

## Avant propos

Depuis plusieurs années, de nombreux pays se sont engagés dans une politique de préservation de leurs richesses naturelles. L'évaluation des habitats et de leur biodiversité est élaborée par le biais d'inventaires, le but de ce recensement étant de pouvoir définir les milieux particulièrement remarquables qu'il conviendrait de conserver. Cette richesse naturelle résulte d'influences multiples : climat planétaire, latitude, altitude, substrats, barrières géographiques. Aujourd'hui, le facteur humain constitue un nouveau paramètre qui modifie l'impact de ces données : augmentation considérable des populations, urbanisation, déforestation et pollution sont autant d'agents qui dégradent l'environnement et perturbent l'équilibre des communautés animales et végétales.

L'influence de l'Homme sur l'environnement est sensible dès le début des temps postglaciaires, très précisément lors de la "révolution néolithique" au cours de laquelle on assiste à une brutale augmentation démographique et à l'apparition d'une économie de production : c'est le début de l'uniformisation des espèces et de la mise en place de paysages nouveaux et peu diversifiés. Auparavant, le comportement de l'Homme était celui d'un prédateur et les variations ainsi que les modifications subies par la faune pléistocène étaient imputables aux seuls facteurs naturels. Or, la compréhension des réactions des communautés animales aux changements environnementaux est fondamentale pour tenter de prévoir et de modéliser celles des biocénoses actuelles face aux modifications présentes et futures de leurs milieux de vie. Une discipline comme la paléontologie fournit des éléments de réflexion non seulement sur les potentialités adaptatives des espèces animales et de leurs associations, ainsi que sur les facteurs limitatifs de leur durée de vie, mais aussi sur le rôle joué par l'Homme dans leur évolution et dans celle de leur environnement.

Une partie de ce mémoire a été réalisée dans le cadre d'un programme d'action communautaire franco-espagnol lié à la "Restauration de la faune pyrénéenne" et qui concernait le gypaète barbu, l'ours brun et le bouquetin ibérique. Dans le cas précis de cette dernière espèce, disparue du versant français des Pyrénées au cours du XIX<sup>ème</sup> Siècle, les données paléontologiques ont servi de base pour réaliser un bilan historique de l'évolution de l'espèce et préparer sa restauration dans le massif pyrénéen. Par ailleurs, une action conjointe a été menée au niveau génétique et au niveau ostéologique en vue de clarifier la position taxonomique du bouquetin ibérique dans le genre *Capra*. Le retour de cet ongulé, inscrit comme prioritaire sur la directive 92/43 de la CEE, constitue un élément important de la reconstitution de la diversité biologique du patrimoine naturel pyrénéen détruit par l'Homme.

Ce texte est celui qui correspond à une thèse de Doctorat d'État ès Sciences qui a été soutenue le 12 décembre 2002 à l'Université Claude Bernard-Lyon I. Depuis cette date, l'essentiel du travail est resté inédit. Aujourd'hui, de nombreuses études et découvertes ont eu lieu, permettant des avancées substantielles sur nos connaissances de la famille des Caprinae. Bien que certaines opinions développées dans cette thèse aient été remises en question, les données brutes restent un référentiel utilisable pour la communauté scientifique. Je préciserai que les seules modifications apportées au texte initial concernent quelques références bibliographiques à l'époque sous-presse. J'indiquerai aussi que la chronologie utilisée est celle qui prévalait en 2002. Elle n'est donc pas en accord avec la dernière proposition de l'ICS (International Commission on Stratigraphy) qui place la base du Quaternaire au stratotype du Gélasién, au Monte San Nicola en Sicile. Cette base, qui correspond au stade isotopique 103, est datée de 2.58 Ma (Philip L. Gibbard et Martin J. Head, 2009 « IUGS ratification of the Quaternary System/Period and the Pleistocene Series/Epoch with a base at 2.58 Ma », *Quaternaire* 20 (4) : 411-412.)

## Résumé

Une analyse des caractères morphologiques et biométriques des Caprinae actuels (tribus des *Ovibovini* et des *Caprini*) et du Plio-Pléistocène d'Europe occidentale débouche sur de nouvelles interprétations et propositions taxonomiques et phylogénétiques.

Pour les *Ovibovini* actuels, qui comprennent dans la plupart des classifications zoologiques les genres *Ovibos* et *Budorcas*, l'analyse des caractères permet d'exclure ce dernier de la tribu. Des analogies sont relevées entre les deux genres et *Ovis*, ce qui suggère une origine commune pour ces trois taxons. Le regroupement de *Budorcas* et d'*Ovis* dans la nouvelle tribu des *Ovini* est proposé.

Pour *Ammotragus* et les *Caprini* actuels représentés par les genres *Hemitragus*, *Pseudois* et *Capra*, les caractères morphologiques et biométriques montrent que les trois derniers sont apparentés, *Ammotragus* étant toutefois plus à part. De nombreuses similitudes entre *Hemitragus* et *Capra* sont aussi décelables. Chez ce dernier, la quasi-identité de proportions et le peu de différences anatomiques entre *C. nubiana* et *C. walie* indiquent que le bouquetin d'Abyssinie ne constitue qu'une sous-espèce de celui de Nubie, et qu'il convient donc de la nommer *C. nubiana walie*. La monophylie de *C. pyrenaica* et de *C. ibex*, suggérée récemment par des analyses moléculaires, n'est confirmée ni par l'anatomie externe et interne, ni par la parasitologie qui distinguent à un niveau spécifique les deux taxons et montrent une certaine proximité entre *C. pyrenaica* et *C. caucasica*.

La révision et l'étude des *Ovibovini*, *Caprini* et *Ovini* provenant d'environ 200 gisements compris entre la fin du Pliocène et le début de l'Holocène permettent de préciser les modalités de leur mise en place, leur origine et leur évolution. Sept genres (*Megalovis*, *Soergelia*, *Praeovibos*, *Ovibos*, *Ovis*, *Hemitragus*, *Capra*) et seize espèces sont reconnues (*M. latifrons*, *S. minor*, *S. brigittae*, *S. elisabethae*, *P. mediterraneus*, *P. priscus*, *O. pallantis*, *Ovis* sp., *O. ammon*, *H. orientalis*, *H. albus*, *H. bonali*, *H. cedrensis*, *C. ibex*, *C. caucasica*, *C. pyrenaica*). Des néodiagnoses sont proposées et des rectifications de déterminations sont apportées, notamment pour les taxons du Pliocène et du Pléistocène inférieur attribués jusqu'ici à *Capra*. De nouvelles formes sont définies (*P. priscus delumleyi*, *C. caucasica praepyrenaica*) ainsi qu'un nouveau genre (*Pseudocapra*). Pour *Capra*, en France, le rôle de barrière filtrante joué au Pléistocène par le Rhône et la Durance est clairement démontré. La présence de *C. caucasica* est aussi confirmée, ainsi que sa nature d'ancêtre de *C. pyrenaica*. L'influence de la loi de Bergmann chez *Praeovibos* et *Hemitragus* est visible, comme le sont les modifications engendrées par les isolats géographiques chez *Capra*.

Deux phases principales d'immigration des Caprinae sont mises en évidence au début du Pliocène final et au début du Pléistocène moyen, ainsi qu'un appauvrissement progressif de la diversité des taxons. La durée de vie de chaque espèce peut être précisée et une nouvelle répartition chronologique et géographique en découle.

## Abstract

This book presents morphological and biometric analyses of recent Caprinae (*Ovibovini* and *Caprini* tribes) and Plio-Pleistocene Caprinae from Western Europe and proposes new taxonomic and phylogenetical interpretations.

The most common zoological classifications of recent *Ovibovini* include the genera *Ovibos* and *Budorcas*. However, this analysis of the morphological characters excludes the latter from the tribe. Analogies are made between the two genera and *Ovis*, which seem to indicate a common origin for these three taxa. The *Ovini* tribe is distinguished.

The morphological and biometric characteristics of the recent *Ammotragus* and *Caprini* genera, *Hemitragus*, *Pseudois* and *Capra*, indicate that the three preceding taxa are related, although *Ammotragus* is further apart. Numerous resemblances between *Hemitragus* and *Capra* are perceptible. For the latter genus, the almost identical proportions and the slight differences between *C. nubiana* and *C. walie* indicate that the Abyssinian ibex is no more than a subspecies of the Nubian species, and should consequently be named *C. nubiana walie*. The monophyly of *C. ibex* and *C. pyrenaica*, recently suggested as a result of molecular analysis, is not confirmed, neither with regard to the external and internal anatomy, or parasitological data. Each species is clearly distinguished and some proximity emerges between *C. pyrenaica* and *C. caucasica*.

The revision and the study of the *Ovibovini*, *Caprini* and *Ovini* from about 200 sites, dated from the end of the Pliocene to the beginning of the Holocene, provides new data on their migration in Western Europe, their origin and evolution. Seven genera (*Megalovis*, *Soergelia*, *Praeovibos*, *Ovibos*, *Ovis*, *Hemitragus*, *Capra*) and sixteen species are identified (*M. latifrons*, *S. minor*, *S. brigittae*, *S. elisabethae*, *P. mediterraneus*, *P. priscus*, *O. pallantis*, *Ovis* sp., *O. ammon*, *H. orientalis*, *H. albus*, *H. bonali*, *H. cedrensis*, *C. ibex*, *C. caucasica*, *C. pyrenaica*). Neodiagnoses are proposed for most of them and some determinations are modified, particularly for Pliocene and Lower Pleistocene taxa, attributed up until now to *Capra*. Two new subspecies are described (*P. priscus delumleyi*, *C. caucasica praepyrenaica*), as well as a new genus (*Pseudocapra*). In France, the filter role constituted by the Rhône and Durance rivers is clearly observed for *Capra*. The existence of *C. caucasica* is confirmed, as is its status as the ancestor of *C. pyrenaica*. In the *Praeovibos* and *Hemitragus* lineages, the influence of the Bergmann rule is perceptible, as are the modifications resulting from the isolation of *Capra* populations.

Two major phases of migration are indicated, the first at the beginning of the Upper Pliocene and another at the

beginning of the Middle Pleistocene. From the Upper Pliocene to the end of the Pleistocene, there is a progressive diminution in the number of taxa. A precise duration for the life of each species is established, resulting in a new chronological and geographical chart.

## Introduction

C'est au cours d'une conversation avec Claude Guérin, en 1980, que j'ai décidé de m'intéresser aux Bovidae du Plio-Pléistocène d'Europe occidentale. D'abord parce que lors de ma première étude paléontologique, qui a eu trait au site pléistocène moyen de la Caune de l'Arago, j'ai abordé l'analyse de taxons mal connus de cette famille, ce qui a aiguisé ma curiosité et provoqué le désir de mieux connaître leur histoire évolutive. Ensuite parce que l'absence de synthèse pour l'Europe me parut être un créneau intéressant à exploiter. Compte tenu de mes activités professionnelles, le travail n'a pu être constant et malgré la publication de plusieurs résultats, les données sont restées pendant longtemps insuffisantes pour une synthèse.

Très rapidement j'ai constaté que l'anatomie osseuse de certains taxons actuels n'était pas précisée et que leur position systématique variait d'un auteur à l'autre. J'ai estimé que l'interprétation des espèces fossiles ne pourrait se faire sans au préalable une étude exhaustive de leurs

représentants actuels. La première partie de ce travail est donc consacrée à la systématique, à la morphologie osseuse et à la biométrie des Caprinae actuels. Ce travail m'a permis de préciser les caractéristiques ostéologiques des genres *Capra*, *Hemitragus*, *Pseudois*, *Ammotragus*, *Ovis*, *Ovibos* et *Budorcas* et de proposer quelques changements en systématique.

La deuxième partie de l'étude est consacrée aux espèces fossiles. Une analyse détaillée des caractéristiques morphologiques a été effectuée. J'ai essayé, dans la mesure du possible, de réviser les types et plusieurs néodiagnoses sont proposées. J'ai aussi été amenée à créer des taxons nouveaux et à interpréter différemment certaines espèces.

Grâce à l'ensemble de ces analyses, j'ai tenté de dégager les tendances évolutives des lignées ainsi que les moments d'apparition, de disparition ou bien de transformation des espèces qui les composent.