

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^{ème} 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 far 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 Würm the 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 Würm later than is known elsewhere in Europe. Climate amenity extended out to Late Würm was 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*.

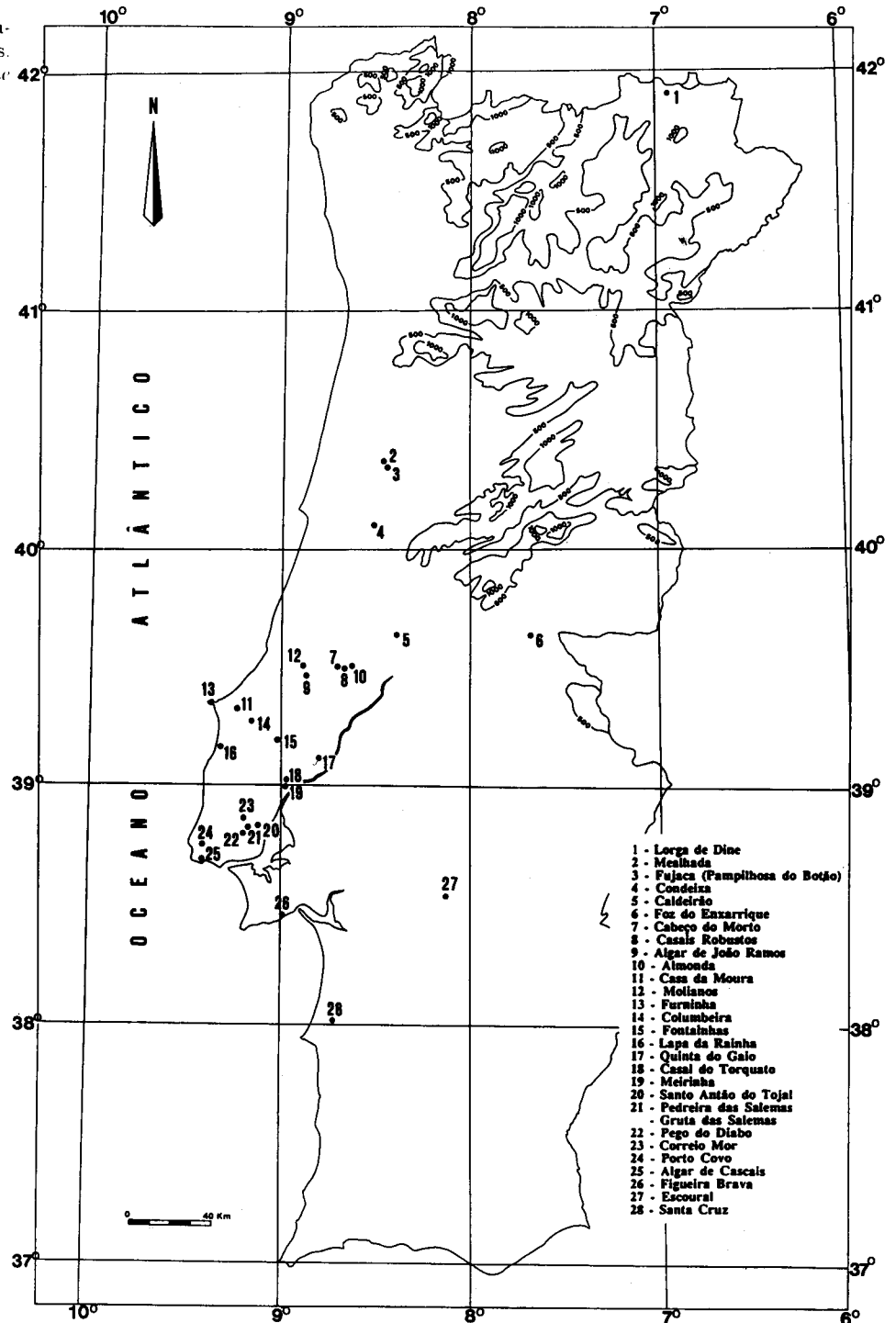
KEYWORDS : LARGE MAMMALS, UPPER PLEISTOCENE, PORTUGAL.

INTRODUCTION

La présente étude peut être considérée comme une suite à celles qui ont été réalisées au Portugal dès la seconde moitié du XIX^e 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 (?) Sicilien II	Riss	Riss-Würm	Würm ancien	Würm récent (≤30 000 BP)
Suidae <i>Sus scrofa</i>					5; 15; 21; 21A; 27 (?)
Hippopotamidae * <i>Hippopotamus incognitus</i>	4	2			
Cervidae <i>Cervus elaphus</i>		2		13	1(?); 5; 6; 7; 8; 9; 10; 14; 16; 21; 21A; 22; 24; 25; 26; 27 9; 14; 21
* <i>Dama dama</i> <i>Capreolus capreolus</i>					5; 14; 16; 21; 21A; 24
Bovidae <i>Bos primigenius</i>		2; 3		17	1(?); 6; 8; 9; 12; 14; 15; 21; 21A; 22; 26; 27
<i>Capra pyrenaica</i>					5; 7; 8; 9; 10; 14; 15; 21; 21A; 22; 26; 27
* <i>Rupicapra rupicapra</i>					5; 21A; 22
Equidae <i>Equus caballus</i> ssp. 1 <i>Equus caballus</i> ssp. 2		2; 10(?)		13; 20	1(?); 6; 12; 14; 21A; 25; 26; 27 9; 15; 21
* <i>Equus caballus antunesi</i>					
Rhinocerotidae * <i>Dicerorhinus hemitoechus</i>				1(?); 13	12; 14; 16; 21; 23; 26; 27
Elephantidae <i>Elephas antiquus</i> * <i>Cf. Mammuthus primigenius</i>	4; 28	2; 10(?)	18; 19	20	6 26
Canidae <i>Canis lupus</i> ssp.					5; 8; 9; 11; 12; 14; 15; 16; 21; 21A; 22; 25; 26
* <i>Canis lupus lunellensis</i> * <i>Cuon alpinus europaeus</i> <i>Vulpes vulpes</i>				13 27(?) 13	5; 11; 12; 21; 21A; 22; 27
Ursidae <i>Ursus arctos</i>				1; 13(?)	12; 14; 15; 21; 21A; 25; 26; 27
Hyaenidae <i>Hyaena hyaena prisca</i> * <i>Crocota crocuta intermedia</i> <i>Crocota crocuta spelaea</i>				13 1(?)	1; 5; 14; 15; 16; 21; 21A; 24; 25; 26; 27
Felidae <i>Panthera pardus</i> * <i>Panthera (Leo) spelaea</i> <i>Felis sylvestris</i>				1(?); 13 1(?) 13	5; 15; 21; 26 21; 26; 27 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 (Nespoules, 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 (?) Sicilien II	Riss	Riss-Würm	Würm ancien	Würm récent (≤30 000 BP)
Suidae <i>Sus scrofa</i>					5; 15; 21; 21A; 27 (?)
Hippopotamidae * <i>Hippopotamus incognitus</i>	4	2			
Cervidae <i>Cervus elaphus</i>		2		13	1(?); 5; 6; 7; 8; 9; 10; 14; 16; 21; 21A; 22; 24; 25; 26; 27 9; 14; 21 5; 14; 16; 21; 21A; 24
* <i>Dama dama</i> <i>Capreolus capreolus</i>					
Bovidae <i>Bos primigenius</i>		2; 3		17	1(?); 6; 8; 9; 12; 14; 15; 21; 21A; 22; 26; 27 5; 7; 8; 9; 10; 14; 15; 21; 21A; 22; 26; 27 5; 21A; 22
<i>Capra pyrenaica</i> * <i>Rupicapra rupicapra</i>					
Equidae <i>Equus caballus</i> ssp. 1 <i>Equus caballus</i> ssp. 2		2; 10(?)		13; 20	1(?); 6; 12; 14; 21A; 25; 26; 27 9; 15; 21
* <i>Equus caballus antunesi</i>					
Rhinocerotidae * <i>Dicerorhinus hemitoechus</i>				1(?); 13	12; 14; 16; 21; 23; 26; 27
Elephantidae <i>Elephas antiquus</i> *Cf. <i>Mammuthus primigenius</i>	4; 28	2; 10(?)	18; 19	20	6 26
Canidae <i>Canis lupus</i> ssp.					5; 8; 9; 11; 12; 14; 15; 16; 21; 21A; 22; 25; 26
* <i>Canis lupus lunellensis</i> * <i>Cuon alpinus europaeus</i> <i>Vulpes vulpes</i>				13 27(?) 13	5; 11; 12; 21; 21A; 22; 27
Ursidae <i>Ursus arctos</i>				1; 13(?)	12; 14; 15; 21; 21A; 25; 26; 27
Hyaenidae <i>Hyaena hyaena prisca</i> * <i>Crocota crocuta intermedia</i> <i>Crocota crocuta spelaea</i>				13 1(?)	1; 5; 14; 15; 16; 21; 21A; 24; 25; 26; 27
Felidae <i>Panthera pardus</i> * <i>Panthera (Leo) spelaea</i> <i>Felis sylvestris</i>				1(?); 13 1(?) 13	5; 15; 21; 26 21; 26; 27 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 "ratio-diagrams". 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 suggérerait le daim (Cardoso 1989, Fig. 2).

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

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 karsatiques. 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		Fajaca (Pangalheira de Br. II)		Candeira		Caldeirão		Foz de Enxarrique		Cabeço de Mouro, Casais Robustos (Minde)		Agor de João Ramos		Alameda		Casa da Moura		Serra das Moínas		Fumilha		
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	
Carnívora																									
Hyaenidae																									
<i>Hyaena hyaena prisca</i>																							217	33,5	
<i>Crocuta crocuta intermedia</i>	4	5,6																							
<i>Crocuta crocuta spelaea</i>	7	9,8							4	1,5															
Felidae																									
<i>Felis sylvestris</i>									7	2,6								17	11,5			5	0,8		
<i>Lynx pardina spelaea</i>									36	13,2					2	2,6		46	31,1			72	11,1		
<i>Panthera (Leo) spelaea</i>	1	1,4																							
<i>Panthera pardus</i>	2	2,8							1	0,4								2	1,4			4	0,6		
<i>Homotherium latidens</i>			1	2																					
Canidae																									
<i>Canis lupus lupus</i>									5	1,8			1	2,3	7	9		59	38,9						
<i>Canis lupus lunifrons</i>																							98	15,1	
<i>Vulpes vulpes</i>									11	4								20	13,5			19	2,9		
Symcyoninae																									
<i>Quon alpinus europaeus</i>																									
Ursidae																									
<i>Ursus arctos</i>	4	5,6																				8	30,2	198	30,6
Proboscidea																									
Elephantidae																									
<i>Elephas antiquus</i>			18	36			1	20									1	4							
<i>Mammuthus primigenius</i>															1	1,3									
Perissodactyla																									
Rhinocerotidae																									
<i>Dicerorhinus hemitoeochus</i>	7	9,8																				2	9,5	2	0,3
Equidae																									
<i>Equus caballus ssp. 1 et 2</i>	16	22,5	8	16					10	3,7	15	93,8	4	9,3			2	8	4	2,7	11	52,4			
<i>Equus caballus antunesi</i>															41	52,6									
<i>Equus (hydruntinus ?)</i>																									
Artiodactyla																									
Suidae																									
<i>Sus scrofa</i>									2	0,7															
Hippopotamidae																									
<i>Hippopotamus incognitus</i>			1	2			4	80																	
Cervidae																									
<i>Cervus elaphus</i>	13	10,3	22	44					99	36,4			25	58,1	22	28,2	21	84					29	4,5	
<i>Dama dama</i>															1	1,3									
<i>Capreolus capreolus</i>									4	1,5															
Bovidae																									
<i>Rupicapra pyrenaica</i>									60	22															
<i>Capra pyrenaica</i>									33	12,1			10	23,2	1	1,3	1	4							
<i>Bos primigenius</i>	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		Frestinhos		Lapa da Pinha		Quinta de Gale (Cartões)		Terreços baixos de Tejo		Piedade das Salinas		Grã das Salinas		Prço de Dabe		Cereia Mir		Foro Cere		Algarde Cascais		Figueira Brava		Escorial		Sant' Cruz			
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	18	7,5	18	26,1					12	5	31	21,8	7	11,8			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	20										24	32,4	28	10,4	77	19,5					
		38	7,2							53	22			1	1,7					1	1,4								
										2	0,8																		
		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										
22	8,5	96	17,7									11	7,7	1	1,7														
15	5,8			2	2,9	1	100			8	3,4			2	3,4							18	27,4	75	28	26	6,6		
258	54,2	69	1	5	24,2	142	58	1	24	75	268	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 crocuta 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. Ballesio 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 Algez, 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 Bourgogne. *Documents du Laboratoire de Géologie de Lyon*, **115** : 301 p.
- BALLESIO 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.
- BALLESIO 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 - *Diceroshinus 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 crocota 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. Deboux, 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.
- FICARELLI G. 1979 - Osservazioni sull'evoluzione del genere *Ursus*. *Bolletino della Società Paleontologica italiana*, **18** (2) : 166-172.
- FICARELLI 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.
- GAUDELIN J.-L. 1987 - *Contribution à l'étude des zocénoses 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.
- LACQUAY 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, postwurmienne 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 Ibérica. *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