 - *Natural Hybridization and Evolution*. Oxford Series in Ecology and Evolution, Oxford University Press, 232 p.
- ARNOLD M.L., & MEYER A., 2006 - Natural hybridization in primates: One evolutionary mechanism. *Zoology*, **109**, 261-276.
- BARONE R., 1999 - *Anatomie comparée des mammifères domestiques. Tome I, Ostéologie, IV^e édition*. Vigot, Paris, 761 p.
- BARLUENGA M., STÖLTING K.N., SALZBURGER W., MUSCHICK M., & MEYER A., 2006 - Evidence for sympatric speciation? (reply). *Nature*, **444**, E13, doi:10.1038/nature05420.
- BELL M.A., & TRAVIS M.P., 2005 - Hybridization, transgressive segregation, genetic covariation and adaptive radiation. *Trends in Ecology and Evolution*, **20** (7), 358-361.
- BERGES C., 1996 - *La faune pendant le Würm II à l'Hortus : étude de la structure dentaire du Capra ibex*. Mémoire de Maîtrise, Université Paul-Valéry, Montpellier III, 114 p.
- BERGES C., 1997 - *L'étude des restes post-céphaliques des populations de Capra provenant des niveaux moustériens de la grotte de l'Hortus (Vâlflaunès, Hérault) selon une approche paléontologique et taphonomique*. Mémoire de D.E.A., Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 211 p.
- BISCHOFF J.L., ROSENBAUER R.J., TAVOSO A., & LUMLEY H. de, 1988 - A test of Uranium-series dating of fossil tooth enamel: resultat from Tournal cave, France. *Applied Geochemistry*, **3**, 145-151.
- BOESSNECK J., 1969 - Osteological differences between sheep (*Ovis aries* Linné) and goat (*Capra hircus* Linné). In D. Brothwell & E. Higgs (eds.), *Science in archaeology - A survey in progress and research*. Thames and Huston, London, 331-358.
- CLOUET M., & PFEFFER P., 1979 - Le Bouquetin d'Espagne : Systématique et projet de réintroduction. *Office National de la Chasse*, Bulletin Mensuel, **25**, 12-17.
- COUTURIER M.A.J., 1962 - *Le bouquetin des Alpes*. Couturier M. (éd.), Grenoble, 1564 p.
- CRÉGUT-BONNOURE E., 1987 - Caractères distinctifs du carpe et du tarse d'*Hemitragus* et de *Capra* (Mammalia, Bovidae, Caprinae). *Bulletin du Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco*, **30**, 43-94.
- CRÉGUT-BONNOURE E., 1992a - Dynamics of Bovid migration in Western Europe during the Middle and the Late Pleistocene. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **153**, 177-185.
- CRÉGUT-BONNOURE E., 1992b - Les Caprinae (Mammalia, Bovidae) du Pléistocène d'Europe. Intérêt biostratigraphique, paléocécologique et archéozoologique. *Mémoire de la Société Géologique de France*, n.s., **160**, 85-93.
- CRÉGUT-BONNOURE E., 1992c - Intérêt biostratigraphique de la morphologie dentaire de *Capra* (Mammalia, Bovidae). *Annales Zoologici Fennici*, **28**, 273-290.
- CRÉGUT-BONNOURE E., 2002 - *Les Ovibovini et Caprini (Mammalia, Artiodactyla, Bovidae, Caprinae) du Plio-Pléistocène d'Europe : systématique, évolution et biochronologie. Tome I*. Thèse de Doctorat d'Etat ès Sciences, Université Claude Bernard Lyon I, 429 p.
- CRÉGUT-BONNOURE E., 2005 - Nouvelles données paléogéographiques et chronologiques chez les Caprinae (Mammalia, Bovidae) du Pléistocène moyen et supérieur d'Europe. *Munibe*, **57**, 205-219.
- CRÉGUT-BONNOURE E., 2006 - European Ovibovini, Ovini, Caprini (Caprinae, Mammalia) from the Plio-Pleistocene: new interpretations. In R.D. Kahlke, L.C. Maul & P. Mazza (eds.), *Late Neogene and Quaternary biodiversity and evolution: regional developments and interregional correlations*. 18th International Senckenberg Conference, VI Paleontological Colloquium in Weimar, Courier Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt, **256**, 139-158.
- CRÉGUT-BONNOURE E., 2007 - Apport des Caprinae et Antilopinae (Mammalia, Bovidae) à la biostratigraphie du Pliocène terminal et du Pléistocène d'Europe. *Quaternaire*, **18** (1), 73-97.
- CRÉGUT-BONNOURE E., & BARYSHNIKOV G., 2005 - New results on the Caprini (Bovidae, Caprinae) from Kudaro I and III (Georgia, Caucasus Mountains). In E. Crégut-Bonnoure (dir.), *Les Ongulés holarctiques du Pliocène et du Pléistocène*. Acte du colloque international, Avignon, 19-22 septembre 2000, *Quaternaire*, h.s., **2**, 145-159.
- CRÉGUT-BONNOURE E., & TSOUKALA E., 2005 - The Pleistocene Bovids from the Petralona Cave (Macedonia, Greece): New interpretations and biogeographical implications. In E. Crégut-Bonnoure (dir.), *Les Ongulés holarctiques du Pliocène et du Pléistocène*. Acte du colloque international, Avignon, 19-22 septembre 2000, *Quaternaire*, h.s., **2**, 161-178.
- DEFLEUR A., BEZ J-F., CRÉGUT-BONNOURE E., DESCLAUX E., ONORATINI G., RADULESCU C., THINON 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.
- FARBOS S., 1982 - *Flores et climats de la fin du Moustérien au début du Paléolithique Supérieur en Languedoc : Palynologie des sédiments des grottes du Salpêtre de Pompignan (Gard) et Tournal (Aude)*. Thèse de Doctorat, Université de Provence, Marseille, 80 p.
- FERNANDEZ P., 2001 - *Etude paléontologique et archéozoologique des niveaux d'occupation moustériens au Bau de l'Aubesier (Monieux, Vaucluse) : implications biochronologiques et paléontologiques*. Thèse de Doctorat, Université Claude Bernard Lyon I, 286 p.
- FERNANDEZ P., 2006 - Etude paléontologique des ongulés du gisement moustérien du Bau de l'Aubesier (Vaucluse, France) : morphométrie et contexte biochronologique. *Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon*, **161**, 231 p.
- FERNANDEZ P., & CRÉGUT-BONNOURE E., 2007 - Les Caprinae (Rupicaprini, Ovibovini, Ovini et Caprini) de la séquence pléistocène de Kozarnika (Bulgarie du Nord) : morphométrie, biométrie et implications phylogénétiques. *Revue de Paléobiologie*, Genève, **26** (2), 425-503.
- GRIGGO C., 1991 - Le bouquetin de Malarnaud (Ariège) ; implications biogéographiques. *Quaternaire*, **2**, 76-82.
- HERDER F., NOLTE A.W., PFAENDER J., SCHWARZER J., HADIATY R.K., & SCHLIEWEN U.K., 2006 - Adaptive radiation and hybridization in Wallace's Dreamponds: evidence from saifin silversides in the Malili Lakes of Sulawesi. *Proceedings of the Royal Society B*, **273**, 2209-2217.
- HARTL G.B., BURGER H., WILLING R., & SUCHENTRUNK F., 1990 - On the biochemical systematics of the Caprini and Rupicaprini. *Biochemical Systematical Ecology*, **18**, 175-182.
- HOLLIDAY T.W., 2004 - Espèces d'hybrides. *La Recherche*, **377**, 34-37.
- KAZANSKAIA E., KUZNETSOVA M.V., & DANILKIN A.A., 2007 - Phylogenetic reconstruction in the genus *Capra* (Bovidae, Artiodactyla) based on the mitochondrial DNA analysis. *Genetika*, **43** (2), 245-253.

- LANGE B., 1966** - *Etude paléontologique de la grotte Tournal*. Thèse de 3^e cycle, Université de Paris, 83 p.
- LUGON-MOULIN N., & HAUSSEER J., 2002** - Phylogeographical structure, post-glacial recolonization and barrier to gene flow in the distinctive Valais chromosome of the common shrew (*Sorex araneus*). *Molecular ecology*, **11** (4), 785-794.
- LUMLEY-WOODYEAR H. de, 1971** - *Le paléolithique inférieur et moyen du Midi Méditerranéen dans son cadre géologique, tome II, Bas-Languedoc, Roussillon, Catalogne*. Vème Supplément à Gallia Préhistoire (CNRS éd.), Paris, 443 p.
- MAGNIEZ P., 2009** - Taphonomic study of the Middle and Upper Palaeolithic large mammal assemblage from Tournal Cave (Bize-Minervois, France). *Journal of taphonomy*, **7** (2-3), 203-233.
- MAGNIEZ P., sous-presse** - Incidences des fluctuations climatiques sur la taille du Renne (*Rangifer tarandus*) au Pléistocène supérieur. *Quaternaire*.
- MANCEAU V., DESPRES L., BOUVET J., & TABERLET P., 1999a** - Systematics of the genus *Capra* inferred from mitochondrial DNA sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **13**, 504-510.
- MANCEAU V., CRAMPE J-P., BOURSOT P., & TABERLET P., 1999b** - Identification of evolutionary significant units in the Spanish wild goat, *Capra pyrenaica* (Mammalia, Artiodactyla). *Animal Conservation*, **2** (1), 33-39.
- MENZHI M., 1994** - *Etude stratigraphique, sédimentologique et micromorphologique des remplissages du Pléistocène Supérieur de la grotte du Portel (Ariège) et de la grotte Tournal (Aude)*. Thèse de Doctorat, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 184 p.
- PATOU-MATHIS M., 1994** - Archéozoologie des niveaux moustériens et aurignaciens de la grotte Tournal à Bize (Aude). *Gallia Préhistoire*, **36**, 1-64.
- PERNAUD J., QUILS J., & RIVALS F., 2004** - La faune de la fin du Pléistocène dans la haute vallée de l'Aude: L'exemple de la grotte du Castel 2 à Bessède-de-Sault (Aude, France). In Secrétariat du Congrès (ed.), *Acts of the XIVth UISPP Congress, section 3: Paléocologie/Paleoecology*. University of Liège, Belgium. British Archaeological Reports, International Series, British Archaeological Reports S1271, Archaeopress, Oxford, 31-37.
- PIDANCIER N., JORDAN S., LUIKART G., & TABERLET P., 2006** - Evolutionary history of the genus *Capra* (Mammalia, Artiodactyla): Discordance between mitochondrial DNA and Y-chromosome phylogenies. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **40**, 739-749.
- PRUMMEL W., & FRISCH H.J., 1986** - A guide for the distinction of species, sex and body size in bones of sheep and goat. *Journal of Archaeological Science*, **13**, 567-577.
- RIDLEY M., 1997** - *Evolution biologique*. De Boeck Université, Paris, Bruxelles, 719 p.
- RIVALS F., 2004** - *Les petits bovidés (Caprini et Rupicaprini) pléistocènes dans le bassin méditerranéen et le Caucase. Etude paléontologique, biostratigraphique, archéozoologique et paléocécologique*. British Archaeological Reports, International Series, BAR S1327, Archaeopress, Oxford, 270 p.
- RIVALS F., 2006** - 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. *Geobios*, **39**, 85-102.
- RIVALS F., & TESTU A., 2006** - Un nouveau gisement paléontologique à *Capra caucasica praepyrenaica*: la grotte de l'Arche à Bugarach (Aude, France). *Compte-Rendu Palevol*, **5**, 711-719.
- ROPIQUET A., HASSANIN A., 2006** - Hybrid origin of the Pliocene ancestor of wild goats. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **41**, 395-404.
- ROUVILLE P. de, 1876** - *Notice biographique sur Paul Tournal*. Extrait des annales de la commission archéologique de Narbonne, Tome I, Narbonne, 63 p.
- SCHLIEWEN U.K., KOCHER T.D., MCKAYE K.R., SEEHAUSEN O., & TAUTZ D., 2006** - Evidence for sympatric speciation? *Nature*, **444** (7), E12 - E13, doi:10.1038/nature05419.
- SEEHAUSEN O., 2004** - Hybridization and adaptative radiation. *Trends in Ecology and Evolution*, **19** (4), 198-207.
- TAVOSO A., 1987 (a)** - Le remplissage de la grotte Tournal à Bize-Minervois (Aude). *Cypsela*, **6**, 23-25.
- TAVOSO A., 1987 (b)** - Le moustérien de la grotte Tournal. *Cypsela*, **6**, 161-174.
- TISSOUX H., 2004** - *Datations par Uranium-Thorium et par Résonance Paramagnétique Electronique de quelques gisements paléolithiques du Pléistocène supérieur de Catalogne (Espagne) et du Sud de la France*. Thèse de Doctorat, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 262 p.
- TOURNAL P., 1829** - Considérations théoriques sur les Cavernes à ossements de Bize, près de Narbonne (Aude), et sur les ossements humains confondus avec des restes d'animaux appartenant à des espèces perdues. *Annales des Sciences Naturelles*, **18**, 242-258.
- YOKOYAMA Y., NGUYEN H.V., QUAEGBEUR J.P., & JEAN-PIERRE F., 1987** - Datation par la spectrométrie gamma non destructive et la résonance de spin électronique (E.S.R.) du remplissage de la grotte Tournal à Bize (Aude). *Cypsela*, **6**, 145-149.