

---

## Note sur deux mandibules de *Pachycrocuta brevirostris* (Aymard, 1846) du Pléistocène ancien du sud-est de la France : la grotte de la Grosse Marguerite (Aiguèze) et l'aven des Trois Pigeons (Nîmes)

*Comment on two Pachycrocuta brevirostris (Aymard, 1846) mandibles from the Early Pleistocene: Grosse Marguerite Cave (Aiguèze) and Trois Pigeons Natural Trap (Nîmes), south-east France*

Jean-Baptiste Fourvel et Nicolas Lateur

---



### Édition électronique

URL : <http://journals.openedition.org/paleo/2975>

DOI : 10.4000/paleo.2975

ISSN : 2101-0420

### Éditeur

SAMRA

### Édition imprimée

Date de publication : 1 décembre 2015

Pagination : 187-200

ISSN : 1145-3370

### Référence électronique

Jean-Baptiste Fourvel et Nicolas Lateur, « Note sur deux mandibules de *Pachycrocuta brevirostris* (Aymard, 1846) du Pléistocène ancien du sud-est de la France : la grotte de la Grosse Marguerite (Aiguèze) et l'aven des Trois Pigeons (Nîmes) », *PALEO* [En ligne], 26 | 2015, mis en ligne le 26 avril 2016, consulté le 07 juillet 2020. URL : <http://journals.openedition.org/paleo/2975> ; DOI : <https://doi.org/10.4000/paleo.2975>



*PALEO* est mis à disposition selon les termes de la licence Creative Commons Attribution - Pas d'Utilisation Commerciale - Pas de Modification 4.0 International.

# NOUVELLES DE LA PRÉHISTOIRE

PALEO N° 26

Décembre 2015

# PALEO

Revue d'archéologie préhistorique



2015

26

Édition :  
Musée National de Préhistoire  
avec le concours du Ministère de la Culture et de la Communication,  
Direction Générale des Patrimoines, Service des Musées de France,  
du Conseil Départemental de la Dordogne  
et le soutien de l'Institut des Sciences Humaines et Sociales du CNRS

Repeating text 'Paleo XXVI' in a grid pattern across the left side of the page.



# Note sur deux mandibules de *Pachycrocuta brevirostris* (Aymard, 1846) du Pléistocène ancien du sud-est de la France : la grotte de la Grosse Marguerite (Aiguèze) et l'aven des Trois Pigeons (Nîmes)

Jean-Baptiste FOURVEL <sup>(a)</sup>, Nicolas LATEUR <sup>(b)</sup>

**Résumé** : Deux mandibules de Hyénidés, issues de deux cavités du Gard (la grotte de la Grosse Marguerite, à Aiguèze et l'aven des Trois Pigeons, à Nîmes) sont décrites. À l'issue de l'analyse paléontologique, de la description morphologique de ces pièces et de la comparaison morphométrique avec d'autres spécimens de Hyénidés anciens (genres *Pachycrocuta* Kretzoi, 1938 et *Pliocrocuta* Kretzoi, 1938) et récents (genres *Crocuta* Kaup, 1828), nous pouvons attribuer ces pièces à l'espèce du Pléistocène inférieur et moyen *Pachycrocuta brevirostris* (Aymard, 1846). Ces vestiges paléontologiques nous permettent ainsi de mieux connaître les caractéristiques et les variabilités morphologiques et métriques des éléments dentaires et mandibulaires de cette espèce. Par ailleurs, ces pièces sont l'occasion de documenter deux nouveaux sites livrant des vestiges de Hyénidés anciens en France, *Pachycrocuta brevirostris* étant un taxon rare dans le Pléistocène français.

**Mots-clés** : Paléontologie, Carnivore, Hyénidé, *Pachycrocuta*, Gard, France.

**Abstract**: *Comment on two Pachycrocuta brevirostris (Aymard, 1846) mandibles from the Early Pleistocene: Grosse Marguerite Cave (Aiguèze) and Trois Pigeons Natural Trap (Nîmes), south-east France.* In the present paper, two hyenid mandibles, coming from two different sites in Gard, South-East France (Grosse Marguerite Cave at Aiguèze and Trois Pigeons Natural Trap at Nîmes) are describe. The palaeontological analysis, including morphological description and morphometric comparisons with other hyenid (genus *Pachycrocuta* Kretzoi, 1938 and *Pliocrocuta* Kretzoi, 1938 and genus *Crocuta* Kaup, 1828), allows us to relate these specimens to the Lower and Middle Pleistocene Giant Hyena *Pachycrocuta brevirostris* (Aymard, 1846). Morphological features and metrical data are provide and allow us to describe morphometrical variability in this species. *Pachycrocuta brevirostris* is a rare species found in french pleistocene; consequently these specimens increase number a known sites which contain such ancient hyenids.

**Key-words**: Palaeontology, Carnivore, Hyenid, *Pachycrocuta*, Gard, South-East France.

## Introduction

Au cours du Pléistocène européen, trois (ou quatre) genres principaux et quatre espèces de Hyénidés se succèdent ou coévoluent.

Les hyènes géantes du genre *Pachycrocuta* Kretzoi, 1938 (parfois dissociées en deux genres distincts *Pachycrocuta*

et *Pliocrocuta*) comprenant deux espèces (*Pachycrocuta brevirostris* (Aymard, 1846) et *Pachycrocuta perrieri* ou *Pliocrocuta perrieri* (Croizet, Jobert 1828)) se développent entre la fin du Pliocène et le Pléistocène inférieur puis s'éteignent vers 600.000 ans au cours du Pléistocène moyen avec le dernier représentant du genre *P. brevirostris* (Turner, Antón 1996).

(a) UMR5608 TRACES - GDR3591 TaphEnA - Université de Toulouse-Jean Jaurès, 5 Allée Antonio-Machado, FR-31058 Toulouse cedex 9 - jbfourvel@yahoo.com

(b) Ministère de la Culture et de la Communication, DRAC Rhône-Alpes, Conservation de la grotte Chauvet, Le grenier d'Abondance, 6 quai Saint-Vincent, FR-69283 LYON cedex 01 - nico.lateur@yahoo.fr

L'hyène rayée fossile (genre *Hyaena* Brünnich, 1771 ; l'espèce *Hyaena prisca* de Serres, 1828) est parfois décrite comme une sous-espèce de l'hyène rayée : *Hyaena hyaena prisca*. C'est une espèce qui évolue au cours du Pléistocène moyen pour disparaître de nos régions à la fin de cette même période. Elle perdure cependant jusque dans des phases récentes du Pléistocène supérieur dans des zones refuges du sud de l'Europe (e.g., Furninha au Portugal in Cardoso 1996).

L'hyène tachetée fossile est issue du genre *Crocota* Kaup, 1828 dont la phylogénie des membres pléistocènes est encore discutée (multiplicité des espèces ou une unique espèce d'hyène tachetée *Crocota crocuta* (Erleben, 1777) avec de nombreuses formes sous-spécifiques). Apparue en Europe au cours du Pléistocène moyen (traces les plus anciennes vers 800 000 à Calsa Selce en Italie in Sardella ; Petrucci 2012), elle reste l'espèce d'hyène la plus fréquente et semble disparaître vers 25 000 BP (Werdelin, Solounias 1991 ; Discamps 2011). L'hyène des cavernes est attestée dans toute l'Europe et se rencontre dans de nombreux gisements paléontologiques dont elle est à l'origine (formations d'accumulations osseuses ; Fourvel 2012). Proportionnellement, les autres taxons des genres *Pliocrocota*, *Pachycrocota* et *Hyaena* sont beaucoup plus rares. C'est, en particulier, le cas des formes anciennes qui sont finalement assez peu représentées malgré une importante dispersion géographique allant de la péninsule ibérique, avec *P. brevirostris*, reconnue dans le gisement pléistocène inférieur de Fonelas P-1 (Arribas, Garrido

2008), jusqu'en Extrême-Orient, genre *Plihyaena* (Qiu 1987) synonyme de *Pliocrocota* et *Pachycrocota* (Werdelin, Solounias 1991).

En France notamment, les formes anciennes des genres *Pachycrocota* et *Pliocrocota* n'ont livré que peu de vestiges (tabl. 1). L'hyène géante *Pachycrocota brevirostris* en particulier n'a été décrite que dans six gisements. Il semblerait qu'elle n'ait été présente que durant un laps de temps relativement bref, soit entre moins 0,9 et moins 1,2 Ma, lors de la formation des biozones MNQ 19 et MNQ 20.

Les deux spécimens mis à notre connaissance, à savoir deux mandibules issues respectivement de la grotte de la Grosse Marguerite et de l'Aven des Trois Pigeons, toutes deux situées dans le Gard, appartiennent à des formes anciennes. L'analyse paléontologique de ces pièces et leur détermination spécifique complètent donc notre connaissance de ces Hyénidés anciens et leur répartition géochronologique en France.

## 1 - Cadre géologique et présentation des sites

La grotte de la Grosse Marguerite et l'aven des Trois Pigeons s'inscrivent tous deux dans le domaine karstique du Languedoc oriental, occupant une position intermédiaire entre le Massif central et les Cévennes, au nord-ouest et à l'ouest, la vallée du Rhône à l'est, et la plaine côtière

Site	Localisation	Chronologie	<i>P. perrieri</i>	<i>P. brevirostris</i>	Référence
Saint-Vallier	Drôme	MNQ17	NR=17 ; NMI=4		Argant 2004
Chagny	Saône-et-Loire	MNQ17	NR=1		Guérin 1980 ; Argant 1991
Sénéze	Haute-Loire	MNQ18	+		Stehlin 1923 ; Boeuf 1997
Blassac	Haute-Loire	MNQ19	NR=3		Beden et Guth 1970 ; Boeuf 1997
Ségries-Le Réservoir	Alpes-de-Haute-Provence	MNQ17	NR=6		Dubar <i>et al.</i> 1978
Cornillet 3	Alpes-de-Haute-Provence	MNQ17	NR=2		Dubar <i>et al.</i> 1978
Le Coupet	Haute-Loire	MNQ18	+		Crégut in Guérin et Patou 1996
Vialette	Haute-Loire	MNQ16a (3,1Ma)	NR=3		Lacombat <i>et al.</i> 2008 ; Guérin 2007
Perrier-Les Etouaires	Puy-de-Dôme	MNQ16b	+		Croizet et Jobert 1828 ; Guérin <i>et al.</i> 2007
Chilhac	Haute-Loire	MNQ17 (2,2Ma)	+		Boeuf 1997 ; Boivin <i>et al.</i> 2010
Sartanette	Gard	MNQ19		+	Bonnet 1980
Ceyssaguet	Haute-Loire	MNQ20-21 (0,9-1,2Ma)		NR=20 ; NMI=5	Tsoukala et Bonifay 2004
Sainzelles	Haute-Loire	MNQ20 (~1Ma)		Holotype	Boule 1893
Vallonnet	Alpes-Maritime	MNQ20 (0,9-1,0Ma)		NR=76	Moullé 1992 ; Moullé et Tréguier 2006
Escoffier	Ardèche	Pléist. inf. et moy.		cf. <i>P. brevirostris</i> NR=1	inédit
Bois-de-Riquet	Hérault	MNQ20-21 (1,1-1,3Ma)		+	Crochet <i>et al.</i> 2009 ; Bourguignon <i>et al.</i> 2015 accepté
Saint-Prest	Eure-et-Loire	MNQ20-21 (0,9-1,2Ma)		NR=2	Guérin <i>et al.</i> 2003

Tableau 1 - Liste des sites français contenant des restes de *Pliocrocota perrieri* et *Pachycrocota brevirostris*.

Table 1 - List of palaeontological french sites including *Pliocrocota perrieri* and *Pachycrocota brevirostris* remains in their bone accumulations.

méditerranéenne au sud (fig. 1). Le contexte structural repose sur un important réseau de failles qui relie le Languedoc aux Alpes du nord. Ce réseau faillé, modelé par la tectonique pyrénéo-alpine est à l'origine d'un important paysage karstique, où les formes exo- et endokarstiques abondent, avec la présence de grands et profonds réseaux souterrains. Ces plateaux calcaires (Urgonien) sont entaillés par un important réseau hydrographique (Ardèche, Cèze, Gardon, Vidourle) dont l'encaissement se traduit par des gorges (Bourdier 1961 ; Debard 1988).

La grotte de la Grosse Marguerite (Aiguèze) s'ouvre en rive droite des gorges de l'Ardèche, en partie médiane de celles-ci, dans un secteur où les falaises sont particulièrement marquées. La grotte fait partie d'un ensemble remarquable d'une quinzaine de cavités sur trois niveaux d'étagement (aven des Arbousiers, aven grotte Bob...) réparties sur une faible superficie ; cette densité reste à expliquer mais est sans nul doute en relation avec la source du Castor sous-jacente. Un grand porche en « trou de serrure » orienté nord-est/sud-ouest donne accès

à un grand réseau étagé (fig. 2). La partie principale du réseau est formée par une galerie d'accès de même orientation que le porche et s'ouvre sur une grande salle très concrétionnée qui se développe en hauteur. La grotte de la Grosse Marguerite n'a jamais fait l'objet d'études géologiques, géomorphologiques ou archéologiques approfondies. Néanmoins, ce site semble être un important gisement protohistorique, ayant livré notamment un imposant corpus céramique et des pendeloques en bronze, déposés à la Cité de la Préhistoire d'Ornac-l'Aven (Ardèche). L'étude de la céramique protohistorique est en cours par J. Vital.

L'aven des Trois Pigeons (Nîmes) s'ouvre à environ 1 km au sud des gorges du Gardon, au fond d'une doline. Il constitue à ce jour la cavité la plus profonde des gorges du Gardon. On accède au réseau horizontal, qui se développe dans un axe nord-ouest/sud-est, par un puits de 20 mètres (fig. 3). La cavité se compose d'une succession de galeries donnant sur deux grandes salles, en particulier la Salle du Trône, marquée par une importante trémie. En dehors de la

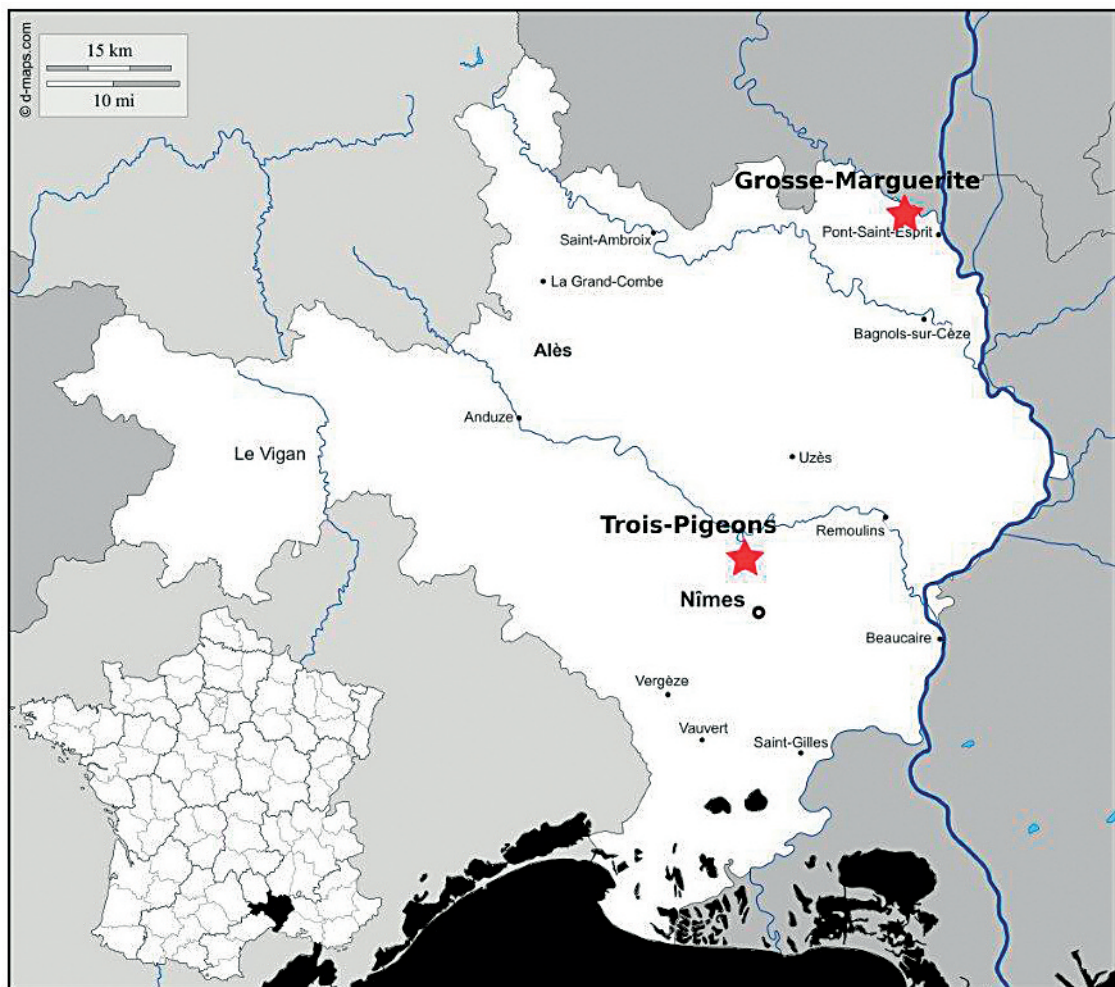


Figure 1 - Localisation des gisements. Carte réalisée à partir de D-maps.com (c).

Figure 1 - Geographical location of sites. Map realized using D-maps.com (c) open-access site.

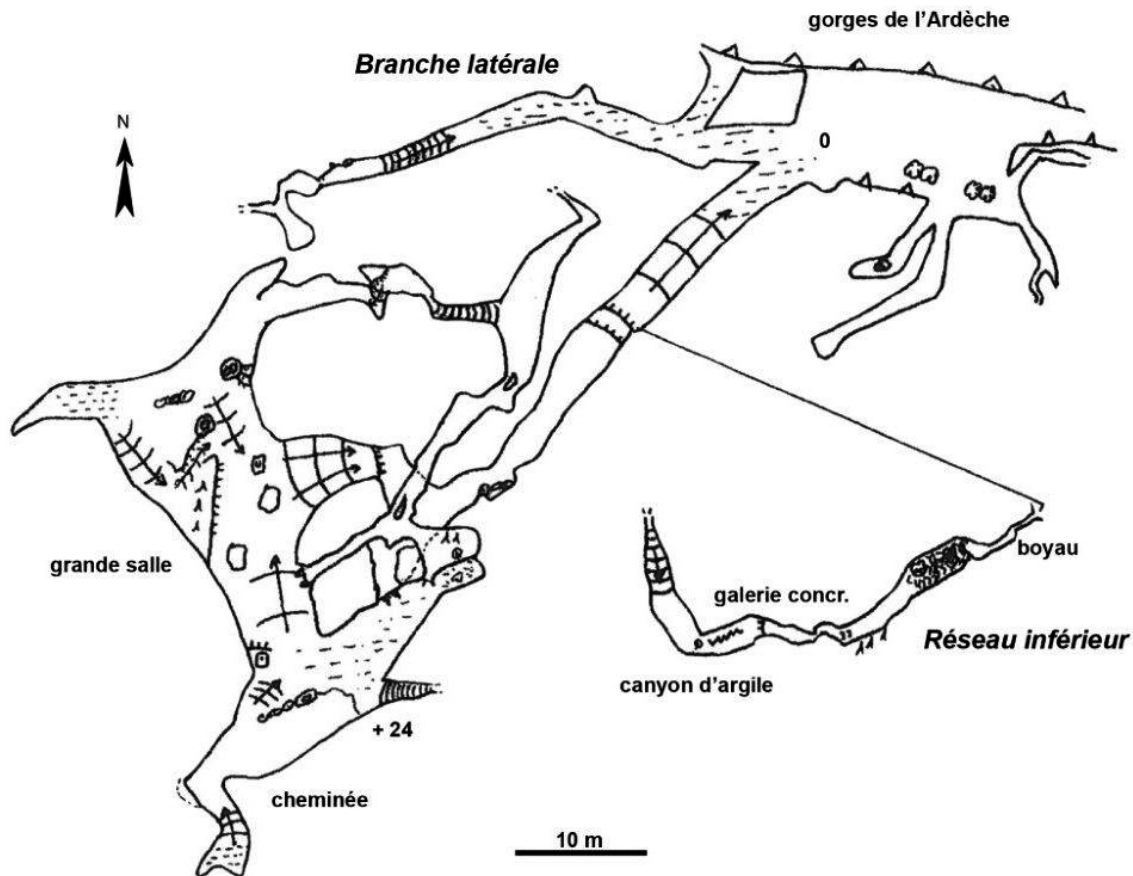


Figure 2 - Topographie en plan de la grotte de la Grosse-Marguerite (Topographie T. Marchand et P. Harlez).

Figure 2 - Topography of Grosse-Marguerite Cave (Topography realized by T. Marchand and P. Harlez).

mandibule d'hyéniidé qui fait l'objet de cette étude, l'aven des Trois Pigeons a fourni peu de matériel paléontologique. Un pisiforme droit de cheval et une vertèbre cervicale d'un carnivore juvénile ont aussi été découverts dans la cavité.

## 2 - Matériel et méthode

Les spécimens de la grotte de la Grosse Marguerite et de l'aven des Trois Pigeons sont décrits morphologiquement. La terminologie ostéologique et odontologique est empruntée à la littérature spécialisée tant vétérinaire (Barone 1979) que paléontologique (Argant 1991, 2004 ; Hillson 2005 ; Testu 2006). La majeure partie des variables ostéométriques et odontométriques retenue pour cette étude se fonde sur les différents protocoles de mesures généralistes (von den Driesch 1976) et spécialisés dans l'étude des carnivores quaternaires (Argant 1991 ; Testu 2006 ; Barycka 2008). Les multiples commentaires issus de la description morphologique et ostéo-odontométrique sont comparés aux différents travaux paléontologiques sur les Hyéniidés quaternaires en vue de préciser l'attribution spécifique. Les principaux travaux utilisés traitent des formes anciennes *Pliocrocota perrieri* (Argant 2004 ; Baryshnikov, Tsoukala 2010) et *Pachycrocota brevirostris* (Moullé 1992 ; Turner,

Antón 1996 ; Turner 2001) et des formes récentes du genre *Crocota* (Bonifay 1971 ; Testu 2006 ; Barycka 2008 ; Fourvel 2012) et *Hyaena* (Bonifay 1971).

## 3 - Analyse paléontologique

La section suivante présente une description détaillée des spécimens de mandibules de la grotte de la Grosse Marguerite et de l'aven des Trois Pigeons. L'ensemble des valeurs ostéométriques et odontométriques obtenues est figuré dans le tableau 2.

### 3.1 - Le spécimen de la grotte de la Grosse Marguerite

Ce spécimen correspond à une portion de mandibule gauche découverte par Daniel Hussenot (Groupe Spéléologique de la Basse Ardèche) ; elle a été retrouvée récemment au sein d'un ensemble céramique protohistorique, déposé en 2003 à la Cité de la Préhistoire d'Ornac-l'Aven (Ardèche). Bien que ne bénéficiant d'aucune information contextuelle, cet élément ne peut être qu'indéniablement attribué à une phase ancienne du Pléistocène.

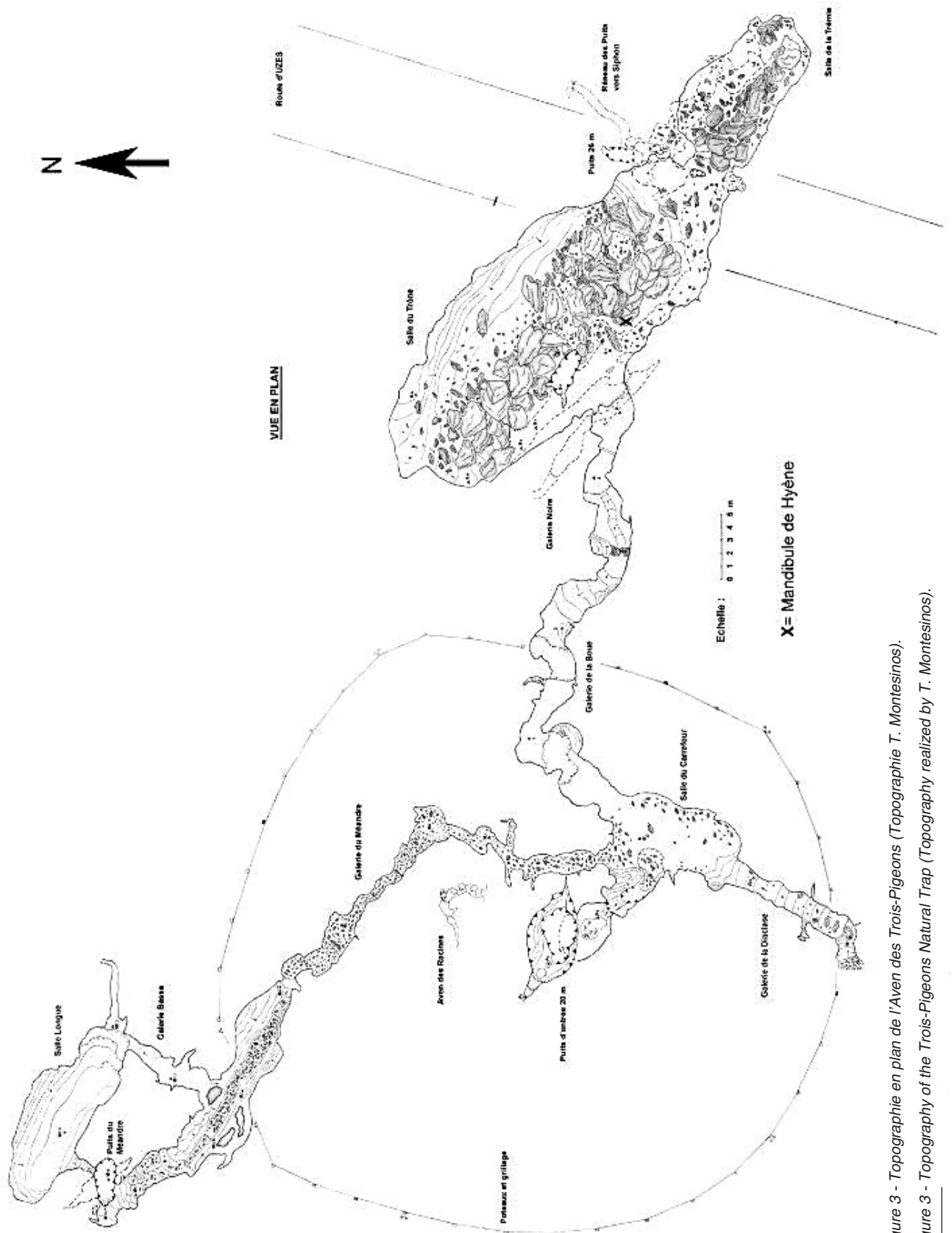


Figure 3 - Topographie en plan de l'Aven des Trois-Pigeons (Topographie T. Montesinos).

Figure 3 - Topography of the Trois-Pigeons Natural Trap (Topography realized by T. Montesinos).



Site	GM	3P	Sainzelles	Incarcal	Untermassfeld	Petralona	Artenac C10	Salomé
Espèce	n° 92,01	sans num	Pb	Pb	Pb	Pp	Ccs	Ccs
L jug.	89,5	93	100	96,1	91,7-94,0	83,7-85,0	82,0-88,0	87,8
L p	-	66,2	-	-	-	-	54,0-60,0	57,2
L c ant-m1	113,3	129	-	-	-	114,3-116,1	-	116
L c post-m1	94,4	108	-	-	-	-	-	99,6
H p2-p3	-	51,2	58	-	-	-	-	40
H p4-m1	51,8	56	71	55,6	-	-	32,0-45,0	47,3
H sous m1	-	57,4	-	-	-	-	39,5-50,0	53,5
H arr m1	57	59,3	64	-	48,7-53,8	-	-	57,2
L diast	6,2	15	10	-	-	-	-	9,9
Ep p2	23,8	27	-	-	-	-	-	21
Ep p3	22,8	26	-	-	22,4-26,5	-	-	21
Ep m1	20,3	18,5	-	-	-	-	-	16
Ep max	-	-	25	27,2	-	-	-	-
c DVL	-14,6	17	-	-	17,0-17,8	13,2-13,6	12,0-14,5	-
c DMD	-20,9	20,3	24	-	22,3-22,5	18,1-18,4	14,0-17,0	-
p2 DVL	11,9*	13,8	14,5	12,2	13,0-13,6	11,8-12,4	9,7-12,0	11
p2 DMD	16,2*	19	19,1	18,3	18,4-19,3	16,7-17,7	14,0-17,0	15
p3 DVL	17,1	18,2	19	17,6	17,6-18,0	14,6-16,0	14,0-17,0	16
p3 DMD	23,4	26	26	26,3	22,5-24,0	22,0-23,7	20,0-23,0	22
p4 DVL	16,7	-	17	16,1	15,7-17,4	14,5-15,1	13,0-15,3	14,7
p4 DMD	26,2	25,0*	28	27,1	26,4-28,0	23,8-24,5	21,0-24,0	23,2
m1 DVL	14,5	-14	15	15,2	14,5-15,9	12,8-13,3	11,0-14,3	13,6
m1 DMD	27,3	28	30	27,7	29,2-32,9	24,0-25,5	27,0-35,3	32,9
m1 para	13,8	13,2	-	-	-	-	14,0-17,4	15
m1 proto	11,6	-	-	-	-	-	11,0-15,0	11,8
m1 trig	23,6	-	25,5	23,8	23,8-26,8	20,1-20,8	24,0-29,0	27,9
Référence	1	1	2	3	4	5	6	7

Tableau 2 - Ostéométrie comparée des mandibules de la Grosse-Marguerite (GM) et des Trois-Pigeons (3P). Mesures en millimètres. (x) mesure approximative. \* mesure alvéolaire. Référence : 1- Cette étude ; 2- Boule 1893 ; 3- Galobart et al. 2003 ; 4- Turner 2001 ; 5- Baryshnikov & Tsoukala 2010 ; 6- Fourvel 2012 ; 7- Fourvel, Philippe, Lateur, en cours.

Liste des abréviations employées : ant= Antérieur ; arr= A l'arrière de ; c= Canine inférieure ; Ccs= *Crocota crocuta spelaea* ; dext= Droite ; diast= Diastème ; DMD= Diamètre mésio-distal ; DVL= Diamètre vestibulo-lingual ; Ep= Epaisseur ; H= Hauteur jug= Série jugale ; L= Longueur ; m= Molaire inférieure ; m1= Première molaire inférieure ; max= Maximum ; post= Postérieur ; p= Prémolaire inférieure ; p2= Deuxième prémolaire inférieure ; p3= Troisième prémolaire inférieure ; p4= Quatrième prémolaire inférieure ; para= Paraconide ; Pb= *Pachyrocota brevirostris* ; Pp= *Pliocrocota perrieri* ; proto= Protoconide ; sin= Gauche ; trig= Trigonide

Table 2 - Osteometry of Grosse-Marguerite (3M) and Trois-Pigeons (3P) mandibles. Measurements in millimeters. (x) estimated measures. \* Alveolar measrues. References: 1- This study; 2- Boule 1893; 3- Galobart et al. 2003; 4- Turner 2001; 5- Baryshnikov & Tsoukala 2010; 6- Fourvel 2012; 7- Fourvel, Philippe, Lateur, in progress.

Cette mandibule présente toutes les caractéristiques propres aux Hyénidés : une denture réduite et spécialisée, des prémolaires robustes et coniques (fig. 4). Plus précisément, il s'agit d'une portion de branche horizontale presque entièrement recouverte d'une fine couche d'argile rouge concrétionnée qui porte encore la troisième prémolaire, la quatrième prémolaire et la carnassière (la première molaire). Le niveau d'usure des dents jugales indique un individu adulte de stade 4 à 5 (*sensu* Brugal, Fosse, Guadelli 1997).

Le corps mandibulaire est globalement robuste (épaisseur comprise entre 20,3 mm et 23,8 mm) et haut (hauteur comprise entre 51,8 mm, entre la p4 et la m1, et 57 mm à l'arrière de la carnassière). La faible variation de hauteur du corps donne l'impression générale que les bords supérieur

et inférieur sont parallèles. La symphyse mandibulaire, observable en face linguale au niveau de la canine, est de forme ovalaire et relativement haute (environ 50 mm). En vue vestibulaire, le foramen mentonnier, situé à mi-hauteur du corps mandibulaire, sous la deuxième prémolaire, est de grande taille et présente une morphologie globalement circulaire ; cependant le dépôt de concrétion limite la description de cette zone. À l'arrière de la branche horizontale, toujours en vue vestibulaire, on observe le départ de la fosse massétérique. La fosse est marquée et profonde suggérant une puissante insertion musculaire. Elle débute non pas sous la carnassière mais en arrière de celle-ci. La branche horizontale est fracturée en arrière de la carnassière, à hauteur du départ de la fosse massétérique. La branche verticale, manquante, ne peut être décrite.

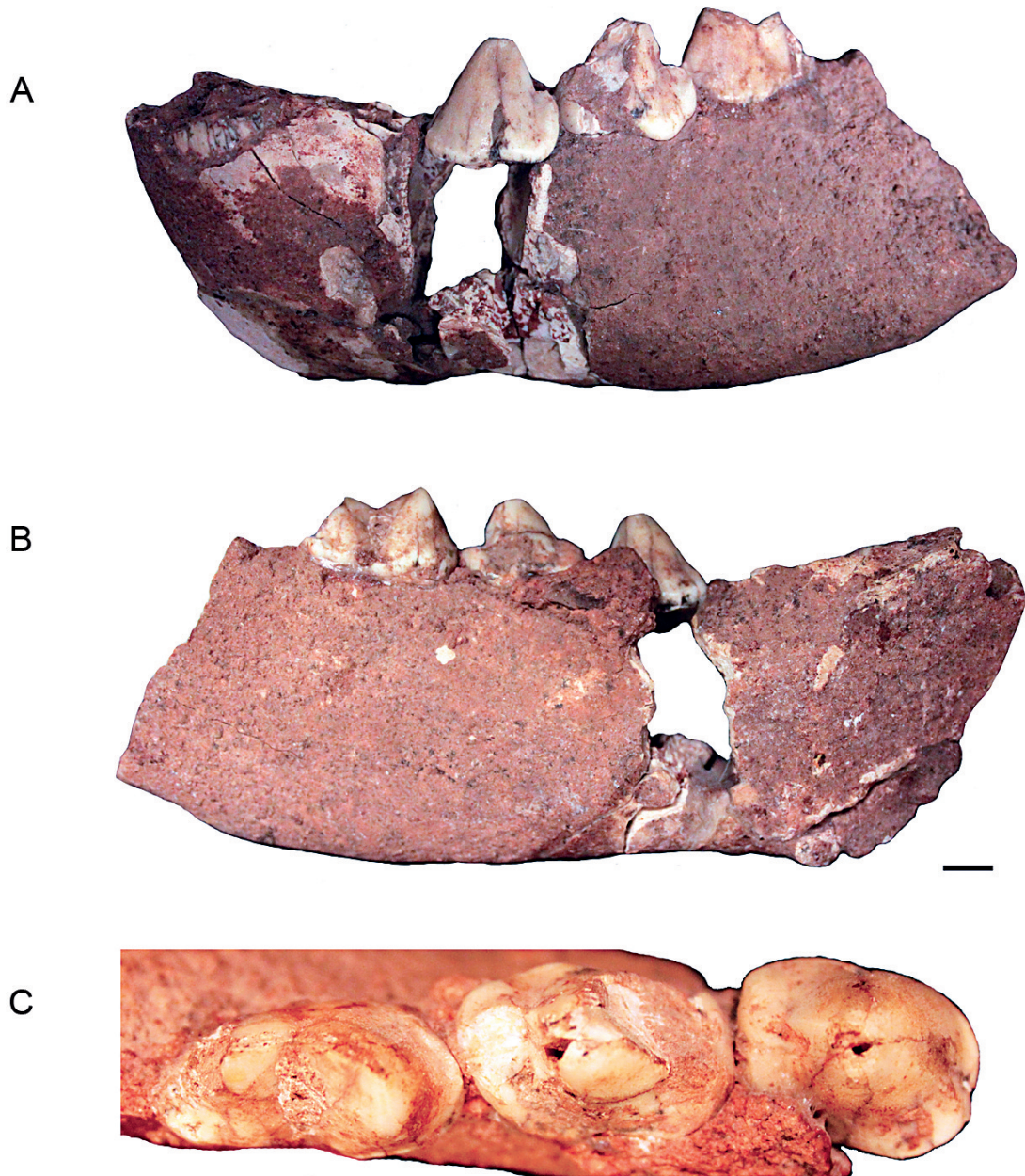


Figure 4 - Mandibule de la Grosse-Marguerite. A= vue vestibulaire ; B= vue linguale ; C= détail sur la vue occlusale. Echelle 10 mm. Photographies J.-B. Fourvel.

Figure 4 - Mandible from Grosse-Marguerite Cave. A= vestibular view; B= lingual view; C= detailed occlusal view. Scale 10 mm. Pictures J.-B. Fourvel.

Le spécimen porte encore trois dents jugales (partiellement) complètes ainsi que la base de la canine incluse dans son alvéole. La canine, fragmentée à la base de la couronne, autorise une brève description. Cette dent présente une section circulaire. Elle apparaît, en vue occlusale, nettement plus large que la seconde prémolaire (observable à partir des alvéoles) et presque aussi large que la troisième prémolaire ; les valeurs odontométriques semblent soutenir ce fait (tabl. 2). La deuxième prémolaire

n'a pas été conservée. Seules les racines de la dent sont encore incluses dans le corps mandibulaire et montrent que cette dent est bien bi-radiculée avec la racine mésiale plus large que la racine distale. La troisième prémolaire est tout à fait typique des Hyénidés : c'est une dent robuste et haute de forme globalement conique (adaptée à la fracturation de matières dures, osseuses). Le protoconide, haut et large, couvre la majeure partie de la surface de la dent. Il est flanqué d'un denticule postérieur relativement saillant. La base

de la couronne est marquée en vue vestibulaire par un léger cingulum conférant à la dent une base relativement rectiligne, contrairement au genre *Crocota* chez lequel on note systématiquement une base de couronne d'aspect plus sinueux. Ce cingulum se poursuit sur la face linguale de la dent. En vue occlusale, on observe qu'une arête traverse la dent dans l'axe de la longueur. Bien que visible, cette arête n'est pas aussi saillante que celle que l'on peut observer sur les troisièmes prémolaires inférieures du genre *Crocota* (Fourvel 2012). La quatrième prémolaire est une dent tricuspidée composée d'un fort protoconide flanqué antérieurement d'un paraconide bien développé, couvrant presque un tiers de la longueur de la dent. Ce paraconide, bien que présent chez *Crocota*, est malgré tout nettement moins développé et puissant (Fourvel 2012). Le protoconide repose sur un denticule postérieur (hypoconide) bien développé. La dent ne présente de cingulum proéminent ni en face linguale, ni en face vestibulaire. La première molaire est partiellement complète. La moitié postérieure du protoconide est manquante. La dent est globalement courte et massive contrairement à la carnassière de *Crocota* proportionnellement plus longue et comprimée transversalement. Le paraconide est relativement haut et dépasse la hauteur maximale atteinte par la quatrième prémolaire. Le talonide est conservé de façon partielle, et s'il est présent, il ne semble pas pour autant très proéminent comme on pourrait l'observer chez *Hyaena*.

### 3.2 - Le spécimen de l'aven des Trois Pigeons

Ce spécimen correspond à une portion de mandibule gauche découverte en 2013 par Guillaume Grondin et Thierry Montesinos (Association spéléologique nîmoise) dans la salle du Trône, au cours d'une exploration d'étude. Il reposait dans un niveau argileux collant de couleur marron clair, banquette sédimentaire résiduelle située en hauteur en paroi gauche. Les premiers clichés mis à notre disposition nous ont permis d'établir un premier rapprochement avec un carnivore de la famille des Hyénidés. Le matériel est actuellement conservé au dépôt archéologique de Saint-Césaire (Nîmes).

Cette portion de mandibule gauche porte encore la canine, la deuxième prémolaire inférieure, la troisième prémolaire et la première molaire (fig. 5). Le niveau d'usure des dents jugales rapporte cet élément à un individu adulte de stade 4 (*sensu* Brugal, Fosse, Guadelli 1997).

La branche horizontale du corps mandibulaire présente les mêmes spécificités que la mandibule de la Grosse Marguerite. Les bords supérieur et inférieur sont globalement sub-parallèles. La branche est haute (avec une hauteur variant de 51,2 mm entre la p2 et la p3 jusqu'à 59,3 mm à l'arrière de la m1) et épaisse (variant de 18,5 mm au niveau de m1 et 27 mm à hauteur de la p2). En vue linguale, malgré la fragmentation partielle de la partie antérieure de la mandibule, on remarque une symphyse haute et large comme c'est le cas sur le spécimen de la Grosse Marguerite. En vue vestibulaire, on observe à mi-hauteur du corps et directement sous la p2, un foramen mentonnier de morphologie circulaire et de très forte taille. La branche horizontale aboutit postérieurement sur la fosse

massétérique. Cette dernière est fortement marquée et profonde. Tout comme sur le spécimen de la Grosse Marguerite, elle débute très nettement en arrière de la carnassière. La branche montante n'a pas été conservée.

Parmi les dents, seules la canine, les deuxième et troisième prémolaires et la première molaire ont été conservées. La canine est puissante, de section globalement circulaire. La couronne est relativement haute malgré la fragmentation de la pointe de la dent. En vue linguale, on observe que la facette d'usure, dissociée du reste de la couronne par deux arêtes marquées, est assez courte (12 mm de surface active à la base de la couronne entre les arêtes). La racine est longue et massive, de forme ovale et d'aspect presque globulaire. La deuxième prémolaire est une dent bi-radiculée à couronne longue et large. Celle-ci est composée d'un fort protoconide couvrant la majeure partie de la dent et flanqué postérieurement d'un important denticule. Cette dent se distingue de la deuxième prémolaire inférieure du genre *Crocota* par l'absence de denticule antérieur récurrent chez ce dernier. La dent est traversée antéro-postérieurement par une arête saillante. En vue linguale, la base de la couronne est bordée par un cingulum marqué. La troisième prémolaire est similaire à celle du spécimen de la Grosse Marguerite. Le protoconide haut et couvrant est bordé d'un denticule postérieur important. Cette dent se distingue néanmoins de celle de la Grosse Marguerite par une légère concavité visible, en vue vestibulaire, à la base de la couronne directement sous la pointe du protoconide. La quatrième prémolaire n'a pas été conservée. En ce qui concerne la première molaire, si la longueur totale est bien conservée, le protoconide n'a pas résisté. Malgré tout, on observe que la carnassière est à la fois courte et large. À l'arrière du protoconide, la dent présente un talonide marqué mais court ce qui, tout comme à la Grosse Marguerite, distingue cette pièce du genre *Hyaena*.

## 4 - Attribution spécifique

Morphologiquement, les deux mandibules étudiées se distinguent du genre *Crocota*. En effet, chez l'hyène tachetée (et ce que ce soit la forme pléistocène ou son représentant moderne) le corps mandibulaire est nettement différent. Les bords supérieurs et inférieurs du corps ne sont pas parallèles : la branche horizontale est relativement basse à hauteur du diastème et de la p2, s'ensuit un élargissement progressif de la hauteur du corps jusqu'à son paroxysme sous la m1. Au Réseau Salomé (Vallon-Pont-d'Arc, Ardèche ; inédit), la mandibule complète d'une hyène des cavernes adulte accuse une différence de plus de 15 mm entre la p2 et l'arrière de la m1 (tabl. 2). En outre, le foramen mentonnier est de forme globalement ovale et de plus faible taille. La fosse massétérique, quant à elle, naît sous le protoconide de la m1 voire dans les cas extrêmes sous le talonide mais jamais en arrière de la carnassière. Les jugales sont aussi très différentes : chez *Crocota* la canine est moins puissante, la p2 est composée de trois denticules, le denticule antérieure de la p4 est faiblement développé, la m1 très sécante est à la fois longue et comprimée transversalement.

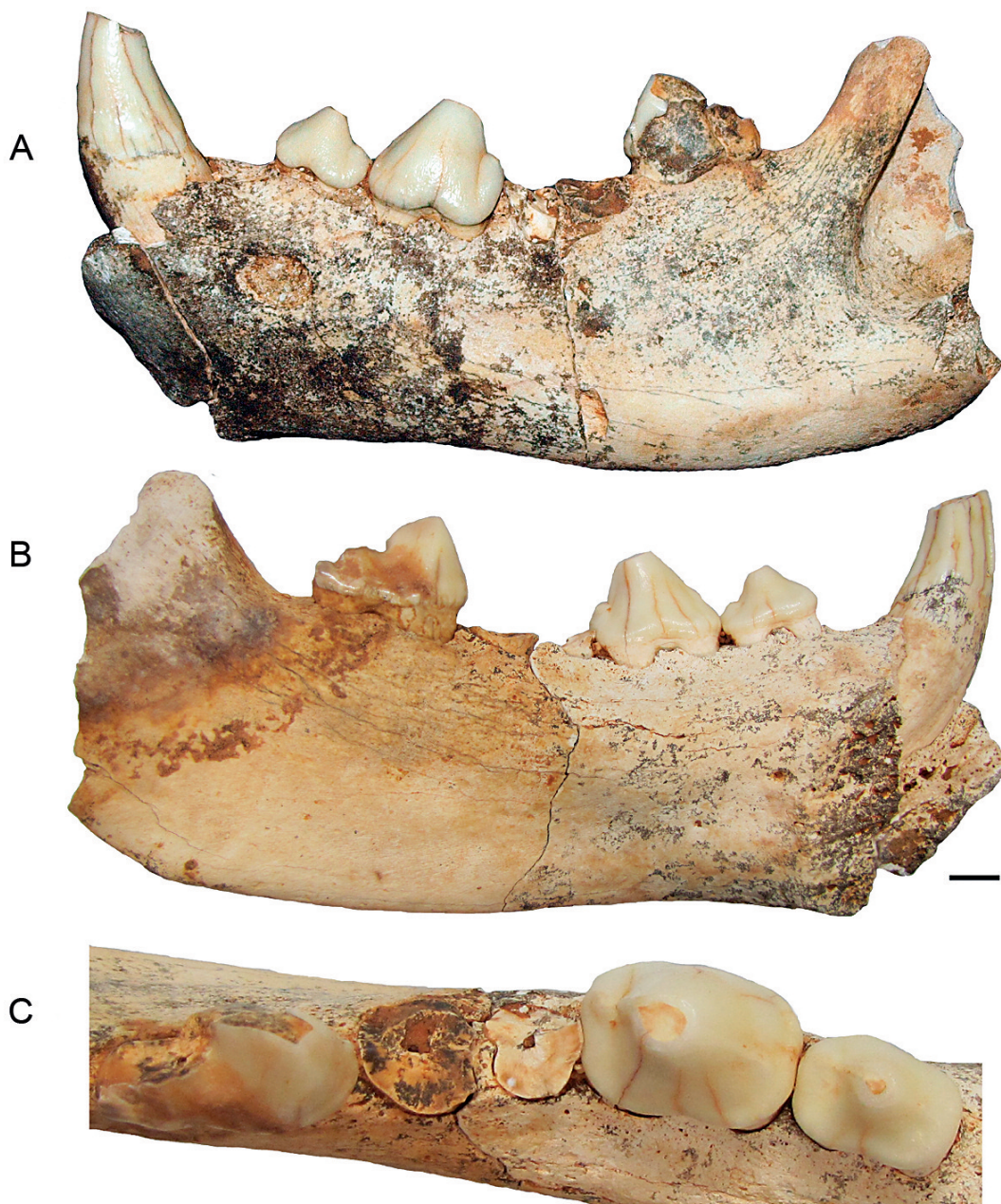


Figure 5 - Mandibule de l'Aven des Trois-Pigeons. A= vue vestibulaire ; B= vue linguale ; C= détail sur la vue occlusale. Echelle 10 mm. Photographies N. Lateur.

Figure 5 - Mandible from Trois-Pigeons Natural Trap. A= vestibular view; B= lingual view; C= detailed occlusal view. Scale 10 mm. Pictures N. Lateur.

*Pliocrocuta perrieri* ainsi que *Hyaena prisca* (ou son représentant moderne *Hyaena hyaena*) sont morphologiquement plus proches des pièces étudiées. Le corps mandibulaire dispose de bords supérieur et inférieur parallèles. La fosse massétérique se développe en arrière de la m1. Sur la p2, le denticule antérieur est soit absent, soit très faiblement développé. Le foramen mentonnier est d'assez petite taille. La p3 présente un faible denticule antérieur absent sur nos

spécimens. L'ensemble des prémolaires a d'importants reliefs (cuspidés accessoires) et des cingulums développés bien visibles en vue linguale. La carnassière présente systématiquement un talonide fortement développé et le protoconide est toujours flanqué d'un puissant et haut métaconide. Bonifay (1971) recense bien tous ces critères sur le matériel des grottes de l'Escale et de Lunel-Viel. L'un de nous (JBF) a personnellement observé ces

caractéristiques sur des échantillons d'hyènes rayées actuels *H. hyaena* (collection MNHN). Par ailleurs, l'hyène rayée des phases anciennes (*P. perrieri*) ou des phases récentes (*H. prisca* et *H. hyaena*) est globalement plus petite et gracie que les autres Hyéniidés (tabl. 2 ; fig. 6). Si le spécimen de la Grosse Marguerite peut intégrer le champ de variation enregistré sur la *Pliocrocute* de Petralona, il ne répond en rien aux critères morphologiques. Quant au spécimen des Trois-Pigeons, il se distingue de *Pliocrocute* par sa morphologie et ses dimensions plus importantes.

Dans sa description de l'holotype de Sainzelles, Boule (1893) insiste sur la différence de taille des dents de l'*Hyaena brevirostris* qui sont plus fortes que celles des autres hyènes. Sur la mandibule de Sainzelles, les

denticules antérieurs des deuxième et troisième prémolaires sont réduits voire inexistants comme le note bien Boule. On observe sur la planche, le plus fort développement du paraconide de la p4 (Boule 1893 - planche 1, figure 1 et 3). Boule souligne l'absence de métaconide à l'arrière du protoconide de la m1 et l'aspect trapue de cette dent («*Elle est beaucoup moins allongée que dans l'Hyène tachetée ; elle est aussi plus trapue*» Boule 1893 - p. 92). À partir de la planche 1, on observe une morphologie du corps mandibulaire comparable aux deux pièces étudiées avec des bords supérieur et inférieur sub-parallèles et un bord inférieur relativement rectiligne, un important foramen mentonnier et une fosse massétérique profonde nettement développée en arrière de la m1.

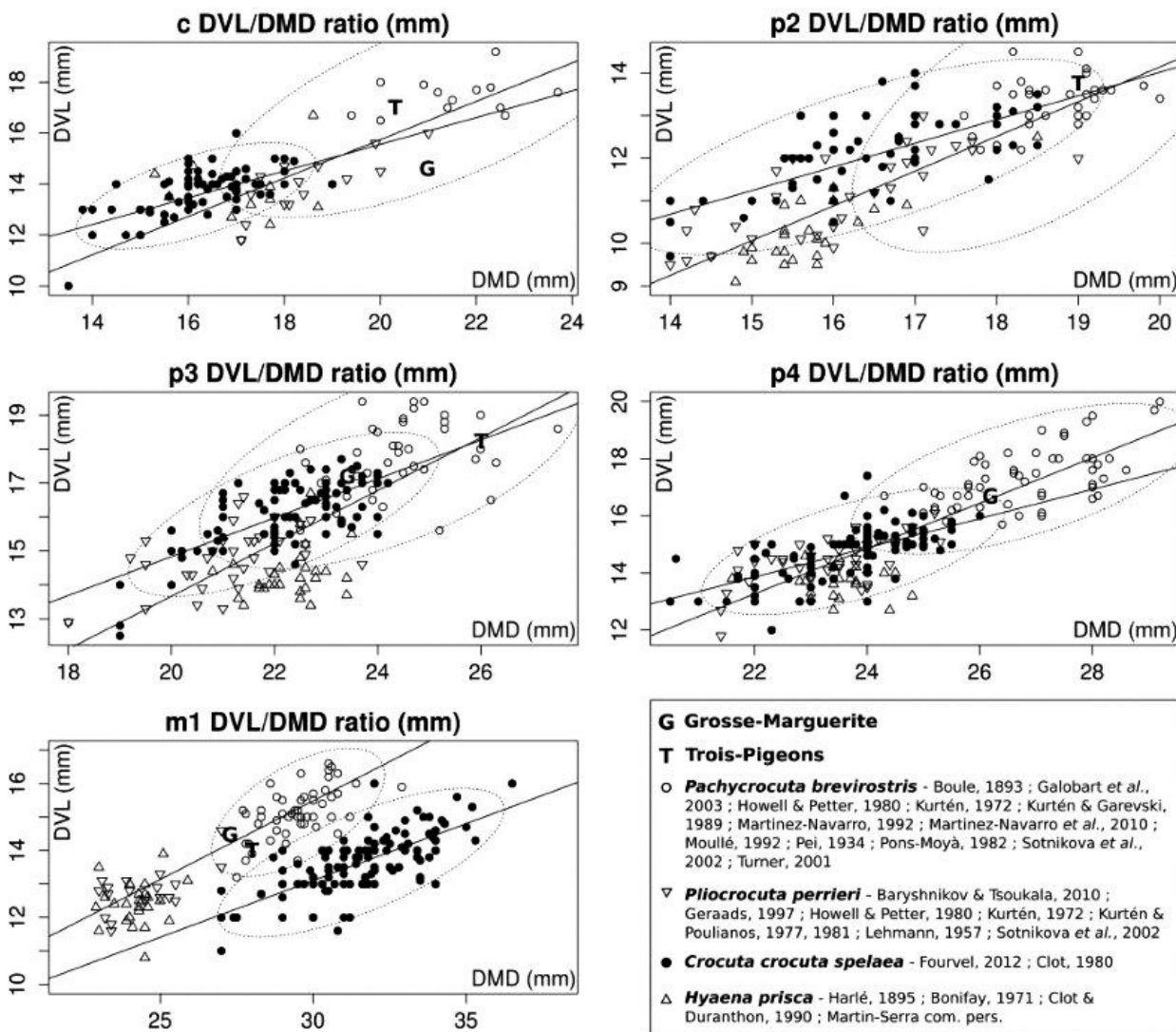


Figure 6 - Rapport bivarié des longueurs (DMD) et largeurs (DVL) des dents jugales (c, p2, p3, p4, m1). Ellipse de confiance à 95 %. Mesures en millimètres.

Figure 6 - Bivariate plot of raw teeth (c, p2, p3, p4, m1) length (DMD) / width (DVL) ratio. Confidence ellipses 95%. Measurements in millimeters.

Dans son étude de la faune du Vallonet, Moullé (1992) décrit différents spécimens de *P. brevirostris* pour lesquels il note que la mandibule est massive à bord inférieur droit. Si l'individu décrit par Moullé est juvénile, il n'en reste pas moins qu'il présente des hauteurs de corps mandibulaire (52 à 55 mm) et épaisseur maximale (23 mm) tout à fait comparables à la Grosse Marguerite et aux Trois Pigeons. Il note l'absence de denticule antérieur sur la p3, et la p4 porte un denticule antérieur ainsi qu'un postérieur bien développés décrits comme «tranchant». Les m1 du Vallonet sont similaires aux pièces étudiées, à la fois courtes et larges avec talonide présent (sans atteindre le même développement que chez *Hyaena* et *Pliocrocuta*) et l'absence de métaconide.

À Untermassfeld, Turner (2001) observe sur les p2 la présence régulière d'un faible denticule antérieur. La p3 est caractérisée par un protoconide haut et un denticule postérieur fortement développé. Sur la p4, comme au Vallonet, à la Grosse Marguerite ou aux Trois Pigeons, Turner mentionne bien la présence d'un paraconide très marqué suivi d'un fort protoconide flanqué d'un denticule postérieur proéminent. La m1 présente un talonide important mais aucun métaconide n'a pu être observé avec certitude. Les figures et planches présentent de nombreuses similitudes avec les pièces décrites ici : foramen mentonnier important, bords sub-parallèles et fosse massétérique profonde en arrière de la m1 (Turner 2001 - figure 4a-b p. 684, figure 4c p. 685, planche 124). D'un point de vue métrique, les spécimens d'Untermassfeld s'accordent tout à fait avec le matériel présenté dans cet article (tabl. 2)

Les spécimens étudiés répondent donc tout à fait aux descriptions de *Pachycrocuta brevirostris*. Par ailleurs, les valeurs morphométriques intègrent le champ de variation de cette espèce. Enfin, les projections bivariées des rapports de longueur et largeur des différentes dents jugales placent systématiquement les pièces de la grotte de la Grosse Marguerite et de l'aven des Trois Pigeons parmi les Hyénidés de grande taille et plus spécifiquement parmi les différentes populations de *P. brevirostris* (fig. 6). Ainsi, sur la base de caractéristiques morphologiques et métriques nous pouvons attribuer ces deux pièces du Gard à l'espèce *Pachycrocuta brevirostris* (Aymard, 1846).

## Conclusion

L'attribution spécifique des spécimens de la Grosse Marguerite et des Trois Pigeons a aussi des implications d'ordre biochronologique et permet de souligner l'ancienneté des dépôts. Malgré les nombreux travaux portant sur les Hyénidés anciens et plus particulièrement *Pachycrocuta brevirostris*, l'espèce reste relativement rare en Europe et plus encore en France. Une rapide synthèse des gisements ayant livré des vestiges paléontologiques atteste de cette rareté ainsi que de la courte fenêtre chronologique au cours de laquelle le carnivore semble s'être développé dans nos régions. Cette fenêtre s'ouvrirait il y a environ un million d'années (situation des biozones MNQ19 et MNQ20).

Si *Pachycrocuta brevirostris* avait déjà été mentionnée dans le Gard (Sartanette in Bonnet 1980), la présente étude est la première à décrire clairement le matériel paléontologique et à attester de la reconnaissance de l'espèce dans le département. Les deux spécimens que nous avons pu étudier nous éclairent donc un peu plus sur la présence de l'espèce en France. La description morphologique ne laisse aucun doute quant à l'attribution de ces pièces à l'hyène géante et permet de souligner les caractères suivants :

- branche horizontale haute et épaisse avec bords supérieur et inférieur sub-parallèles ;
- symphyse haute et couvrante et grand foramen mentonnier circulaire à mi-hauteur du corps sous la p2 ;
- fosse massétérique marquée se développant en arrière de la m1 ;
- morphologie des dents jugales globalement « crocutaïde » ;
- p2 et p3 puissantes avec des reliefs estompés (absence de denticule antérieur) ;
- portion sécante de la p4 amplifiée par le fort développement du paraconide ;
- m1 courte et large avec talonide plus ou moins développé.

En outre, ces vestiges nous permettent aussi de souligner la variabilité morphométrique de l'espèce avec un individu de grande taille (comparable aux échantillons d'Untermassfeld en Allemagne et d'Incarcal en Espagne) et l'autre sensiblement plus proche des plus grandes hyènes des cavernes du Pléistocène supérieur. Le cas de l'aven des Trois Pigeons est d'autant plus intéressant que la collecte récente de ce matériel lors d'une excursion spéléologique laisse entrevoir toutes les potentialités de ce gisement. Les recherches à venir pourront peut-être permettre d'augmenter l'échantillon et de préciser la position chronologique de ce spécimen.

## Remerciements

Les auteurs tiennent à remercier sincèrement Guillaume Grondin et Thierry Montesinos, spéléologues de l'association spéléologique nîmoise, à l'origine de la découverte de l'hyène des Trois Pigeons, ainsi que Philippe Galant (Service régional de l'archéologie Languedoc-Roussillon) pour la confiance qu'ils nous ont témoignée pour l'étude de ce matériel et les informations qu'ils ont mises à notre disposition. Nous remercions aussi Thierry Marchand et Joël Vital pour tous les renseignements qu'ils nous ont fournis concernant la grotte de la Grosse Marguerite. Nous tenons à adresser nos plus sincères remerciements à l'ensemble de l'équipe de la Cité de la Préhistoire d'Orgnac-l'Aven sans laquelle ce travail n'aurait pu voir le jour. Nous remercions Patricia Guillermin, conservatrice de la Cité de la Préhistoire, et Robin Furestier, responsable des collections et de la recherche, pour nous avoir grandement facilité l'accès aux collections, et Sonia Stocchetti, chargée de mission, pour sa participation aux recherches documentaires. Nous souhaitons remercier chaleureusement Michel Philippe pour sa confiance, son étroite collaboration et les nombreux

échanges et discussions que nous avons eues sur les Carnivores dans le sud-est de la France, ainsi que pour nous avoir permis d'utiliser à titre de comparaison le matériel ostéologique issu des fouilles qu'il a menées au Réseau Salomé (Ardèche). Enfin, nous remercions sincèrement Lars Werdelin pour les différents échanges que nous avons eus sur la phylogénie des Hyénidés et qui ont largement contribué à l'élaboration du présent travail. Les auteurs adressent leurs remerciements aux rapporteurs, Madame Françoise Delpech et Monsieur Jean-François Tournepiche, pour leurs commentaires constructifs.

## Références bibliographiques

ARGANT A. 1991 - Carnivores quaternaires de Bourgogne. *Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon* 115 : 1-301.

ARGANT A. 2004 - Les Carnivores du gisement Pliocène final de Saint-Vallier (Drôme, France). *Geobios* 37 : 133-182.

ARRIBAS A., GARRIDO G. 2008 – Hiénidos (*Pachycrocuta brevirostris* (Aymard, 1846) y *Hyaena brunnea* (Thunberg, 1820)) del yacimiento de Fonelas P-1 (Cuenca de Gaudix, Ganada) In : A. ARRIBAS (Eds.), *Vertebrados del Plioceno superior terminal en el suroeste de Europa : Fonelas P-1 y el Proyecto Fonelas* : 201-230.

BARONE R. 1979 - *Anatomie Comparée des mammifères domestiques*. Tome 1 : Ostéologie. Edition Vigot, Paris : 800 p.

BARYCKA E. 2008 - *Middle and late Pleistocene Felidae and Hyaenidae of Poland*. Fauna Poloniae, New Series, 2, Warszawska Dzukarnia Naukowa, Warszawa, 228 p.

BARYSHNIKOV G., TSOUKALA E. 2010 - New analysis of the Pleistocene carnivores from Petralona Cave (Macedonia, Greece) based on the Collection of the Thessaloniki Aristotle University. *Geobios* 43(4) : 389-402.

BEDEN M., GUTH C. 1970 - Un nouveau gisement de vertébrés du Villafranchien de la vallée de l'Allier. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, Série D., t. 271 : 168-171

BOEUF O. 1997 - A propos de Chilnac, Senèze, Blassac-la-Girondie (Haute-Loire), gisements du Pliocène terminal, leur intérêt biochronologique. In : J.-P. AGUILAR, S. LEGENDRE, J. MICHAUX (Eds.), *Actes du Congrès Biochron'97, Mémoires et Travaux E.P.H.E. Inst. Montpellier*, 21 : 661-668

BOIVIN P., BARBET P., BOEUF O., DEVOUARD B., BESSON J.-C., HÉNOT J.-M., DEVIDAL J.-L., CONSTANTIN C., CHARLES L. 2010 - Geological setting of Lower Pleistocene fossil deposits of Chilnac (Haute-Loire). *Quaternary International* 223- 224 : 107-115

BONIFAY M.-F. 1971 - Carnivores Quaternaires du Sud-Est de la France. *Mémoire du Muséum National d'Histoire naturelle*, Vol. 21/2 : 377p.

BONNET A. 1980 - Le gisement à faune à Machairodus de la Sartanette (Remoulins, Gard); Nouveau repère biostratigraphique antémindélien; In : J. CHALINE (dir.) *Problèmes de stratigraphie quaternaire en France et dans les pays limitrophes*. Supplément au Bulletin de l'A.F.E.Q. (n.s.1) : 348-350.

BOULE M. 1893 - Description de l'*Hyaena brevirostris* du Pliocène de Sainzelles près le Puy (Haute-Loire). *Annales des Sciences Naturelles Série 8, Zoologie*(15) : 85-97.

BOURDIER F. 1961, *Le bassin du Rhône au Quaternaire, Géologie et Préhistoire*, éd. du C.N.R.S., Paris, 2 tomes, 658 p.

BOURGUIGNON L., CROCHET J.-Y., CAPDEVILA R., IVORRA J., ANTOINE P.-O., AGUSTI J., BARSKY D., BLAIN H.-A., BOULBES N., BRUXELLES L., CLAUDE J., COCHARD D., FILOUX A., FIRMAT C., LOZANO-FERNÁNDEZ I., MAGNIEZ P., PELLETIER M., RIOS-GARAZAR J., TESTU A., VALENSI P., DE WEYER L. 2015 - Bois-de-Riquet (Lézignan-la-Cèbe, Hérault) : a late Early Pleistocene archeological occurrence in southern France. *Quaternary international* Accepté.

BRUGAL J.-P., FOSSE P., GUADELLI J.-L. 1997 - Comparative study of bone assemblages made by recent and pleistocene hyenids. In : L. A. HANNUS, L. ROSSUM, R. P. WINHAM (ed.) *Proceedings of the bone modification conference, 1993*, Hot Springs, South Dakota : 158-197.

CARDOSO J. L. 1996 - Les grands mammifères du Pléistocène supérieur du Portugal. Essai de Synthèse. *Geobios* 29(2): 235-250.

CLOT A. 1980 - *La grotte de la Carrière (Gerde, Haute-Pyrénées, France)*. *Stratigraphie et Paléontologie des Carnivores*. Université Paul Sabatier, Toulouse : 239 p.

CLOT A., DURANTHON F. 1990 - *Les mammifères fossiles du Quaternaire dans les Pyrénées*. Toulouse : 159 p.

CROCHET J.-Y., WELCOMME J.-L., IVORRA J., RUFFET G., BOULBES N., CAPDEVILA R., CLAUDE J. FIRMAT C., MÉTAIS G., MICHAUX J., PICKFORD M. 2009 - Une nouvelle faune de vertébrés continentaux, associée à des artefacts dans le Pléistocène inférieur de l'Hérault (Sud de la France), vers 1,57 Ma. *Comptes Rendus Palevol* 8(8) : 725-736.

CROIZET l'Abbé, JOBERT A. 1828 - *Recherches sur les ossements fossiles du département du Puy-de-Dôme*. Chez les principaux libraires. Paris : 224.

DEBARD E. 1988 - *Le Quaternaire du Bas-Vivarais d'après l'étude de remplissages d'ovens, de porches de grottes et d'abris sous roches*. *Dynamique sédimentaire, paléoclimatologie et chronologie*, Documents du Laboratoire de Géologie de Lyon, 103, 317 p.

DISCAMPES E. 2011 - *Hommes et hyènes face aux recompositions des communautés d'Ongulés (MIS 5-3) : Eléments pour un cadre paléoécologique des sociétés*

- Paléolithique moyen et supérieur ancien d'Europe de l'Ouest*. Université Bordeaux 1 : 438 p.
- DUBAR M., GUÉRIN C., HEINTZ E. 1978 - Les nouveaux gisements villafranchiens du Ravin de Cornillet (Moustiers Sainte-Marie, Alpes de Haute-Provence, France) et leur contexte géologique. *Geobios*, 11 (3) : 367-381
- FOURVEL J.-B. 2012 - *Hyénidés modernes et fossiles d'Europe et d'Afrique : taphonomie comparée de leur assemblages osseux*. Thèse de Doctorat, Université de Toulouse-Le Mirail : 615 p.
- GALOBART A., ANTON M., MAROTO J. 2003 - Hiénidos y canidos de los yacimientos de Incarcal (Girona, NE de la Peninsula Ibérica). Una aproximación a la paleobiología del hiénodo del Pleistoceno inferior. *Paleontologia i Evolucio* 34: 79-98.
- GERAADS D. 1997 - Carnivores du Pliocène Terminal de Ahl al Oughlam (Casablanca, Maroc). *Geobios* 30(1) : 127-164.
- GUÉRIN C. 1980 - Les Rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale. Comparaison avec les espèces actuelles. *Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon* 79 : 1184 p.
- GUÉRIN C. 2007 - Biozonation continentale du Plio-Pléistocène d'Europe et d'Asie occidentale par les mammifères : état de la question et incidence sur les limites tertiaire/quaternaire et Plio-Pléistocène. *Quaternaire*, 18 (1) : 23:33.
- GUÉRIN C., PATOU-MATHIS M. 1996 - *Les grands mammifères Plio-Pléistocènes d'Europe*. Masson, Paris, 291 p.
- GUÉRIN C., DEWOLF Y., LAUTRIDOU J.-P. 2003 - Révision d'un site paléontologique célèbre: Saint-Prest (Chartres, France). *Geobios* 36: 55-82.
- HARLÉ E. 1895 - Restes d'hyènes rayées de la brèche d'Es-Taliens. *Bulletin de la société géologique de France* XXIII(3) : 44-49.
- HILLSON S. 2005 - *Teeth, Second Edition*. Cambridge, Cambridge University Press (Cambridge Manuals in Archaeology) : 373.
- HOWELL F. C., PETTER G. 1980 - The *Pachycrocuta* and *Hyaena* lineages (Plio-Pleistocene and extant species of the Hyaenidae). Their relationships with Miocene Ictitheres: *Palhyaena* and *Hyaenictitherium*. *Geobios* 13: 579-623.
- KURTÉN B. 1972 - Fossil Hyaenidae from the Excavations at Strånska Skåla. Strånska Skåla 1 1910-1945, *Anthropos*. 20 : 113-120.
- KURTÉN B., GAREVSKI R. 1989 - Giant hyena, *Hyaena brevirostris* Aymard (Mammalia, Carnivora), from the Middle Pleistocene of Manastirec, Yugoslavia. *Annales Zoologici Fennici* 26 : 145-147.
- KURTÉN B., POULIANOS A. N. 1977 - New stratigraphic and faunal material from Petralona cave, with special reference to the Carnivora. *Anthropos* 4: 47-130.
- KURTÉN B., POULIANOS A. N. 1981 - Fossil Carnivora of Petralona Cave: Status of 1980. *Anthropos*: 9-56.
- LACOMBAT F., ABBAZZI L., FERRETTI M.P., MARTINEZ-NAVARRO B., MOUILLÉ P.-E., PALOMBO M.R., ROOK L., TURNER A., VALLI A. 2008 - New data on the Early Villafranchian fauna from Vialette (Haute-Loire, France) based on the collection of the Crozatier Museum (Le Puy-en-Velay, Haute-Loire, France). *Quaternary International* 179: 64-71.
- LEHMANN U. 1957 - Weitere Fossilfunde aus dem ältesten Pleistozan de Erpfinger Hölhe (Schwabische Alb). *Mitteilungen des Geologischen Staatsinstitut in Hamburg*, 26 : 60-99
- MARTINEZ-NAVARRO B. 1992 - Revision sistemática de la fauna de macromamíferos del yacimiento de Venta Micena (Orce, Granada, Espana). In : J. GIBERT (Ed.) *Proyecto Orce-Cueva Victoria (1988-1992). Presencia humana en el Pleistoceno inferior de Granada y Murcia*. Barcelona, Museo de Prehistoria: 21-85.
- MARTINEZ-NAVARRO B., PAMQVIST P., MADURELL-MALAPEIRA J., ROS-MONTOYA S., PATROCINIO ESPOGARES M, TORREGROSA V., PÉREZ-CLAROS J. A. 2010 - 13. La Fauna de Grandez Mamíferos de Fuente Nueva-3 y Barranco León: Estado de la Cuestión. In : B. MARTINEZ-NAVARRO, J. AGUSTI I BALLESTER, I. TORO (dir.) *Ocupaciones humanas en el Pleistoceno Inferior y Medio de la cuenca de Guadix-Baza* : 197-236
- MOUILLÉ P.-E. 1992 - *Les grands mammifères de la grotte du Pléistocène inférieur de la grotte du Vallonet (Roq Brune, Cap Martin, Alpes Maritimes). Étude paléontologique des Carnivores, Equidae, Suidae et Bovidae*. Thèse de Doctorat, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris : 365p.
- MOUILLÉ P.-E., TRÉGUIER J. 2006 - Comparaison des dents déciduales de *Pachycrocuta brevirostris* et de *Crocuta crocuta spelaea*. *Bulletin du Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco*, n° 46 : 20-34
- PEI W.-C. 1934 - On the Carnivora from the Locality 1 of Choukoutien. *Pekin Geological Survey of China* : 216.
- PONS-MOYÀ J. 1982 - *Hyaenidae (Carnivora, Mammalia)* del Pleistoceno Inferior de la Cueva Victoria (Mucia, Espana). *ENDINS* 9: 45-48.
- QIU Z. 1987 - Die Hyaeniden aus del Ruscinium und Villafranchium Chinas. *Münchner Geowissenschaftlichen Abhandlungen A* 9: 1-108.
- SARDELLA R., PETRUCCI M. 2012 - The earliest Middle Pleistocene *Crocuta crocuta* (Erleben, 1777) a t Casal Selce (Rome, Italy). *Quaternary International* 267 : 103-110.



SOTNIKOVA M. V., BAIGUSHEVA V. S., TITOV V. V. 2002 - Carnivores of the Khapry Faunal Assemblage and Their Stratigraphic Implications. *Stratigraphy and Geological Correlation* 10(4): 375-390.

STEHLIN H. G. 1923 - Die oberpliocène Faune von Senèze (Haute-Loire). *Société Paléontologique Suisse, Versammlung in Zermatt 1923* : 268-281

TESTU A. 2006 - *Etude paléontologique et biostratigraphique des Felidae et Hyaenidae pléistocènes de l'Europe méditerranéenne. (sites de la Caune de l'Arago, Orgnac 3, le Portel-Ouest, Bize-Tourmal, l'Hortus, la Crouzade en France, la Cova de l'Arbreda en Espagne, Karain E en Turquie)*. Thèse de Doctorat Faculté des Lettres et Sciences Humaines. Perpignan, Université de Perpignan : 359 p.

TURNER A. 2001 - Remains of *Pachycrocuta brevirostris* (Carnivora, Hyaenidae) from the lower Pleistocene site of Untermassfeld. In : R.-D. KAHLKE (ed.) *Das Pleistozän von*

*Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen)*, Römisch-Germanisches Zentralmuseum. Bonn. 2: 673-690.

TURNER A., ANTON M. 1996 - The Giant Hyaena *Pachycrocuta Brevirostris* (Mammalia, Carnivora, Hyaenidae). *Geobios* 29(4): 455-468.

TSOUKALA E., BONIFAY M.-F. 2004 - The Early Pleistocene Carnivores (Mammalia) from Ceyssegues (Haute-Loire). *Paleo* 16: 193-242.

VON DEN DRIESCH A. 1976 - A guide to the Measurement of Animal Bones from Archaeological Sites. *Peabody Museum Bulletin, Bulletin 1*, Harvard University 137p.

WERDELIN L., SOLOUNIAS N. 1991 - The Hyaenidae : taxonomy, systematics and evolution. Oslo, *Fossils and Strata*, 30 : 108.