



Quaternaire

Revue de l'Association française pour l'étude du
Quaternaire

vol. 18/1 | 2007

Q5 Le Quaternaire, Limites et spécificités - Première
partie

Apport des Caprinae et Antilopinae (Mammalia, Bovidae) à la biostratigraphie du Pliocène terminal et du Pléistocène d'Europe

*Caprinae and Antilopinae (Mammalia, Bovidae) for the biostratigraphy of the
late Pliocene and the Pleistocene in Europe*

Évelyne Cregut-Bonnoure



Édition électronique

URL : <http://journals.openedition.org/quaternaire/996>

DOI : 10.4000/quaternaire.996

ISSN : 1965-0795

Éditeur

Association française pour l'étude du quaternaire

Édition imprimée

Date de publication : 1 mars 2007

Pagination : 73-97

ISSN : 1142-2904

Référence électronique

Évelyne Cregut-Bonnoure, « Apport des Caprinae et Antilopinae (Mammalia, Bovidae) à la biostratigraphie du Pliocène terminal et du Pléistocène d'Europe », *Quaternaire* [En ligne], vol. 18/1 | 2007, mis en ligne le 01 mars 2010, consulté le 30 avril 2019. URL : <http://journals.openedition.org/quaternaire/996> ; DOI : 10.4000/quaternaire.996

APPORT DES CAPRINAE ET ANTILOPINAE (MAMMALIA, BOVIDAE) À LA BIOSTRATIGRAPHIE DU PLIOCÈNE TERMINAL ET DU PLÉISTOCÈNE D'EUROPE

Evelyne CRÉGUT-BONNOURE

RÉSUMÉ

Le présent travail traite des Caprinae et Antilopinae européens de 254 sites datant du Pliocène terminal, du Pléistocène et de l'Holocène. Il fournit de nouvelles informations sur leur répartition chronologique et géographique et dégage la succession des apparitions et disparitions des 18 genres et des 42 espèces connus. Leur répartition par biozone est variable :

MNQ 16 : *Gazella borbonica*, *Pliotragus ardeus*, *Gazellospira torticornis*, *Parastrepsiceros sokolovi*.

MNQ 17 : *G. borbonica*, *G. bouvrinae*, *G. aegeae*, *Gazella* sp. 1, *Gazella* sp. 2, *P. ardeus*, *Gazellospira* sp., *G. torticornis*, *Procamptoceras brivatense*, *Gallogoral meneghini*, *Euthyceros thessalicus*, *Megalovis latifrons*, *Soergelia* sp., *Hemitragus orientalis*.

MNQ 18 : *G. bouvrinae*, *P. ardeus*, *G. torticornis*, *Antilope koufosae*, *P. brivatense*, *Gallogoral meneghini*, *Ovis ammon* ssp., *O. ammon antiqua*, *H. orientalis*.

Pléistocène inférieur (MNQ 19 et première partie de la MNQ 20) : *G. bouvrinae*, *G. torticornis*, *G. meneghini*, *P. brivatense*, *Pontoceros ambiguus*, *Caprovius savini*, *M. balcanicus*, *S. brigittae*, *S. minor*, *S. intermedia*, *Soergelia* sp. 1, *Soergelia* sp. 2, *Praeovibos mediterraneus*, *Ovis* sp., *O. ammon antiqua*, *H. cf. orientalis*, *H. albus*, *Capra dalii*, *Rupicapra* sp.

Pléistocène moyen (de la deuxième partie de la MNQ 20 à la MNQ 24) : *P. macedonicus*, *P. priscus*, *S. aff. intermedia*, *S. elisabethae*, *Ovibos pallantis*, *Ovis* sp., *O. ammon antiqua*, *H. cf. orientalis*, *H. bonali*, *H. cedrensis*, *Capra* sp., *C. ibex*, *C. caucasica*, *R. rupicapra*, *R. pyrenaica*.

Pléistocène supérieur (MNQ 25 et MNQ 26) : *O. pallantis*, *H. cedrensis*, *C. ibex*, *C. caucasica*, *C. pyrenaica*, *O. argaloides*, *R. rupicapra*, *R. pyrenaica*.

Holocène : *C. ibex*, *C. caucasica*, *C. pyrenaica*, *R. rupicapra*, *R. pyrenaica*.

Les phénomènes d'apparition et de disparition des taxons ne sont pas synchrones : quelques uns apparaissent beaucoup plus tôt à l'Est (Caucase, Balkans : *Megalovis*, *Capra*, *Rupicapra*), d'autres subsistent plus longtemps dans les culs-de-sac de l'Europe méridionale (Péninsule ibérique, Italie, Grèce : *Gazella*, *Gazellospira*, *Pliotragus*, *Gallogoral*, *Ovis*) et dans le Caucase (*Gallogoral*).

La durée de vie de plusieurs genres pliocènes s'étend au-delà de cette période : trois persistent jusqu'au début du Pléistocène inférieur (*Gazellospira*, *Gallogoral*, *Procamptoceras*), un s'observe jusqu'à la fin du Pléistocène inférieur (*Megalovis*) ; deux jusqu'au Pléistocène moyen (*Pliotragus* et *Soergelia*). Enfin cinq vont perdurer jusqu'à aujourd'hui (*Gazella*, *Antilope*, *Hemitragus*, *Ovis* et *Capra*). Au moins deux genres plongent leurs racines dans le Miocène : *Gazella* et *Pliotragus*.

La rupture entre Pliocène terminal et Pléistocène telle qu'elle est définie jusqu'à présent n'est pas marquée chez les Caprinae et les Antilopinae par un renouvellement faunique majeur mais par un enrichissement et des transformations en relation avec les modifications de l'environnement. Ce résultat est compatible avec la proposition de considérer :

- Le Quaternaire comme une période débutant à -2.6 Ma (base du Gélasién),
- Le Pléistocène comme une époque débutant elle aussi à -2.6 Ma,
- Le Gélasién comme équivalent à l'actuel Pliocène terminal.

Mots-clés : Pliocène terminal, Pléistocène, Caprinae, Antilopinae, Europe, répartition chronologique et géographique.

ABSTRACT

CAPRINAE AND ANTILOPINAE (MAMMALIA, BOVIDAE) FOR THE BIOSTRATIGRAPHY OF THE LATE PLIOCENE AND THE PLEISTOCENE IN EUROPE

This paper provides new insights on the geographical and the chronological distribution of the European Caprinae and Antilopinae from the Late Pliocene, the Pleistocene and the Holocene. From 254 localities, 18 genera and 42 species were identified. Their occurrence in the biozonation of the Pliocene and the Pleistocene is considered :

MNQ 16 : *Gazella borbonica*, *Pliotragus ardeus*, *Gazellospira torticornis*, *Parastrepsiceros sokolovi*.

MNQ 17 : *G. borbonica*, *G. bouvrinae*, *G. aegeae*, *Gazella* sp. 1, *Gazella* sp. 2, *P. ardeus*, *Gazellospira* sp., *G. torticornis*, *Procamptoceras brivatense*, *Gallogoral meneghini*, *Euthyceros thessalicus*, *Megalovis latifrons*, *Soergelia* sp., *Hemitragus orientalis*.

MNQ 18 : *G. bouvrinae*, *P. ardeus*, *G. torticornis*, *Antilope koufosae*, *P. brivatense*, *Gallogoral meneghini*, *Ovis ammon* ssp., *O. ammon antiqua*, *H. orientalis*.

Early Pleistocene (MNQ 19 and first part of MNQ 20) : *G. bouvrinae*, *G. torticornis*, *G. meneghini*, *P. brivatense*, *Pontoceros ambiguus*, *Caprovius savini*, *M. balcanicus*, *Soergelia* sp. 1, *Soergelia* sp. 2, *S. brigittae*, *S. minor*, *S. intermedia*, *Praeovibos mediterraneus*, *Ovis* sp., *Ovis ammon antiqua*, *H. cf. orientalis*, *H. albus*, *Capra dalii*, *Rupicapra* sp.

Middle Pleistocene (from the second part of MNQ 20 to MNQ 24) : *P. macedonicus*, *P. priscus*, *S. aff. intermedia*, *S. elisabethae*, *Ovibos pallantis*, *Ovis* sp., *O. ammon antiqua*, *H. cf. orientalis*, *H. bonali*, *H. cedrensis*, *Capra* sp., *C. ibex*, *C. caucasica*, *R. rupicapra*, *R. pyrenaica*.

Late Pleistocene (MNQ 25 and MNQ 26) : *O. pallantis*, *H. cedrensis*, *C. ibex*, *C. caucasica*, *C. pyrenaica*, *O. argaloides*, *R. rupicapra*, *R. pyrenaica*.

Holocene : *C. ibex*, *C. caucasica*, *C. pyrenaica*, *R. rupicapra*, *R. pyrenaica*.

Asynchrony exists comparing appearance and disappearance of some taxa : certain species penetrate earlier in East (Caucasus, Balkans : *Megalovis*, *Capra*, *Rupicapra*) ; some stay longer after their disappearance in the "cul-de-sac" of the Mediterranean area (Iberic peninsula, Italy, Greece : *Gazella*, *Gazellospira*, *Pliotragus*, *Gallogoral*, *Ovis*) and the Caucasus (*Gallogoral*).

Some genera do not disappear at the end of the Pliocene : three are present to the beginning of the Lower Pleistocene (*Gazellospira*, *Gallogoral*, *Procamptoceras*), one (*Megalovis*) exists until the end of the Lower Pleistocene, and two (*Pliotragus* and *Soergelia*) until the Middle Pleistocene ; five (*Gazella*, *Antilope*, *Hemitragus*, *Ovis* and *Capra*) are present until now. At least two genera are present during the Miocene : *Gazella* and *Pliotragus*.

The boundary between the Late Pliocene and the Pleistocene as defined today, does not correspond to a major structural change in the Caprinae and Antilopinae but to transformations connected to environmental modifications. This result is in accordance with the proposition to consider :

- The Quaternary as a Period with the base at -2.6 Ma (base of the Gelasian),
- The Pleistocene as an Epoch with the base at -2.6 Ma,
- The Gelasian as a stage corresponding to the Late Pliocene.

Key-words : Upper Pliocene, Pleistocene, Caprinae, Antilopinae, Europe, chronological and geographical distribution,

1 - INTRODUCTION

C'est au cours du 18^e congrès géologique international de Londres qu'en 1948 la limite Pliocène-Quaternaire a été fixée à la base de la transgression marine du Calabrien et mise en parallèle avec l'apparition des genres *Equus*, *Elephas* et *Bos*. Or, il n'y a en fait pas de coïncidence entre le Calabrien (1,85 Ma) et l'arrivée de ces genres, qui n'est en outre pas synchrone. Une trentaine d'années plus tard, au Congrès de l'INQUA à Christchurch (1973), la limite inférieure du Quaternaire a été fixée à la limite supérieure de l'épisode paléomagnétique d'Olduvai et placée à -1,754 Ma. Le nouveau calibrage de cet épisode donne aujourd'hui comme limite supérieure -1,77 Ma. Malgré ce consensus, depuis les années 1960, la question des échelles chronologiques et celle du statut du Quaternaire ont fait l'objet de plusieurs discussions lors de réunions internationales (Bologne 1967, Lyon 1971, Moscou 1973, Bologne-Crotone 1975, Madrid 1976, Lille 1982, Lesbos 1999). Ce débat est toujours d'actualité et constitue la base des discussions du colloque international Q5 « Le Quaternaire, Limites et Spécificités » qui vient de se dérouler à Paris.

Plusieurs disciplines permettent d'apprécier les processus naturels ayant présidé à l'histoire des derniers trois millions d'années et la paléontologie animale compte parmi celles qui fournissent une bonne résolution chronologique grâce aux processus évolutifs des espèces. Les Bovidae sont un outil de choix pour répondre à la question du statut du Quaternaire : abondants en nombre d'espèces et d'individus, ils sont répandus aussi bien en Eurasie qu'en Afrique et en Amérique du Nord, où on trouve leurs restes dans de très nombreux sites. Les résultats qui sont présentés concernent plusieurs espèces de la sous-famille des Caprinae (tribus *Rupicaprini*, *Ovibovini*, *Caprini* et *Ovini*) et ainsi que quelques Antilopinae. Ils proviennent de 254 gisements d'Europe ainsi que quelques uns d'Asie et d'Afrique du Nord, compris entre la fin du Pliocène et le début de l'Holocène. Des informations sont déjà disponibles grâce à plusieurs travaux de synthèse (Azzaroli *et al.*, 1988 ; Balleisio *et al.*, 1973 ;

Crégut-Bonnoure, 1992 a, b, c, 2002 a ; Delpech & Heintz, 1976 ; Duvernois & Guérin, 1989 ; Heintz *et al.*, 1974 ; Palombo, 2005 ; Rădulescu & Crégut-Bonnoure, 1997). Mais les découvertes et les analyses effectuées depuis une vingtaine d'années dans les zones européennes les plus méridionales (Espagne, Italie, Grèce) et orientales (Bulgarie, Roumanie, Montenegro), ainsi qu'en Asie (Caucase russe, Georgie) fournissent de nouveaux renseignements sur la faune notamment du Villafranchien. Par ailleurs, les deux sites français de référence que sont Saint-Vallier et Senèze ont fait et font l'objet de nouvelles fouilles sous la direction de M. Faure et C. Guérin (Guérin *et al.*, 2004 ; Delson *et al.*, 2004) en vue de mieux caractériser les contextes géologiques et chronologiques. Enfin, la récente révision des Caprinae européens a permis de mieux caractériser les espèces ce qui a eu pour conséquence d'apporter des rectifications d'attributions et de dater différemment certains sites du Pléistocène (Crégut-Bonnoure, 2002 b, 2006).

Nous disposons donc d'une somme importante de données qui viennent enrichir les premières synthèses publiées sur la question des faunes du Pliocène et du Pléistocène.

2 - QUELLE ÉCHELLE CHRONOLOGIQUE ?

Les deux échelles chronologiques les plus couramment utilisées en Europe occidentale sont la subdivision stratigraphique basée sur les stades isotopiques marins et la biozonation de C. Guérin.

Les corrélations entre les stades isotopiques marins et la chronologie continentale s'avèrent contradictoires (Shackleton & Opdyke, 1973, 1976 ; Shackleton & Hall, 1984 ; Shackleton *et al.*, 1990 ; Roebroeks & Kolfschoten, 1995) : ainsi la phase interglaciaire comprise entre - 350 000 ans et - 300 000 ans est mise en équivalence avec soit le stade isotopique 11 soit avec le stade isotopique 9 ; le début de la phase isotopique 5e est placé tantôt à - 126.000 ans, tantôt à - 128.000 ans, tantôt à - 134.000 ans. En outre les équivalences avec

les stades isotopiques ne sont pas toujours connues pour de nombreux sites.

C. Guérin (1980, 1982, 1988) a complété les zones standards établies par P. Mein (1975) pour le Néogène. Or, le découpage du Pliocène terminal et du début du Pléistocène en biozones est sujet à controverses tout comme la position de quelques gisements de référence. En effet, les biozones MNQ 17 et MNQ 18 établies par C. Guérin, correspondent respectivement aux zones de Saint-Vallier (Villafranchien moyen) et de Senèze (Villafranchien supérieur) définies par E. Heintz (1970). La localité de référence de Saint-Vallier est datée de 2 Ma par le paléomagnétisme (Billard, *et al.*, 1987 ; Le Meur, 1994), par une datation absolue (Bouchez *et al.*, 1984) et par la présence d'une tephra du Mont Dore (Pastre *et al.*, 1996) ; mais plusieurs auteurs la situent sans explication à -2,5 Ma (Gliozzi *et al.*, 1997 ; Athanassiou, 1996, 2002). Senèze pour E. Heintz et C. Guérin constitue une seule unité qui, étant postérieure à Saint-Vallier, est placée à la base du Pléistocène inférieur. Or, l'hypothèse de l'existence de deux faunes a été avancée par A. Azzaroli (Azzaroli *et al.*, 1988), dont celle de Senèze I qui est située aux alentours de -2,1 Ma et qui correspond donc à la fin du Pliocène terminal ; pour E. Gliozzi *et al.* (1997), le site coïncide avec l'unité faunique de San Giacomo. En conséquence, selon que l'on utilise la biozotation de C. Guérin ou celle des auteurs italiens, les sites de la MNQ 18 correspondent soit au Pléistocène inférieur, soit au Pliocène terminal. Le travail de terrain entrepris à Senèze ainsi que les datations absolues en cours permettront de trancher. Personnellement d'après les premières analyses morphométriques sur les Bovidés, je place Senèze à l'extrême fin du Pliocène terminal, à proximité de l'épisode paléomagnétique d'Olduvai.

Un autre sujet de discussion concerne la limite Pléistocène inférieur-Pléistocène moyen. C. Guérin situe la MNQ 20 au début du Pléistocène moyen en équivalence avec le Günz (au sens large) de la chronologie alpine et y place des gisements qui s'échelonnent de 1,3 Ma à 700 000 ans. Cependant, la mise au point du Congrès de l'INQUA à Christchurch en 1973 pose comme limite inférieure du Pléistocène moyen celle de la transition Brunhes-Matuyama (- 780.000 Ma = transgression marine du Sicilien). Dès lors la MNQ 20, telle qu'elle est proposée par C. Guérin, se trouve à cheval entre la fin du Pléistocène inférieur et le début du Pléistocène moyen. Nombre d'auteurs utilisent la biozotation proposée par C. Guérin mais placent la MNQ 20 dans son intégralité à la fin du Pléistocène inférieur, ce qui soulève un autre problème : dans quelle biozone se situe l'intervalle de temps compris entre - 780 000 ans et - 600 000 ans, qui ne peut en aucun cas correspondre à la MNQ 21 dont l'équivalence large est le Cromerien ? Si l'on veut garder une cohérence avec la biozotation de C. Guérin et respecter le consensus du Congrès de Christchurch, il convient de diviser en deux parties la MNQ 20.

Dans cet article, j'utilise la biozotation de C. Guérin mais légèrement modifiée (cf. *supra*) ; les termes de la

chronologie alpine pour le Pléistocène moyen et supérieur sont donnés à titre indicatif ainsi que l'intervalle de temps correspondant. La liste nominative des localités est présentée ci-après.

3 - LES SITES DU PLIOCÈNE ET DU PLÉISTOCÈNE EUROPÉENS

Les Bovidés concernés par cet article proviennent de deux cent cinquante quatre gisements (ou couches d'un même gisement mais d'âge différent) : neuf de la MN 15, sept de la MNQ 16, vingt et un de la MNQ 17, dix de la MNQ 18, neuf de la MNQ 19, vingt quatre de la première partie de la MNQ 20, neuf de la deuxième partie de la MNQ 20, deux de la MNQ 21, vingt trois de la MNQ 22, quatre de la MNQ 23, vingt quatre de la MNQ 24, deux de la MNQ 25, cinquante trois de la MNQ 26 (quarante six du Würm ancien, quarante sept du Würm récent) et dix-sept du début de l'Holocène. La majorité d'entre eux est parfaitement datée par le contexte stratigraphique, le degré d'évolution des taxons et dans certains cas par l'apport de l'archéologie et des datations absolues. Leurs répartitions géographique et chronologique sont inégales : la plupart se situent en Europe occidentale et les gisements les plus anciens sont les plus rares (Rădulescu & Crégut-Bonnou, 1997).

MN 15

France : Serrat d'en Vaquer, CSU Perpignan

Espagne : La Calera I et II, la Puebla de Almoradiel, Gorafe, Layna, Escorieula-B

Grèce : Megálo Emvolon I

MNQ 16

France : Vialette (3,3-2,6 Ma), Perrier-Etouaires (3,3 Ma)

Espagne : las Higuierelas, Villaroya, Orrios-3

Italie : Montopoli

Géorgie : Kvabebi

MNQ 17 – Biozone de Saint-Vallier

France : Perrier-Roccaneyra (2,35-2,2 Ma), Perrier-Pardines (2,0-2,1 Ma), Chagny, Montoussé 5, La Rochelambert, Saint-Vidal, Cornillet, Saint Vallier (2 Ma)

Italie : Collepardo

Espagne : La Puebla de Valverde, Fuente Nuevas 1

Hongrie : Csarnóta 2, Villány-Kalkberg-Nord ou Villány 3

Roumanie : La Pietriș, Valea Grăunceanului

Bulgarie : Varshets

Grèce : Seskló, Dafneró, Vólax (ou Volakas), Vaterá

Angleterre : Red Crag

Turquie : Sarikol Tepe

MNQ 18 – Biozone de Senèze

France : Le Coupet (1,92 Ma), Chilhac I, Chilhac II, Senèze

Allemagne : Erpfinger Höhle (ou Erpfingen)

Italie : Costa San Giacomo

Roumanie : Fantana lui Mitilan (ou Fintina lui Mitilan), Leu

Bulgarie : Slivnitsa

Grèce : Gerakarou

MNQ 19 & MNQ 20 – Pléistocène inférieur

MNQ 19

Géorgie : Dmanissi (1,76 Ma)

Italie : Olivola, Casa Frata

Grèce : Libakos, Vassiloudi, Krímini 1, Alykés, Vólos

Bulgarie : Kozarnika (entité B2-2, couches 13 et 14)

MNQ 20, première partie

France : Malbattu (0,97 Ma), Le Vallonnet (0,8-1 Ma)

Pays Bas : Maasvalkte 1, Yarmouth Roads Formation (Vlissingen, Harlingen)

Grande Bretagne : Overstrand

Italie : Pirro Nord

Espagne : Quibas, Almenara 1-3, Fuente Nueva 2 et 3, Guadiz-Baza, Barranco de Orce (Orce 2), Barranco Leon, Barranco de los Conejos, Venta Micena, Atapuerca TD 7

Grèce : Apollonia I, Pyrgos

Roumanie : Tetoiu 3, Dealul Viilor

Bulgarie : Kozarnika (entité B2-2, couches 12 et 11c)

Montenegro : Trlica

Israël : Oubéidiyeh

Pléistocène moyen :

MNQ 20, deuxième partie (– 780.000 ans à – 600.000 ans)

France : Soleihac « ferme »

Italie : Tour de Grimaldi

Angleterre : Walcot, Eccles, Trimmingham

Grèce : Petralona (niveau indéterminé)

Allemagne : Süssenborn, Obergünzberg

Bulgarie : Kozarnika (entité B2-1)

MNQ 21 – Cromer au sens large (– 600.000 ans à – 472.000 ans)

Angleterre : Westbury-sub-Mendip

Bulgarie : Kozarnika (entité B1)

MNQ 22 – Mindel (–472.000 ans à – 350.000 ans)

France : Escale, Bérigoule, Terra Amata, Arago, Igue-de-Saint-Sol-Belcastel, Camp-de-Peyre, Pont-du-Château, Pech de l'Azé II, Grotte XIV, Grotte de l'Eglise, Grotte Harlé, Aldène (couche K),

Italie : Visogliano, Magliana

Roumanie : Buguilesti

République Tchèque : Zlatý Kůň, Stránská Skála

Allemagne : Mosbach II, Bad Frankenhausen, Kappelenberg,

Autriche : Hundsheim

Pologne : Bielchowitz (ou Bielzowice)

Espagne : Cueva Victoria

MNQ 23 – Mindel-Riss (–350.000 ans à – 300.000 ans)

France : Aldène (couches I et X 3), Igue des Rameaux, Orgnac (couche 7), Balaruc VII

MNQ 24 – Riss (–300.000 ans à –134.000 ans)

France : Rigabe (couches X, I et J), Baume Bonne, Cimay, Bau de l'Aubesier (couches I et J), Le Lazarret, Les Cèdres, Orgnac 3 (couches 2, 3 et 4), Payre II, La Fage, Aldène (couches G et H), Coudoulous I, La Niche, Cap de la Bielle, Abri Vaufrey, Combe Grenal, Grotte XIV, Le Coustal

Principauté de Monaco : Observatoire

Italie : Grotte du Prince (Brèche)

Portugal : Galeria Pesada

Grèce : Petralona

Allemagne : Camburg

Bulgarie : Kozarnika (entité A2)

Russie : Koudaro I

MNQ 25 – Eémien (–134.000 ans à –114.000 ans)

France : Saint-Marcel d'Ardèche (couche U), Abri Moula (couche XV)

MNQ 26 – Würm (–114.000 ans à – 10.000 ans)

Würm ancien (–114.000 ans à –35.000 ans)

France : Adaouste (base), Vallescure, Baume des Peyrards, Le Tonneau, Grand abri des Pucés, La Masque, Les Auzières II, Bau de l'Aubesier (couche 4), aven de Coulon, Baume Flandin, Saint-Marcel d'Ardèche (couche F, G et I), Abri Moula, Hortus, La Vacheresse, Les Pêcheurs, La Sartanette, Mialet, Figuier, Grand Louret, Baume Latrone, Padirac, La Crouzade, Portel Ouest, Soulabé (de –1,98m à –2,2m), Arago (Terres Brunes), L'Arche, Grotte Marie

Principauté de Monaco : Observatoire

Territoire britannique (Gibraltar) : Devil's Tower, Windmill Hill, Genista Cave

Italie : Tecchia d'Equi, Monte Cucco, Grotte des Enfants, Grotte du Prince

Russie : Mezmeskaia

Géorgie : Koudaro I (couche b), Koudaro III, Otvala-Klde, Tsoutshvati (Grotte du Bison, grotte de l'Ours), Sakajia (ou Sakazia), Dzudzuana, Sacurblia, Tsona

Bulgarie : Kozarnika (entité A1 et niveau VII)

Würm récent (–35.000 ans à –10.000 ans)

Würm III

France : Baume Périgaud, Les Gras, grotte Bayol, La Salpêtrière (couche O), Baume d'Oullins, Baume Latrone, Grotte Chabot, Soulabé (au dessus de –1,98 m), Malarnaud, Bouxès, Montferrand

Bulgarie : Kozarnika (niveaux VI à IV)

Würm IV

France : Adaouste (sommets), Chinchon 1, Unang (Foyer 5, couche EBB), Soubeyras, Rainaudes I, Le Taï 2, aven Christian, Campefield, Le Colombier, La Salpêtrière (couches 5 et 6), Les Conques, Gazel, Belvis, Gèdre, Les Espélugues, Grotte Noire, Paderne, Bruniquel, La Vache, Les Eglises, Kéval, Vébron, Le Saut-du-Loup, Cottier, Précyc-sur-Oise, Gravelle-Sainte Honorine

Espagne : Cueva del Valle, Cueva del Agua, Arbreda
 Allemagne : Mühleim Ruhr, Höchst-am-Main
 Autriche : Willendorf, Nixloch, Gamsulzen Höhle,
 Teufelsrast-Knochenfuge

Début de l'Holocène

France : Unang (couches CC1 et EMB), Roquefure,
 Les Cèdres (couche Chalcolithique), Le Taï 2, Gram-
 mari, La Montagne (couche 3), Saint-Roman de
 Beauvoir, Orceul-Vial, Mont Granier, Cauhno de
 Monstégur, Permayou, Les Maquisards, Gouffre PT
 10, Gouffre des bouquetins, Bois du Soudet
 Italie : Abisso dei Draghi Volanti, Ripa Grande

4 - EXTENSIONS CHRONOLOGIQUE ET GÉOGRAPHIQUE

Un total de 18 genres et de 42 espèces de Bovidae de taille moyenne a été mis en évidence : *Gazella borbonica*, *G. bouvrinae*, *G. aegeae*, *Gazella* sp. 1, *Gazella* sp. 2, *Antilope koufosae*, *Parastrepsiceros sokolovi*, *Pontoceros ambiguus*, *Caprovis savini*, *Gazellospira torticornis*, *Gazellospira* sp., *Procamptoceras brivataense*, *Gallogoral meneghinii*, *Pliotragus ardeus*, *P. macedonicus*, *Euthyceros thessalicus*, *Megalovis latifrons*, *M. balcanicus*, *Soergelia* sp.1, *Soergelia* sp.2, *S. brigittae*, *S. minor*, *S. intermedia*, *S. elisabethae*, *Praeovibos mediterraneus*, *P. priscus*, *Ovibos pallantis*, *Hemitragus orientalis*, *H. albus*, *H. bonali*, *H. cedrensis*, *Capra dalii*, *Capra* sp., *Capra ibex*, *C. caucasica*, *C. pyrenaica*, *Ovis* sp. 1, *Ovis ammon*, *O. argaloides*, *Rupicapra* sp., *R. rupicapra*, *R. pyrenaica*.

Il s'agit en majorité de Caprinae mais quelques uns appartiennent à la sous-famille des Antilopinae et un peut-être à celle des Tragelaphinae.

L'inventaire des taxons qui est présenté se base sur des restes qui ont été examinés et révisés. Dans quelques rares cas, les identifications reposent sur des figurations permettant de lever tout doute.

Famille des TRAGELAPHINAE Pilgrim, 1939

Genre *Pontoceros* Vereshagin, Alexejeva, David & Baigusheva, 1971

D'origine asiatique, le genre est monospécifique avec *Pontoceros ambiguus* Vereshagin, Alexejeva David & Baigusheva, 1971. On le connaît au début du Pléistocène tout autour de la mer Noire avec *P. ambiguus ambiguus* et dans le Nord de la Grèce à Libakos (MNQ 19, Steensma, 1988 ; Kostopoulos, 1996, 1997) et Apollonia I (MNQ 20 première partie, Kostopoulos, 1996, 1997) où se rencontre la sous-espèce *P. ambiguus mediterraneus* Kostopoulos, 1996 (fig. 1). Il est signalé en Espagne à Lachar mais aucune description ni figuration ne sont fournies et ce matériel n'a pas été révisé (Moyà-Solà & Menendez, 1986 ; Moyà-Solà, 1987). Pour D. Kostopoulos (2006), les caractéristiques morphologiques du genre excluent son appartenance aux Tragelaphinae mais le rapprocheraient des Caprinae.

Famille des ANTILOPINAE Baird, 1857

Tribu des Antilopini Gray, 1821

Genre *Caprovis* Newton, 1882

Caprovis savini Newton, 1882 a été trouvé en Angleterre à Overstrand dans l'une des unités du Forest Bed. Toutefois, le type n'a pas été repéré en stratigraphie (Newton, 1882 ; Stuart, 1982). Dans la zone d'Overstrand, la base de la série est rattachée à la formation du Norwich Crag d'âge Pléistocène inférieur (Pre-Pastonian et Pastonian) ; la partie sommitale est datée du Pléistocène moyen (Gibbard *et al.*, 1998). D'un point de vue morphologique, *C. savini* ressemble à l'*Antilospira robusta* décrite par P. Teilhard de Chardin & M. Trassaert (1938 : 68-71 ; fig. 54) ce qui permet de le rattacher à la sous-famille des Antilopinae (Crégut-Bonnoure, 2002 b). L'apparition de ce genre se situant en Chine au cours du Pliocène (Formation de Mazegou ; Flynn, 1997), on peut donc se demander si *Caprovis* ne provient pas plutôt d'un niveau de cet âge (Crégut-Bonnoure, 2002 b). Or, l'espèce vient d'être retrouvée dans la Mer du Nord au large de Yarmouth (Norfolk) dans la zone hollandaise d'extraction des sédiments de la « Yarmouth Roads Formation », dans des niveaux du Pléistocène inférieur (de Wilde, 2006), ce qui permet donc de caler en chronologie ce taxon (fig. 1).

Genre *Gazella* de Blainville, 1816

Gazella est un genre connu depuis le Miocène (Heintz, 1969). Son représentant *Gazella borbonica* Depéret, 1884 s'observe dès la MN15 (fig. 1) : las Higuereles, La Calera I et II et la Puebla de Almoradiel (Heintz, 1975), peut-être Gorafe et Escorieula B (Moyà-Solà *et al.*, 1987), Serrat d'en Vaquer (Depéret, 1890-1897), CSU Perpignan (Leinders & Michaux, 1969), Megálo Emvolon (Kostopoulos & Athanassiou, 1997), Apollakia (Kostopoulos *et al.*, 2002).

En Europe occidentale ses restes se trouvent ensuite dans les sites de la MNQ 16 (Montopoli (De Giuli & Heintz, 1974), Villaroya (Crusafont Pairo *et al.*, 1964), Perrier-Etouaires (Depéret, 1884), peut-être Vialette (Lacombat, 2004-2005) ainsi que dans ceux de la MNQ 17 : Perrier-Pardines (Stehlin, 1904), Perrier-Roccaneyra (Heintz, 1969), Chagny (Depéret, 1893), La Rochelambert (Schaub & Viret, 1951), Saint-Vidal (Bout, 1960), Cornillet (Heintz & Dubar, 1981), Saint-Vallier (Viret, 1954), La Puebla de Valverde (Gauthier & Heintz, 1974), Fuente Nuevas 1 (Moyà-Solà *et al.*, 1987), probablement Red Crag (Newton, 1891). Elle s'observe aussi à Costa San Giacomo dont l'âge est sujet à discussion : fin de la MNQ 17 ou début de la MNQ 18 (Guérin & Faure, 2002). L'espèce est donc bien répandue. Un fragment crânien à Saint-Vallier prouve l'existence d'une autre gazelle, plus rare, dont la position spécifique est imprécise (*Gazella* sp. 2 ; Crégut-Bonnoure *in* Crégut-Bonnoure & Valli, 2005).

G. borbonica est aussi identifiée en Europe orientale, mais elle n'a pas encore été repérée avant la MNQ 16.

Sites	Pantoceros		Caprovius		Gazella				Antelope		Parastrepsiceros		Gazellospira	
	Zone orientale	Zone occidentale	Zone occidentale	Zone orientale	borbonica	Zone orientale sp.1	houvrouinae	aegae	borbonica	Zone occidentale sp.2	Zone orientale	koufossae	Zone orientale	Zone occidentale
PLEISTOCENE														
Pliostocène inférieur														
MNQ 20 (1 ^o partie)			X	X										
Overstrand														
Yarmouth Roads														
Oubédydyeh														
Apollonia 1														
Pyrgos														
MNQ 19														
Alykes														
Krimni 1														
Vassiloudi														
Libakos														
Orce 2														
Olivola														
GELASIEN														
MNQ 18														
Senèze														
Silvinita														
Chilhac II														
Gerakarou														
Le Coupet														
Costa San Giacomo														
MNQ 17														
St Vallier														
Cornillet														
Fuente Nueva 1														
Puebla de Valverde														
Red Crag														
Vatera														
Volax														
Dafnero														
Seskio														
Valca Graunceanului														
Vaarsbet														
Villany 3														
Csarnota 2														
Sarikol Tepe														
Saint-Vidal														
Rochelambert														
Chagny														
Perrier-Parlimes														
Perrier-Roccanera														
MNQ 16														
Kvabéhi														
Perrier-Étonnares														
Val-le-Crozas														
Vialette														
Villaroja														
Montopoli														
FLIOCENE														
MN 15														
Megalo Emvolon														
Perpignan														

Fig. 1 : Répartitions chronologique et géographique des genres *Pantoceros*, *Caprovius*, *Gazella*, *Parastrepsiceros* et *Gazellospira*.
 Fig. 1: Chronological and geographical distribution of the genera *Pantoceros*, *Caprovius*, *Gazella*, *Parastrepsiceros* and *Gazellospira*.

Dans la MNQ 17, elle est localisée en Grèce à Seskló (Kostopoulos & Athanassiou, 1997) et peut-être dans l'île de Lesbos à Vaterá (De Vos *et al.*, 2002). Elle cohabite avec deux autres espèces :

- *G. bouvrinae* Kostopoulos, 1996 à Seskló et Dafneró (Kostopoulos & Athanassiou, 1997), et semble-t-il à Vaterá (De Vos *et al.*, 2002),
- *G. aegeae* Athanassiou, 2002 (Seskló, Vaterá) (Athanassiou, 2002)

L'extension chronologique de *G. bouvrinae* s'étend jusqu'à la MNQ 18 (Gerakaróú ; Kostopoulos, 1996) et jusqu'au début de la MNQ 19 (Vassiloudi ; Kostopoulos & Athanassiou, 1997).

Genre *Parastrepsiceros* Vekua, 1968

Le genre s'observe en Asie avec *Parastrepsiceros sokolovi* Vekua, 1968 reconnu en Géorgie dans la MNQ 16 à Kvabebi. A l'est de l'Europe, *P. koufosi* Kostopoulos, 1998 a été signalé dans le site grec de Gerakaróú (MNQ 18 ; Kostopoulos, 1996) (fig. 1). C'est donc un taxon plutôt rare. Sa position taxonomique est pour l'instant imprécise, le genre étant rattaché soit aux Tragelaphini (Vekua, 1970) soit aux Antilopini, ce qui n'est pas assuré (Crégut-Bonnoure, 2002 b). En ce qui concerne *P. koufosi*, il semble qu'il faille désormais le rattacher au genre *Antilope* Pallas, 1766 (*Antilope koufosae*) du fait de ses fortes affinités avec l'actuel *A. cervicapra* (Kostopoulos, 2006).

Genre *Gazellospira* (Aymard, 1854)

Bien que le genre figure dans la liste des taxons présents dans la MNQ 15 (Bruijn *et al.*, 1995), sa première apparition est notée seulement à partir de MNQ 16 (fig. 1). Il est représenté en Asie par *G. gromovae* Dmitrieva, 1975 et par *G. torticornis* (Aymard, 1854). C'est cette dernière que l'on observe en Europe dans les sites de Montopoli (Pilgrim & Schaub, 1939), Villaroya (Schaub, 1943), Viallette (Guérin *in* Duvernois & Guérin, 1989) et Vals-Le-Crozaz (Bout, 1960). Nous ne disposons d'aucun site de cette période pour l'Europe orientale.

G. torticornis se rencontre aussi dans les gisements européens des MNQ17 et MNQ 18 :

- Europe occidentale :
- MNQ 17 : Perrier-Roccaneyra (Stehlin, 1904), Perrier-Pardines (Pilgrim & Schaub, 1939), Saint-Vallier (Heintz, 1966), La Puebla de Valverde (Gautier & Heintz, 1974), peut-être Cornillet (Heintz & Dubar, 1981)
- MNQ 18 : Le Coupet (Aymard, 1854), Costa San Giacomo (Cassoli & Sebre Naldini, 1994), Chilhac II (Boeuf, 1983), Senèze (Schaub, 1923).
- Europe orientale :
- MNQ 17 : Csarnóta 2, Villány 3 et Beremend (Schaub, 1932), Seskló (Symeonidis, 1992 ; Athanassiou, 2005), Dafneró (Kostopoulos & Koufos, 1994), Vólax (Sickenberg, 1968), Vaterá (De Vos *et al.*, 2002), Valea Graunçalunui (Rădulescu, 2005).

- MNQ 18 : peut-être Gerakaróú (Kostopoulos & Koufos, 1994), Slivnitsa (Spasov & Crégut-Bonnoure, 1999).

Les culs de sac espagnol (Orce-2 ; Agusti *et al.*, 1987), italien (Olivola ; Schaub, 1928) et grec (Krímini 1 ; Kostopoulos & Koufos, 1994 – Alykés ; Athanassiou, 1996 – Pyrgos ; Kostopoulos *et al.*, 2002) constituent une zone refuge pour l'espèce à la MNQ 19 et au début de la MNQ 20. Elle peuple aussi à l'époque le Moyen orient (Oubéidiyeh ; Geraads, 1986) où elle est déjà attestée au cours de la MNQ 17 (Saríkol Tepe ; Kostopoulos & Sen, 1999).

Quelques restes d'Europe orientale posent la question de l'existence d'une autre espèce durant la MNQ 17 (Varshets ; Spasov & Crégut-Bonnoure, 1999 ; Spasov, 2005).

Famille des CAPRINAE Gill, 1872

Tribu indéterminée

Genre *Euthyceros thessalicus* Athanassiou, 2002

Ce nouveau genre n'est connu qu'en Grèce, dans la localité de Sésκλο (MNQ 17) avec l'espèce *E. thessalicus* Athanassiou, 2002 (fig. 3). Sa position au sein des Caprinae demeure pour l'instant imprécise (Athanassiou, 2002b).

Tribu Rupicaprini Simpson, 1945

Genre *Procamptoceras* Schaub, 1923

Considéré comme un Rupicaprinae, *Procamptoceras* est aujourd'hui rattaché aux Caprinae de la tribu des Rupicaprini (Duvernois & Guérin, 1989 ; Crégut-Bonnoure & Guérin, 1996). Il est connu par des restes épars attribués à la seule espèce *P. brivatense*.

Cette antilope est excessivement rare, une partie des matériaux lui étant attribuée notamment par S. Schaub (1923) correspondant souvent à d'autres espèces (Heintz *et al.*, 1974). Elle n'est vraiment connue en Europe occidentale qu'à Sénèze (MNQ 18 ; Schaub, 1923) (fig. 2). Toutefois parmi les restes qui lui sont attribués l'humérus FSL 16899 des collections de la faculté des Sciences de Lyon correspond à *Cervus philisi*.

En Europe orientale, elle est peut-être présente dès la MNQ 17 à Volax (Kostopoulos, 1996). Elle est notée à la même époque à Csarnóta 2 et Villány 3 (Schaub, 1932) ainsi qu'à Beremend 4 et Nagyarsanyhegy 4 (Kretzoi, 1956), mais je n'ai pu réviser ces deux derniers sites. A Villány 3, le canon antérieur UP 483 des collections du Naturhistorische Museum de Bâle (NMB) qui lui est attribué est en fait celui d'un *Cervus philisi*, et la première phalange (NMB, UP 490) est celle d'un *Hemitragus*. Seule la M2 supérieure NMB, UP 80 atteste bien de son existence. On la remarque au cours de la MNQ 18 à Slivnitsa (Spasov & Crégut-Bonnoure, 1999) de la MNQ 19 dans la péninsule italienne (Olivola ; Schaub, 1928) et dans les Balkans ainsi que (Kozarnika ; Fernandez *in* Guadelli *et al.*, 2004) et peut-être dans le cul de sac grec (Vassiloudi ; Kostopoulos, 1996). Il est indiqué aussi en Espagne à

Almenara 1 (Moyà-Solà, 1987) mais aucune description ni figuration ne sont fournies.

Genre *Pliotragus* Kretzoi, 1941

Le genre vient d'être identifié à la fin du Miocène à Stratzing en Autriche (Gentry, 2001). Il faut attendre la MNQ 16 pour le repérer à nouveau en Europe occidentale avec *P. ardeus* (Depéret, 1883) (fig. 2) : peut-être Vialette (Heintz *et al.*, 1974), Perrier-Etouaires (Depéret, 1884), Villaroya (= *Hesperoceras merlae* ; Villalta & Crusafont, 1956). On perd sa trace durant la MNQ17, sa présence à Roccaneyra n'étant pas assurée. Il réapparaît au cours de la MNQ18 à Senèze (Schaub, 1923) ; par contre la M2 supérieure qui lui est attribuée à Erpfingen (Lehmann, 1957) s'avère appartenir à *Megalovis* (Crégut-Bonnoure, 2002 b), comme très probablement l'autre spécimen incomplet.

Peut-être au Moyen-Orient (Sarikol Tepe ; Kostopoulos & Sen, 1999), et plus sûrement en Europe orientale l'espèce n'est reconnue qu'à partir de la MNQ 17 (Villány 3 : une M3 supérieure, NMB UP 504), La Pietriș (Rădulesco & Samson, 1990), Valea Grăunceanului (Bolomey, 1965). Elle s'observe dans la MNQ 18 : Slivnitsa (Spasov & Crégut-Bonnoure, 1999). Dans ce site, les restes sont différents de *P. ardeus* sans que pour l'instant leur statut ne soit élucidé (nouvelle espèce ou sous-espèce). Elle est signalée aussi à Leu (Rădulesco, 2005).

Récemment, une nouvelle forme a été identifiée dans le cul de sac grec, à Petralona : *P. macedonicus* Crégut-Bonnoure & Tsoukala, 2005. Il proviendrait des niveaux du début du Pléistocène moyen.

Genre *Gallogoral* Guérin, 1965

La position taxonomique de *Gallogoral* ne fait pas l'unanimité (Rupicaprini ou Nemorhedini). Le genre est monospécifique avec *G. meneghinii* (Rütimeyer, 1878).

On le trouve en Europe occidentale à partir de la MNQ 17 (fig. 2) : Perrier-Pardines, Puebla de Valverde, Saint Vallier (Heintz, 1964, 1966 ; Crégut-Bonnoure *in* Valli & Crégut-Bonnoure 2004). Il perdure dans la MNQ 18 : Le Coupet, Chilhac I (Schaub, 1943), Chilhac II (Bœuf, 1983), Senèze (Schaub, 1923). A l'extrême début de la MNQ 19 on le remarque en Italie à Olivola (Rütimeyer, 1878 ; Schaub, 1928).

Sa répartition temporelle est identique en Europe orientale :

- MNQ 17 : Sésκλο (Athassiou, 2002 a), Dafnero (Kostopoulos, 1996), Volax (Kostopoulos, 1996, 1997)
- MNQ 18 : Slivnitsa (Spasov & Crégut-Bonnoure, 1999).

Gallogoral s'est maintenu au début du Pléistocène inférieur dans le Caucase (Dmanissi ; Bukhsianidze, 2005).

A Volakas (Kostopoulos, 1997) et à Sésκλο la sous-espèce *G. meneghinii sickenbergii* Kostopoulos, 1997 a été reconnue. Elle pourrait exister à Dmanissi

(Bukhsianidze, 2005) ainsi qu'à Slivnitsa (Spasov, 2005).

Genre *Rupicapra* Blainville, 1816

Jusqu'à très récemment, l'émergence du genre *Rupicapra*, n'était avérée qu'à partir du Pléistocène moyen. La découverte de restes caractéristiques dans les Balkans à savoir en Bulgarie à Kozarnika (Fernandez *in* Guadelli *et al.* 2004 ; Crégut-Bonnoure & Fernandez, à paraître) et peut-être au Montenegro à Trlica (Crégut-Bonnoure & Dimitrijevic, 2006), prouve une origine plus ancienne, en l'occurrence dès la MNQ 19 ainsi que dans la première partie de la MNQ 20 (fig. 2).

Il faut attendre la MNQ 22 pour retrouver des indices de la présence de ce Rupicaprini en Europe occidentale : Caune de l'Arago (Crégut, 1979 ; Rivals, 2002, 2005 a). Un deuxième hiatus s'observe et ce n'est qu'à partir de la fin du Pléistocène moyen (MNQ 24) que l'on trouve ce genre un peu partout en Europe occidentale et orientale (Massini & Lovari, 1988 ; Crégut-Bonnoure, 1992 a, b ; Crégut-Bonnoure & Guérin, 1996). En France, dès cette période, les deux espèces actuelles sont clairement identifiables : *R. rupicapra* (Les Cèdres ; Crégut-Bonnoure, 1989) et *R. pyrenaica* (La Niche ; Crégut-Bonnoure, 1992 b ; Cap de la Bielle ; Clot & Marsan, 1986).

Tribu *Ovibovini* Gray, 1872

Genre *Megalovis* Schaub, 1923

Megalovis est présent en Asie au Villafranchien ou au moins deux espèces existent : *M. piveteaui* Schaub, 1937 et *M. wimani* Schaub, 1937. Pendant longtemps en Europe, il était connu uniquement de la MNQ 18 avec le *M. latifrons* Schaub, 1923 des sites occidentaux de Senèze (Schaub, 1923, 1943) et Erpfinger Höhle (Lehmann, 1957), et du site oriental de Fantana lui Mitilan (Rădulesco & Samson, 1962) (fig. 3). La découverte de Varshets montre qu'en Europe orientale l'histoire du genre et de l'espèce est plus ancienne, débutant à partir de la MNQ 17 (Spasov & Crégut-Bonnoure, 1999). L'attribution du métapode de Fantana lui Mitilan à *M. latifrons* pose problème du fait de ses caractéristiques biométriques (Crégut-Bonnoure, 2002 b) : la facette pour l'onciforme est relativement large tandis que la facette pour le capitato-trapézoïde est relativement étroite, alors que l'inverse s'observe à Senèze (Crégut-Bonnoure, 2002 b). Par ailleurs, à Slivnitsa la morphologie dentaire diffère de celles du *M. latifrons* de Senèze (MNQ 18 ; Spasov & Crégut-Bonnoure, 1999 ; Spasov, 2005 ; Crégut-Bonnoure, 2002 b). Cette variabilité pourrait être d'ordre géographique. Il conviendrait alors d'attribuer les individus bulgares et roumains à *M. latifrons* ssp. (Crégut-Bonnoure, 2002 b), mais la présence d'une autre espèce n'est pas exclue (Spasov, 2005). Dans l'état actuel des connaissances, *M. latifrons* ne semble pas dépasser la MNQ 18.

Une autre espèce qui vient d'être identifiée dans les Balkans, dans le site de la fin de la première partie de la MNQ 20 de Trlica : *M. balcanicus* Crégut-Bonnoure &

Sites	<i>Procampoceras brivatense</i>		<i>Galligoral meneghini</i>		<i>Pliotrugus</i>		<i>Rupicapra</i>			
	Zone orientale	Zone occidentale	Zone orientale	Zone occidentale	Zone orientale <i>ardens</i>	Zone orientale <i>macedonicus</i>	Zone orientale <i>ardens</i>	Zone orientale <i>rupicapra</i> sp.	Zone orientale <i>rupicapra</i>	Zone occidentale <i>pyrenaea</i>
HOLOCENE										
PLEISTOCENE										
Pliéistocène supérieur										
Pliéistocène moyen										
MNQ 24										
Kozarnika (A2)										
Les Cèdres										
Cap de la Bielle										
La Niche										
MNQ 22										
Arago										
MNQ 20 (2 ^o partie)										
Sussenborn										
Petralona - niveau indéterminé										
Pliéistocène inférieur										
MNQ 20 (1 ^o partie)										
Tritica										
Kozarnika (B2-2; Couche 11c)										
MNQ 19										
Kozarnika (B2-2; Couches 13 & 14)										
Vassiloudi										
Dmanissi										
Olivola										
GELASIEN										
MNQ 18										
Leu										
Senéze										
Slivnitsa										
Valea Graunceanului										
Chilhac II										
Chilhac I										
Costa San Giacomo										
Le Coupet										
MNQ 17										
Saint Vallier										
Puebla de Valverde										
Vatera										
Volax										
Dafnero										
Sesklo										
Villany 3										
La Pietris										
Sarikol Tepe										
Montoussé 5										
Perrier-Pardines										
Perrier-Rocanevra										
MNQ 16										
Vilaroya										
Perrier-Étonnaires										
Viallette										
PLIOCENE										
MN 15										

Fig. 2 : Répartitions chronologique et géographique des genres *Procampoceras*, *Galligoral*, *Pliotrugus* et *Rupicapra*.
 Fig. 2: Chronological and geographical distribution of the genera *Procampoceras*, *Galligoral*, *Pliotrugus* and *Rupicapra*.

Dimitrijevic, 2006. Son existence est hautement probable dans les couches 12 et 11c du site bulgare de Kozarnika, datées elles aussi de la fin de la première partie de la MNQ 20, mais plus anciens que ceux de Trlica (Crégut-Bonnoure & Fernandez, à paraître). C'est à ce taxon qu'il faut attribuer les restes italiens de Pirro Nord (Ovibovini indet. in De Giuli *et al.*, 1990 ; *Megalovis* sp. in Crégut-Bonnoure, 2002b ; Crégut-Bonnoure & Dimitrijevic, 2006).

L'extension géographique et chronologique du genre pourrait être plus importante : les caractéristiques morphologique du crâne et des chevilles osseuses, établies grâce à *M. balcanicus*, permettant d'envisager une parenté avec le genre nord américain *Euceratherium* Sinclair & Furlong (1904) qui apparaît durant la MNQ 18 (Ivirgtonian, environ 1,9 Ma) et dont la trace est suivie jusque vers -11 500 ans BP (Kurtén & Anderson, 1980).

Genre *Soergelia* Schaub, 1932

C'est en Europe orientale, à Villány 3, que l'on repère la trace la plus ancienne de l'antilope de Soergel (MNQ 17) sans qu'il soit possible pour l'instant de définir l'espèce correspondante (Kleiner Bovide (?) in Schaub, 1932 ; Crégut-Bonnoure, 2002 b) (fig. 3). On retrouve le genre au début du Pléistocène inférieur à Dmanissi (Vekua, 1995) ; une relation avec *S. minor* du Pléistocène inférieur a été envisagée (Bukshianidze, 2005), mais les caractéristiques anatomiques et biométriques de ce matériel ne le valident pas (Crégut-Bonnoure, 2002 b).

Au Pléistocène inférieur, trois à quatre espèces sont identifiées : *S. minor*, *S. brigittae*, *Soergelia* sp., *S. intermedia*

S. minor Moyà-Solà, 1987 se note en Espagne (Venta Micena, Barranco León ; Moyà-Solà, 1987) ainsi que dans les Pays Bas (Maasvlake I ; van Kolfschoten & Vervoort-Kerkhoff, 1999). Elle paraît caractériser en Europe occidentale une phase tempérée du Pléistocène inférieur (Crégut-Bonnoure, 2002 b).

En Europe orientale s'observe *S. brigittae* Kostopoulos, 1996 qui a été définie en Grèce à Apollonia 1 (Kostopoulos, 1996, 1997). Il est possible qu'elle ait atteint la France. En effet, les restes du Vallonnet, diversement interprétés (*Ovis* in Moullé, 1992 – *Ammotragus* in Moullé *et al.*, 2004), correspondent à un mélange entre *Hemitragus* et *Soergelia*, et les caractères morphométriques de cette dernière s'accordent plutôt avec l'antilope grecque (Crégut-Bonnoure, 2002 b, 2006 ; Crégut-Bonnoure & Dimitrijevic, 2006).

Une *Soergelia* est connue en Europe occidentale à Malbattu (*Capra rozeti* in Pomel, 1844 ; Crégut-Bonnoure, 2002 b). Elle est différente de *S. minor*. Sa parenté avec *S. elisabethae* du Pléistocène moyen a été envisagée (Crégut-Bonnoure & Guérin, 1996) mais la morphologie et les données biométriques ne permettent plus de retenir cette hypothèse (Crégut-Bonnoure, 2002 b). Ses rapports avec *S. brigittae* ne peuvent être établis par manque d'éléments anatomiques comparables.

S. intermedia vient d'être définie dans les Balkans à Trlica (Crégut-Bonnoure & Dimitrijevic, 2006). C'est très probablement ce taxon que l'on observe dans les niveaux de base de Kozarnika attribués à la MNQ 19 et à la première partie de la MNQ 20 (Crégut-Bonnoure & Fernandez, à paraître). La *Soergelia* de Dealul Viilor (Rădulesco, 2005) pourrait aussi lui correspondre.

Au Pléistocène moyen, une seule espèce est identifiée. Il s'agit de *S. elisabethae*, qui pourrait résulter de l'évolution de *S. intermedia*, et que l'on trouve en Europe occidentale dès le début du Pléistocène moyen : Süssenborn (Kahlke, 1969a), La Tour de Grimaldi (= *C. primigenia* in Rivière, 1879) (Crégut-Bonnoure, 2002 b). Sa présence est confirmée devant la MNQ 22 : Kapellenberg (Kahlke, 1969a), Igue de Saint-Sol Belcastel (= *Praeovibos priscus* in Philippe *et al.*, 1980 ; Crégut-Bonnoure, 2002b). Elle reste en Europe jusqu'à la fin du Pléistocène moyen : Bad Frankenhausen (une mandibule attribuée à une jeune femelle de *P. priscus* in Kahlke, 1963). Sa présence devant la MNQ 22 est aussi attestée en Europe orientale : Bugulesti (Rădulesco & Samson, 1965) et peut-être Zlatý Kůň (Fejfar, 1961). Sa distribution géographique est importante puisqu'on l'observe dans le nord de l'Asie (Sher, 1971) ainsi qu'en Amérique du Nord (Harington, 1989 ; Kurtén & Anderson, 1980).

Genre *Praeovibos* Staudinger, 1908

Le bœuf musqué archaïque, *Praeovibos*, est très caractéristique du Pléistocène où il est représenté par deux espèces de morphologie bien distincte (Crégut-Bonnoure, 2002 b, 2006 a & b).

La plus ancienne caractérise les zones méridionales européennes de la MNQ 19 et de la première partie de la MNQ 20 (fig. 3). Elle est repérée en Europe occidentale partout où le genre a été indiqué : Casa Frata (De Giuli & Masini, 1983), Quibas (Montoya *et al.*, 1999), Barranco de los Conejos (Moyà-Solà, 1987), Venta Micena (Moyà-Solà, 1987), le Vallonnet (Moullé, 1996-97) ; peut-être aussi à Almenara 1-3 (Moyà-Solà & Menendez, 1987) et Atapuerca TD7 (Made, 1998, 2001), mais le matériel n'a pu être révisé et aucune figuration des éléments n'existe. En Europe orientale, elle n'a été localisée qu'à Apollonia 1 (Kostopoulos, 1996, 1997). Il s'agit de *P. mediterraneus* Crégut-Bonnoure, 2002 (2002 b). La question de sa présence est posée à Dmanissi où des dents et des métapodes sont attribués à un Ovibovini indéterminé (Bukshianidze, 2005). La morphologie du métacarpien III+IV qui est figuré (fig. V-1 p. 125) est en tout point similaire à celle du métacarpien du *Praeovibos* de Casa Frata. La M3 supérieure partage avec celle de *P. mediterraneus* des lobes pincés lingualemment, une surface linguale du dernier lobe peu fuyante vers l'arrière et l'extérieur et une surface interstylière mésiale convexe du fait de la dilatation importante du paracône ; par contre elle s'en différencie par l'absence de l'îlot labial, de colonnette sur le bord postéro-lingual du lobe mésial et d'aile métastylière (Bukshianidze, 2005 : fig. V-2 p. 126).

Sites	Eulhyoceros hessolicus		Megalovius		Soergelia					Praevivobos			Ovibos					
	Zone orientale	Zone occidentale	Zone orientale	Zone occidentale	Zone orientale	Zone occidentale	Zone orientale	Zone occidentale	Zone orientale	Zone occidentale	Zone orientale	Zone occidentale	Zone orientale	Zone occidentale				
	latifrons	balkanicus	latifrons	balkanicus	sp. 2	brigitatae	intermedia	elisaethae	brigitatae	minor	brigitatae	elisaethae	priscus	mediterraneus	priscus	Zone orientale	Zone occidentale	
Holocène																		
Pleistocène																		
Pleistocène supérieur																		
MNQ 26																		
Pleistocène moyen																		
MNQ 22																		
Bad Frankenhausen								X										
Arago								X										
IGNE de Saint Sol Belcastel								X										
Cueva Victoria								X										
Kappelenberg								X										
Mosbach II, Bieichowitz								X										
Karlich								X										
Szanska Skala								X										
Zlaty Kun								X										
Buganlesti								X										
MNQ 21																		
Westbury-sub-Mendip																		
MNQ 20 (2 ^e partie)																		
Kozarnika (B2-1)																		
Tour de Grimaldi																		
Walcot																		
Escles																		
Triningham																		
Obergrünzberg																		
Süssenborn																		
Pleistocène inférieur																		
MNQ 20 (1 ^{re} partie)																		
Trilica																		
Pirro Nord																		
Maasvalakte I																		
Le Vallonet																		
Atapuerca TD7																		
Barranco Leon																		
Venta Micena																		
Barranco de los Conejos																		
Almenara 1-3																		
Quibas																		
Apollonia I																		
Kozarnika (B2-2; Couches 12 & 11c)																		
Telou-3																		
Melhartu																		
MNQ 19																		
Kozarnika (B2-2; Couches 13 & 14)																		
Casa Prata																		
Dmanissi																		
GELASIEN																		
MNQ 18																		
Fantana lui Mihalai																		
Serçe																		
Erfinger Höhle																		
Silvânia																		
MNQ 17																		
Seslő																		
Varshet																		
Villány 3																		
MNQ 16																		
PLIOCÈNE																		
MN 15																		

Fig. 3 : Répartitions chronologique et géographique des genres *Megalovius*, *Soergelia*, *Praevivobos* et *Ovibos*.
 Fig. 3: Chronological and geographical distribution of the genera *Megalovius*, *Soergelia*, *Praevivobos* and *Ovibos*.

Ces différences sont sûrement liées à l'ancienneté des restes de Dmanissi.

La forme de *Praeovibos* la plus récente est habituelle aux milieux froids de l'Europe occidentale du Pléistocène moyen : *P. priscus* Staudinger, 1908. Ses restes sont relativement nombreux en Europe occidentale : Süssenborn (Crégut-Bonnoure, 2002 b, 2006), Tringham (Dawkins, 1883), Walcot et Eccles (Reynolds, 1934), Westbury-sub-Mendip (cf. *Soergelia elisabethae* in Gentry, 1999 ; Crégut-Bonnoure, 2002b), Mosbach II (*P. schmidtgeni* in Schertz, 1937), peut-être Karlich (Kolfschoten, 1990), Bielchowitz (Kowarzik, 1912), Caune de l'Arago (Crégut, 1979 ; Crégut & Guérin, 1979), Cueva Victoria (Crégut-Bonnoure, 2002 b). Elle est aussi bien répandue en Europe plus orientale : Stránská Skála (Schirmeifen, 1927), Zlatý Kůň (Fejfar, 1961). Deux sous-espèces sont reconnaissables : *P. priscus priscus* Staudinger, 1908, de grande taille, que l'on reconnaît au début et au milieu du Pléistocène moyen, dans le domaine continental (Süssenborn, Mosbach, Bad Frankenhausen) et *P. priscus delumleyi* Crégut-Bonnoure, 2002 de l'interglaciaire du Cromérien (Westbury-sub-Mendip) et des zones méridionales de l'Europe (Caune de l'Arago, Cueva Victoria). L'apparition de *P. priscus* pourrait prendre racine à la fin du Pléistocène inférieur sous réserve que la datation du site de Maasvlakte I soit confirmée (van Kolfschoten & Vervoort-Kerkhoff, 1999). Vers l'Est, on le trouve jusqu'en Sibérie (Sher, 1971) où il cohabite avec *P. beringiensis* Sher, 1971 ainsi qu'en Amérique du Nord (McDonald *et al.*, 1991).

L'existence en Europe d'un autre bœuf musqué *P. recticornis* (Ryziewicz, 1934) à Radotin en République Tchèque et à Wettin en Allemagne, a été envisagée par J.N. McDonald, C.E. Ray & C.R. Harington (1991) mais est sujette à discussion (Crégut-Bonnoure, 2002 b).

Genre *Ovibos* de Blainville, 1816

Le genre actuel est monospécifique avec *O. moschatus* Zimmermann, 1780. Les avis divergent sur la position spécifique des restes fossiles qui sont attribués soit à *O. pallantis* H.-Smith, 1827, soit à *O. moschatus* soit à *O. moschatus pallantis*. Les analyses morphométriques des crânes et os canons ne permettant pas de paralléliser le bœuf musqué fossile d'Europe avec *O. moschatus* actuel (Crégut-Bonnoure, 2002 b), *O. pallantis* semble devoir être retenu pour désigner les restes fossiles d'Eurasie, ce qui est aussi le point de vue de A.V. Sher (1971) et A. N. Tikhonov (1998).

L'espèce émerge en Europe occidentale au début du Pléistocène moyen (Süssenborn, Obergünzberg ; Kahlke, 1963, 1969b) (fig. 3). Le spécimen trouvé dans un magasin à Barnwell pourrait provenir des séries du Cromer Forest Bed (Kahlke, 1964). Nous n'avons aucune donnée pour la MNQ 22. Durant la MNQ 24, l'espèce se note dans les localités de Körbisdorf, Mülheim/Ruhr, Hameln, Wettin et Möckhern (Raufuss & von Koenigswald, 1999). C'est au cours de la MNQ 26 que l'extension est maximale : nord de l'Espagne,

France, Grande Bretagne, Suède, Norvège, Danemark, Belgique, Pays Bas, Suisse, Allemagne, Autriche (Crégut-Bonnoure, 1984 ; Raufuss & von Koenigswald, 1999).

En Europe orientale, le bœuf musqué est identifié en Pologne, Russie, République Tchèque, Hongrie, Roumanie, Croatie. Vers le nord-est, il se rencontre jusqu'en Sibérie (Sher, 1971) ainsi qu'en Amérique du Nord (Kurtén & Anderson, 1980).

Tribu *Ovini* Crégut-Bonnoure, 2002

Genre *Ovis* Linné, 1758

Le genre *Ovis* est connu en Chine depuis le Villafranchien avec *O. shantungensis* Teilhard de Chardin & Piveteau, 1930 et *O. zdanskyi* Bohlin, 1938.

En Europe, le mouflon est reconnaissable dans deux gisements villafranchiens (fig. 4). En Occident, il est représenté à Senez par un reste crânien (Schaub, 1943) de type *O. ammon*, dont l'origine stratigraphique est douteuse et qui diffère de l'*O. ammon antiqua* (Pommerol, 1880) du Pléistocène moyen (Crégut-Bonnoure, 2002 b, 2006 a & b). Dans les Balkans, il est attesté à Slivnitsa (MNQ 17 ; Spassov & Crégut-Bonnoure, 1999) par une deuxième phalange aux proportions identiques à celles du mouflon antique (Crégut-Bonnoure, 2002 b). A la fin de la première partie de la MNQ 20, *Ovis* est repérable en Grèce à Apollonia I (Kostopoulos *et al.*, 2002) grâce à une molaire supérieure morphométriquement similaire à celle d'*O. ammon antiqua* (Crégut-Bonnoure, 2002 b, 2006 a & b).

Au Pléistocène moyen, c'est *O. ammon antiqua* que l'on retrouve sur l'ensemble de l'Europe : à l'ouest à Westbury-sub-Mendip (*Ovis* ou *Capra* in Gentry, 1999 ; Crégut-Bonnoure, 2002 b), Magliana (Portis, 1918), Visogliano (Cattani *et al.*, 1991), Arago (Crégut, 1979), Pont-du-Château (Pommerol, 1880), Camp-de-Peyre (Delpech *et al.*, 1978), Cueva Victoria (Crégut-Bonnoure, 1999) ; à l'est à Uppony I (Jánossy, 1969), Tarkö (Jánossy, 1986), Maloměřice-Zmolky, Stránská Skála et Tuřany (Musil, 1968). A l'exception de Westbury-sub-Mendip qui date de la MNQ 21, tous ces gisements correspondent à la MNQ 22. L'espèce perdure au-delà de la période dans le cul-de sac ibérique où elle a été repérée dans les niveaux rissiens de Galeria Pesada (Brugal, 2004 ; Crégut-Bonnoure & Brugal, à paraître) et plus à l'Est aux confins orientaux de l'Asie là aussi dans des niveaux de la fin du Pléistocène moyen : Koudaro I (Crégut-Bonnoure, 2002 b ; Crégut-Bonnoure & Barychnikov, 2005). Dans la même zone, elle a été identifiée à Sakajia (Crégut-Bonnoure, 2002 b), ainsi qu'à Ortvala, Azykh et Taglar (Rivals, 2002, 2005) sites rapportés au Pléistocène supérieur (Würm ancien). Il est hautement probable qu'elle soit aussi présente à la même période à Mezmaiskaya (Crégut-Bonnoure, 2002 b).

Une autre espèce est identifiée en Europe orientale : *O. argaloides* décrit des niveaux du Pléistocène supérieur de Čertova Díra en République Tchèque par Nehring (1891) ; elle est indiquée en Roumanie dans

les couches moustériennes de la grotte de Bordu-Mare (Gaal, 1941) ainsi qu'à Ponorici (Wolf, 1941). Aucun de ces restes n'a pu être révisé.

Dans les Balkans, un mouflon différent des taxons précédents est distinguable à Kozarnika (Fernandez *in* Guadelli *et al.*, 2004). La trace de cet *Ovis* sp. se note dans une grande partie des niveaux soit de la MNQ 19 à la MNQ 24, c'est-à-dire du Pléistocène inférieur jusqu'à ceux de la fin du Pléistocène moyen (Crégut-Bonnoure & Fernandez, à paraître).

Tribu Caprini Gray, 1821

Genre *Hemitragus* Hodgson, 1841

Hemitragus émerge dans la MNQ 17 en Europe orientale : Csarnóta 2 et Villány 3 (Schaub, 1932) (fig. 4). Il est représenté par une espèce plutôt grande : *H. orientalis* Crégut-Bonnoure & Spassov, 2005. On retrouve le taxon dans la MNQ 18 à Slivnitsa (Spassov & Crégut-Bonnoure, 1999). En Europe occidentale, on peut attribuer à *H. orientalis* une mandibule fragmentaire inédite de Senèze (NMB, Se 402). Si les éléments de Collepardo attribués à "*Hemitragus* cf. *H. stehlini*" (*in* Gliozzi *et al.*, 1997), qui n'ont pas encore été révisés, correspondent bien au tahr il y a une forte probabilité pour qu'il s'agisse d'*H. orientalis* (Crégut-Bonnoure, 2002b). Quoiqu'il en soit, la présence assurée d'*H. orientalis* à Senèze révèle une apparition synchrone sur l'ensemble de l'Europe.

Au Pléistocène inférieur, *Hemitragus* existe aux confins occidentaux de l'Asie à Dmanissi où les dents attribuées à *Capra* présentent tous les caractères du genre et de l'espèce (Bukhsianidze, 2005 : pl. II-3 p. 67, pl. II-4 p. 68). On l'observe aussi à Apollonia I (Kostopoulos *et al.*, 2002 ; Crégut-Bonnoure, 2002 b), à Kozarnika (Fernandez *in* Guadelli *et al.*, 2004) et peut-être à Vólos (Meulen & Kolfshotten, 1988) ainsi qu'au Vallonnet (Moullé, 1992), Au Vallonnet, à Apollonia et Kozarnika, il pourrait s'agir d'une forme évoluée d'*H. orientalis* (Crégut-Bonnoure, 2002 b ; Crégut-Bonnoure & Fernandez, à paraître). Un os canon postérieur pose la question de la présence de l'espèce à Soleilhac (Crégut-Bonnoure, 2002 b) au début du Pléistocène moyen mais cette attribution ne fait pas l'unanimité (*H. bonali* *in* Moullé, 2006).

Dans la première partie de la MNQ 20 s'observe aussi le petit *H. albus* (Moyà-Solà, 1987) qui paraît être endémique au cul de sac espagnol. L'espèce existe à Venta Micena (*Capra alba* *in* Moyà-Solà, 1987), Quibas (d'après photographies ; Montoya *et al.*, 1999 : pl. 4 p. 151, pl. 5 p. 154) et très probablement dans tous les sites où *Capra alba* Moyà-Solà, 1987 est mentionné : Barranco León (Agusti *et al.*, 1987), Fuente Nueva 2 (Moyà-Solà & Menendez, 1986), Fuente Nueva 3 (Turcq *et al.*, 1996), Guadiz-Baza (Moyà-Solà & Menendez, 1986).

La troisième espèce connue de tahr est *H. bonali* Harlé & Stehlin, 1913 qui pourrait être présent dès la MNQ 21 en Europe occidentale (Westbury-sub-Mendip ; *Ovis* ou *Capra* *in* Gentry, 1999 ; Crégut-Bonnoure, 2002 b). L'espèce est par la suite bien répandue :

- MNQ 22 : Hundsheim (Daxner, 1968), Escale (Bonifay, 1974-1975), Arago (Crégut, 1979), Cueva Victoria (Crégut-Bonnoure, 1999), Atapuerca (*Capra* *in* Sánchez Chillón, 1997), Pech-de-l'Azé II (Martini-Jacquín 1984 a), grotte Harlé (Harlé & Stehlin, 1913), grotte de l'Église (Laville *et al.*, 1972), grotte XIV (Guadelli, 1994), Aldène (Couche K ; Bonifay, 1989), Terra Amata (Mourer-Chauviré & Renault-Miskovsky, 1980), Bérigoule (Crégut-Bonnoure, 2002 b).

- MNQ 23 : Aldène (couches I & X3), Balaruc VII (Crégut-Bonnoure, 1988), Orgnac 3 (Couche 7 ; Aouraghe 1992), Igue-des-Rameaux (Crégut-Bonnoure, 2002 b).

- MNQ 24 : Aldène (couches G & H), Abîmes de La Fage (Crégut-Bonnoure, 2002 b), Combe Grenal (Delpech & Prat, 1995), Coudoulous I (Jaubert *et al.* 1999), Orgnac 3 (Couche 2, 3, 4), Payre II (Lamarque, 1996), Baume Bonne (Psathi, 1996), Abri Vaufray (Delpech, 1988), peut-être La Pineta (Peretto *et al.*, 1983). Il est aussi présent dans le cul de sac ibérique, au Portugal, à Galeria Pesada (Brugal, 2004 ; Crégut-Bonnoure & Brugal, à paraître).

H. bonali n'est pas encore identifié en Europe orientale mais il existe aux portes orientales de l'Asie dans les niveaux de la fin de la MNQ 24 de Koudaro 1 (Crégut-Bonnoure & Barychnikov, 2005).

H. cedrensis Crégut-Bonnoure, 1989 est la dernière espèce reconnue en Europe. Elle est endémique au sud-est de la France, à la fin du Pléistocène moyen : Cimay, Les Cèdres et Rigabe (Crégut-Bonnoure, 1989), Le Bau de l'Aubesier (Fernandez, 2001, 2006). Elle persiste au tout début du Pléistocène supérieur (MNQ 25) : Saint-Marcel d'Ardèche (Crégut-Bonnoure, 1989), Arago (complexe supérieur ; Rivals, 2002, 2005).

Genre *Capra* Linné, 1758

Toutes les mentions de la présence du genre dans le Miocène et le Pliocène de l'Europe occidentale, du Moyen-Orient et de l'Afrique du Nord se sont révélées erronées (Crégut-Bonnoure, 2002 b, 2006). Très récemment, deux fragments crâniens prouvent l'existence du genre dès le début du Pléistocène inférieur en Asie orientale (Dmanissi ; Bukhsianidze, 2005) (fig. 4).

Comme pour *Rupicapra*, la trace du taxon se perd jusqu'au Pléistocène moyen où quelques restes permettent l'identification du genre en Europe orientale au début de la période (première partie de la MNQ 20 *Capra* sp., Kozarnika ; Fernandez *in* Guadelli *et al.*, 2004 ; Crégut-Bonnoure & Fernandez, à paraître). Il faut attendre la MNQ 24 pour observer sa diffusion aussi bien en Europe orientale (Petralona ; Crégut-Bonnoure & Tsoukala, 2005) qu'en Europe occidentale (Le Coustal, Rigabe (couche X) brèche du Prince, grotte de l'Observatoire, Camburg ; Crégut-Bonnoure, 1992 c). Il s'agit d'un bouquetin de type alpin (*C. ibex* Linné, 1758). On le rencontre dans toute la zone alpine occidentale, y compris jusque dans la botte italienne.

En Europe orientale, quatre espèces sont signalées : *C. severtzowi* Menzbier, 1887, qui se trouve actuellement dans la partie la plus occidentale du Caucase (bouquetin de Mingrèlie ; Mottl, 1938), *C. carpathorum* Koch, 1891 et *C. prisca* (Woldrich, 1893). Ce dernier pourrait être un synonyme de *C. carpathorum* qui semble correspondre à un *C. ibex* (Rădulescu, 1969 ; Crégut-Bonnoure, 2002 b).

Aucun des trois bouquetins précédents n'a pu être révisé, ce qui n'est pas le cas de *C. caucasica*. L'espèce se rencontre en Transcaucasie dès la fin de la MNQ 24 à Koudaro I (Barychnikov, 1989 ; Crégut-Bonnoure & Baryshnikov, 2005). Il perdure au début de la MNQ 26 dans toute la chaîne caucasienne : Koudaro III, Ortvala, Tsutskhvat, Mezmaskaïa, Sacurbliia et Sakazia (Crégut-Bonnoure, 2002 b), Tsona et Dzudzouana (Rivals, 2002, 2005). Je ne dispose pas de données pour la fin de la MNQ 26, mais le taxon étant de nos jours encore présent dans cette partie géographique, il y a une forte probabilité pour qu'il s'y soit maintenu lors de la dernière période glaciaire. Dès la MNQ 25, l'espèce diffuse vers l'Ouest puisqu'on l'observe en France à l'Abri Moula (Defleur *et al.*, 2001) et à Saint-Marcel d'Ardèche (Crégut-Bonnoure, 1992 d). On la retrouve dans l'hexagone au début de la MNQ 26 : Bau de l'Aubesier (Fernandez, 2001), Adaouste (Defleur *et al.*, 1994), Saint-Marcel-d'Ardèche (Crégut-Bonnoure, 1992 d), Grotte de l'Arche (Rivals & Testu, 2006), Arago (complexe supérieur ; Rivals 2002, 2005 b), la Vacheresse, la Balauzière, La Baume Longue, l'aven de Coulon, l'Hortus et Le Trou de la Crouzade (Crégut-Bonnoure, 2002 c), Soulabé, Malarnaud, Le Portel Ouest (Crégut-Bonnoure, 1992 c), Grotte Marie (Crochet *et al.*, sous presse). Il s'agit de *C. caucasica praepyrenaica* Crégut-Bonnoure, 2002 dont on suit la transformation au Würm III (Bouxès, Montferrand, Cottier) vers *C. pyrenaica* (Schinz, 1838) qui est une espèce de la péninsule ibérique mais aussi du sud du Massif Central français (Crégut-Bonnoure, 2002 b, 2006 a).

La très récente découverte de *C. caucasica* à Kozarnika dans un niveau du Würm ancien d'environ 45.000 ans (Fernandez *in* Guadelli *et al.*, 2004 ; Crégut-Bonnoure & Fernandez, à paraître), est importante car elle confirme bien la diffusion de l'espèce au-delà du Caucase. Elle montre aussi que les Balkans ont été une voie de passage vers l'Occident.

DONNÉES DE LA MORPHOLOGIE DENTAIRE

L'analyse de la morphologie dentaire met en avant une affinité entre les formes du Pliocène terminal et du Pléistocène inférieur. En effet, pour ces deux périodes, la couronne des dents jugales est relativement basse et épaisse à la base alors qu'à partir du Pléistocène moyen la couronne s'accroît en hauteur et s'amincit.

J'ai tenté de visualiser cette observation à l'aide de diagrammes de Simpson, en considérant les molaires non usées ou en cours d'usure et en calculant l'indice

de l'épaisseur de la base de la couronne par rapport au sommet (fig. 5 à 7). La courbe de l'indice par molaire n'est pas très différente entre les formes des MNQ 17 à 20, l'ensemble se situant plutôt dans la zone supérieure du graphe. Les espèces du Pléistocène moyen et supérieur s'isolent très bien de ce groupe : les couronnes étant plus aplaties, les courbes sont décalées vers le bas du graphe. Toutefois chez les Ovibovini *P. priscus* et *S. elisabethae* font exception (fig. 7). J'ai aussi couplé l'épaisseur à la base avec la hauteur du fût (fig. 8 à 10). A nouveau les populations les plus anciennes constituent un ensemble bien groupé, qui reste à proximité de la base de référence du graphe tandis que celles du Pléistocène moyen et supérieur, elles aussi groupées, sont décalées vers le bas du graphe. Le détail pour les seuls Ovibovini et Caprini montre clairement la tendance à l'aplatissement de la couronne à partir du Pléistocène moyen.

4 - DISCUSSION

D'environ – 3 Ma à l'Holocène, une augmentation de la biodiversité s'observe. Ce processus n'est pas uniforme. Il s'effectue en plusieurs étapes et à des vitesses différentes : il y a en effet un diachronisme dans les apparitions et les disparitions des taxons entre les zones orientales et occidentales, un phénomène qui est connu pour d'autres taxons (Bonifay & Brugal, 1996 ; Spassov, 2000 ; Kostopoulos *et al.*, 2002). Plusieurs genres apparaissent beaucoup plus tôt à l'Est, dans le Caucase et les Balkans (*Megalovis*, *Praeovibos*, *Capra*, *Rupicapra*), voire même n'atteignent jamais les zones occidentales (*Pontoceros*, *Parastrepsiceros*, *Euthyceros*) ; d'autres subsistent plus longtemps dans les culs-de-sac de l'Europe méridionale que sont la Péninsule ibérique, l'Italie, la Grèce, le Montenegro (*Gazella*, *Gazellospira*, *Procamptoceras*, *Pliotragus*, *Gallogoral*, *Megalovis*, *Ovis*) ou bien dans le Caucase (*Gallogoral*). Malgré cela, on peut établir la succession des principaux événements.

La MNQ 16 est une période charnière. Quatre espèces sont observées : *P. sokolovi*, *G. borbonica*, *P. ardeus*, *G. torticornis*. *Parastrepsiceros* reste un genre énigmatique, rare et cantonné semble-t-il à cette période. *G. borbonica* fait le lien avec le début du Pliocène où elle a été répertoriée mais aussi avec le Miocène puisque le genre y est présent dès la MN 9 avec plusieurs espèces : *G. ancycensis* Tekkaya, 1973 (MN 9/10), *G. pilgrimi* Bohlin, 1935 (MN 11), *G. capricornis* Wagner, 1848 (MN 11), *G. deperdita* Gervais, 1847 (MN 15). L'évolution de *Gazella* va se poursuivre jusqu'à nos jours. *P. ardeus* fait lui aussi le lien avec le Néogène, du fait de la présence du genre au Miocène. *G. torticornis* est un nouveau venu dont la trace sera suivie jusqu'au Pléistocène inférieur en Europe méridionale. Quant à *P. ardeus*, il ne dépasse pas la biozone 18. Cependant, on doit admettre la survivance du genre *Pliotragus* quelque part en Europe au

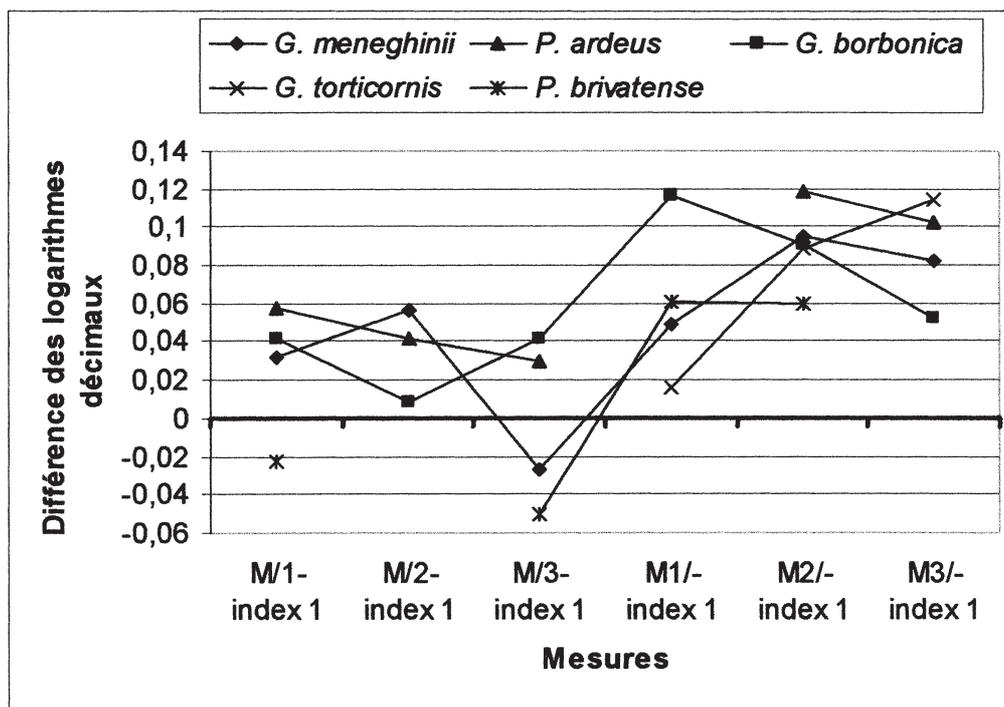


Fig. 5 : Diagramme des rapports de l'indice de l'épaisseur de la base de la couronne par rapport au sommet des molaires inférieures et supérieures pour les genres *Procampoceras*, *Gallogoral*, *Pliotragus* *Gazella* et *Gazellospira*.

Fig. 5: Ratio-diagram of the index of the bucco-lingual diameter at the base to the bucco-lingual diameter at the top of the lower and upper molars, genera *Procampoceras*, *Gallogoral*, *Pliotragus* *Gazella* and *Gazellospira*.

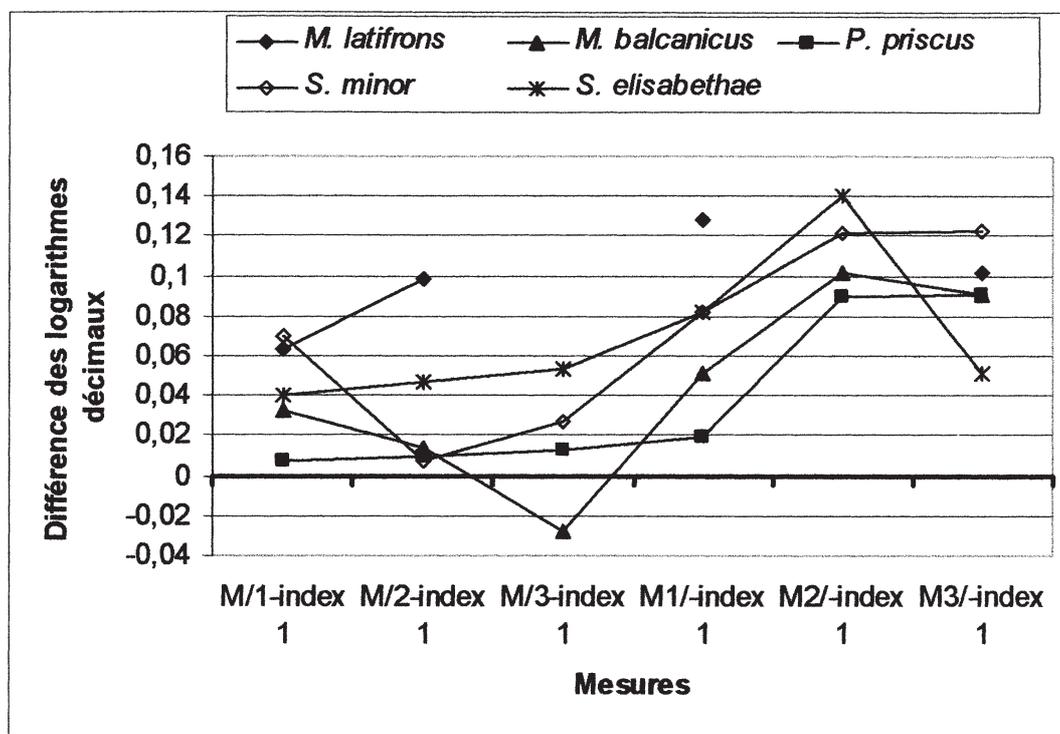


Fig. 6 : Diagramme des rapports de l'indice de l'épaisseur de la base de la couronne par rapport au sommet des molaires inférieures et supérieures pour les genres *Megalovis*, *Soergelia* et *Praeovibos*.

Fig. 6: Ratio-diagram of the index of the bucco-lingual diameter at the base to the bucco-lingual diameter at the top of the lower and upper molars, genera *Megalovis*, *Soergelia* and *Praeovibos*.

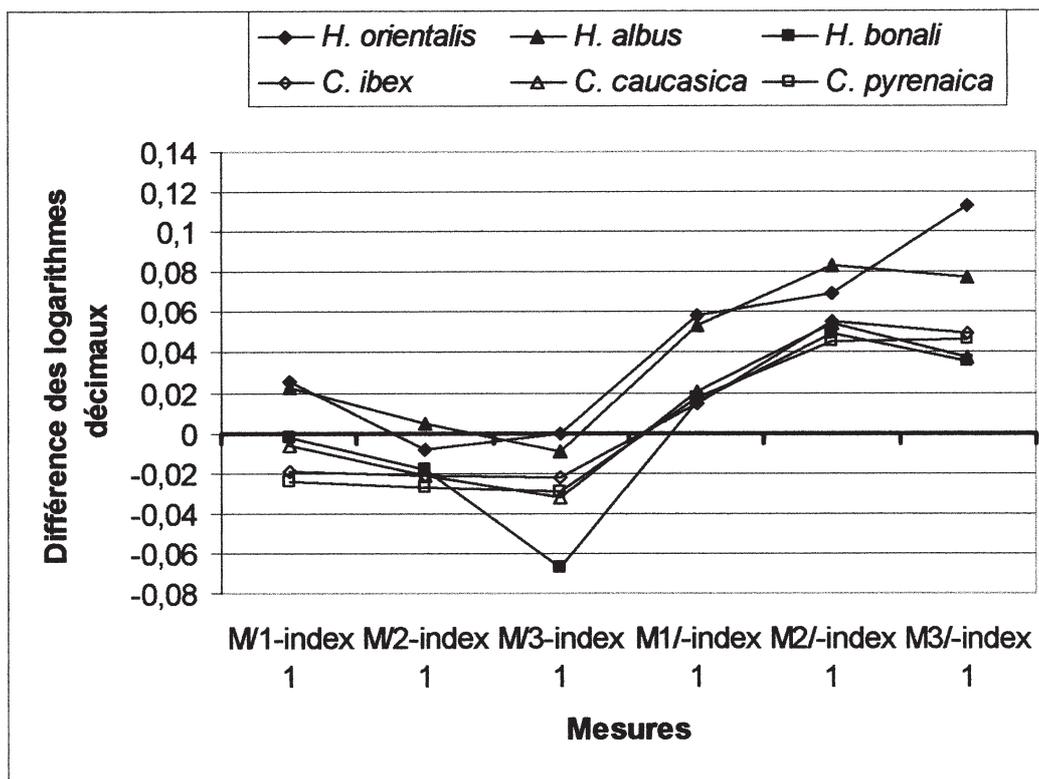


Fig. 7 : Diagramme des rapports de l'indice de l'épaisseur de la base de la couronne par rapport au sommet des molaires inférieures et supérieures pour les genres *Hemitragus* et *Capra*.

Fig. 7: Ratio-diagram of the index of the bucco-lingual diameter at the base to the bucco-lingual diameter at the top of the lower and upper molars, genera *Hemitragus* and *Capra*.

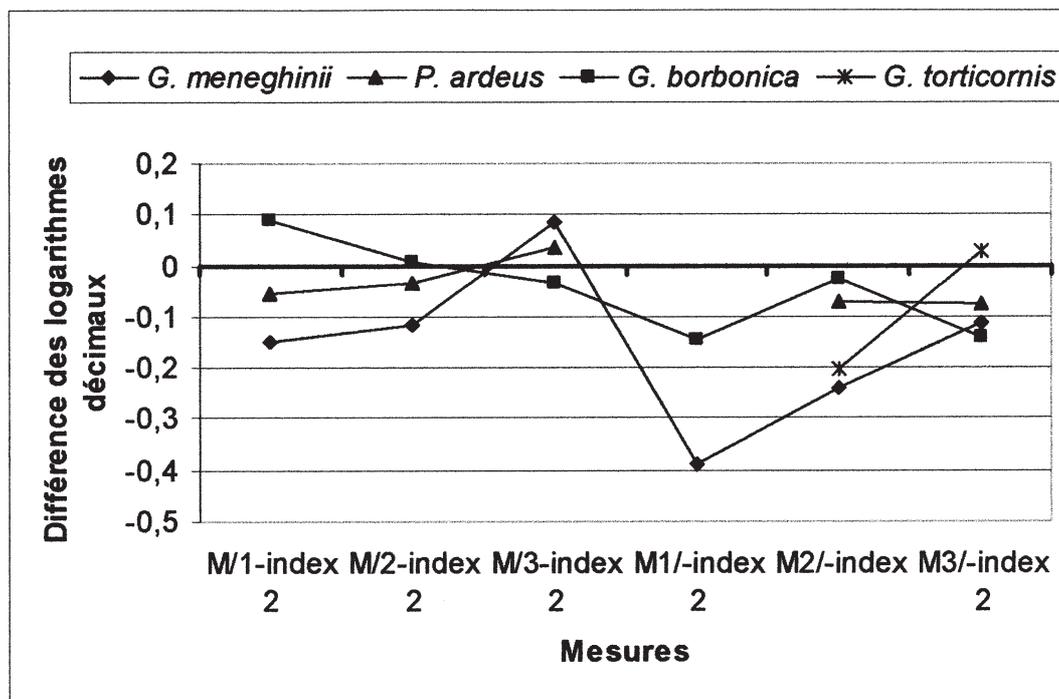


Fig. 8 : Diagramme des rapports de l'indice de l'épaisseur de la base de la couronne par rapport à la hauteur des molaires inférieures et supérieures pour les genres *Gallogoral*, *Pliotragus* *Gazella* et *Gazellospira*.

Fig. 8: Ratio-diagram of the index of the bucco-lingual diameter at the base to the height of the crown of the lower and upper molars, genera *Gallogoral*, *Pliotragus* *Gazella* and *Gazellospira*.

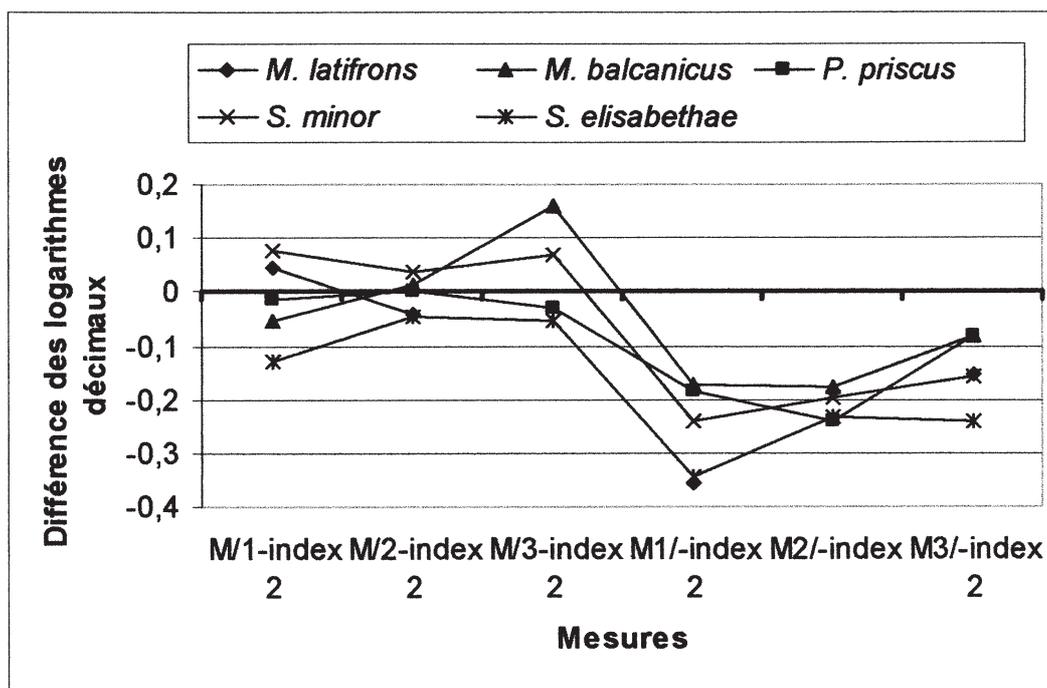


Fig. 9 : Diagramme des rapports de l'indice de l'épaisseur de la base de la couronne par rapport à la hauteur des molaires inférieures et supérieures pour les genres *Megalovis*, *Soergelia* et *Praeovibos*.

Fig. 9: Ratio-diagram of the index of the bucco-lingual diameter at the base to the height of the crown of the lower and upper molars, genera *Megalovis*, *Soergelia* and *Praeovibos*.

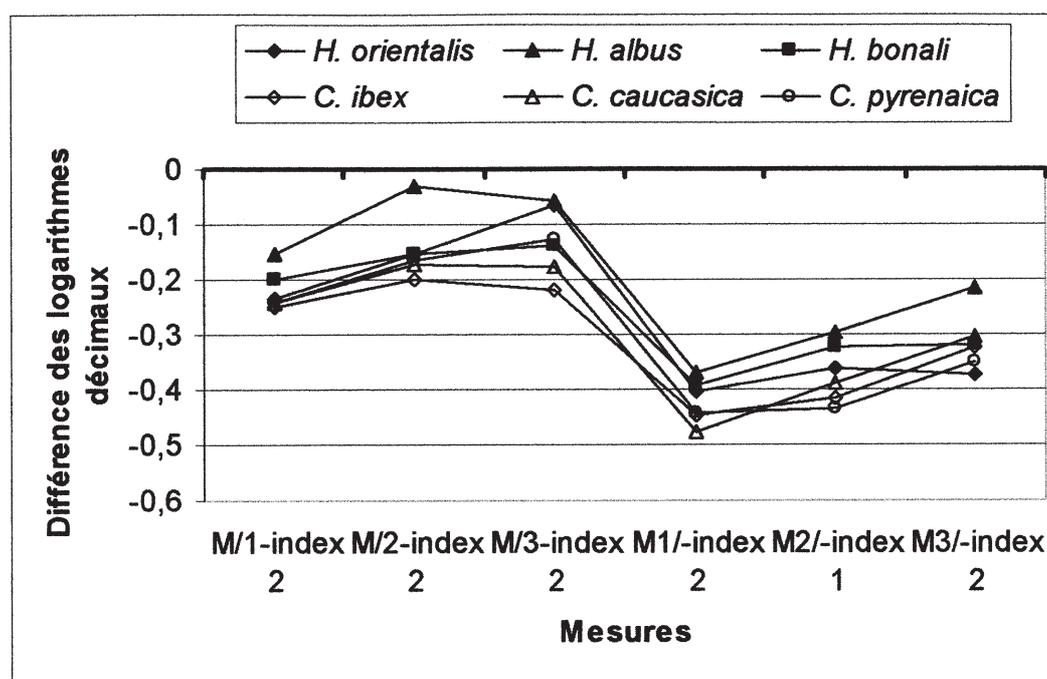


Fig. 10 : Diagramme des rapports de l'indice de l'épaisseur de la base de la couronne par rapport à la hauteur des molaires inférieures et supérieures pour les genres *Hemitragus* et *Capra*.

Fig. 10: Ratio-diagram of the index of the bucco-lingual diameter at the base to the height of the crown of the lower and upper molars, genera *Hemitragus* and *Capra*.

cours du Pléistocène inférieur puisqu'on le retrouve au début du Pléistocène moyen avec *P. macedonicus*.

Cette phase ancienne du Villafranchien ne traduit pas un véritable bouleversement chez les Rupicaprinae et les Caprinae, et ne marque pas une rupture majeure avec la MN 15. Par contre, deux des trois genres de l'époque perdurent jusqu'au Pléistocène et un autre jusqu'à l'Holocène, ce qui montre qu'il y a une certaine continuité avec le Quaternaire.

La MNQ 17 est marquée par l'augmentation de la biodiversité. En effet, neuf nouveaux taxons apparaissent, qui côtoient ceux de la biozone précédente : *G. bouvrainae*, *G. aegea*, *Gazella* sp., *P. brivatense*, *G. meneghini*, *M. latifrons*, *Soergelia* sp., *E. thessalicus*, *H. orientalis*. Chez les gazelles, la durée de vie de *G. bouvrainae* s'étend jusqu'au début du Pléistocène inférieur, mais uniquement en Europe méridionale. *Procamptoceros* va aussi s'observer jusqu'au début du Pléistocène, en Europe méridionale mais aussi dans les Balkans. Parmi les nouveaux venus, *Hemitragus* va perdurer jusqu'à nos jours. Sa durée de vie avec *H. orientalis* semble s'étendre jusqu'au Pléistocène inférieur. Les découvertes les plus récentes permettent de suivre l'évolution de *Megalovis* en Europe sur près de 1,5 Ma puisque le genre ne disparaît qu'à la fin du Pléistocène inférieur ; et si la parenté, voire la synonymie, entre *Euceratherium* et *Megalovis* est validée dans le futur, la durée de vie de ce genre serait encore plus grande, sa disparition coïncidant pratiquement avec la fin des temps glaciaires en Amérique du Nord. L'extension chronologique de *Soergelia*, qui a une origine commune avec *Megalovis* (Crégut-Bonnoure, 2002 b), est elle aussi importante puisque on la rencontre au moins jusque vers – 350.000 ans (fin du Mindel). Ces observations montrent que la MNQ 17 correspond à un enrichissement faunique. Elle est dans la continuité de la MNQ 16 mais aussi de celle du Pléistocène, où l'on trouve cinq des genres de la biozone, et de l'Holocène où subsistent un genre.

A partir de la MNQ 18, les gazelles disparaissent d'Europe à l'exception, rappelons-le, de *G. bouvrainae*. Deux nouveaux genres sont observés : *Ovis* avec *O. ammon* et *Antilope* avec *A. koufosae*. Le mouflon est représenté par une ou deux sous espèces : il est encore difficile à ce jour de corréliser les rares restes crâniens et post-crâniens qui proviennent de sites distincts. Quoiqu'il en soit, *O. ammon*, après une période où l'on perd sa trace, va réapparaître au Pléistocène inférieur, puis au Pléistocène moyen. *A. koufosae* n'est connue que dans la partie sud-orientale de l'Europe (Grèce) et sa durée de vie semble limitée à la période.

Le Pléistocène inférieur (MNQ 19 et première partie de la MNQ 20) constitue une période de transition. Des taxons précédents quatre subsistent uniquement au début de la MNQ 19 mais restent géographiquement très localisés : *G. bouvrainae*, *G. torticornis*, *G. meneghini*, *P. brivatense*. *P. ardeus* ne paraît plus présent tandis qu'*H. orientalis* semble persister jusqu'à la fin de la première partie de la MNQ 20.

Le Pléistocène inférieur correspond aussi à une augmentation de la biodiversité chez les genres du Pliocène terminal puisque cinq nouvelles espèces sont notées chez les Ovibovini à partir de la MNQ 20 (*M. balcanicus*, *Soergelia* sp., *S. minor*, *S. brigittae*, *S. intermedia*) et une chez les Caprini (*H. albus*). Parmi ces nouveaux venus, deux paraissent endémiques du cul-de-sac ibérique : *S. minor* et *H. albus*. Notons toutefois que la diffusion de *S. minor* vers l'Europe du Nord est possible. *Ovis* se trouve cantonné dans les Balkans avec une espèce pour l'instant non définie.

Cinq nouveaux genres s'observent aussi : *Caprovis*, *Pontoceros*, *Praeovibos*, *Capra* et *Rupicapra*. Le premier est rare et pour l'instant n'a été repéré que dans l'Europe nord occidentale. *Pontoceros*, et *Rupicapra* sont localisés dans la zone sud-orientale de l'Europe. *Pontoceros* ne semble pas dépasser le Pléistocène inférieur. Pour *Rupicapra*, il faut attendre le Pléistocène moyen ancien (MNQ 22) pour l'observer à nouveau. Nos informations sont à nouveaux incomplètes puisqu'il n'est attesté que dans un seul site (Arago). Ce n'est en fait qu'à la fin du Pléistocène moyen (MNQ 24) que l'on retrouve sa trace qui sera suivie jusqu'à nos jours. Pour *Capra*, à part Dmanissi, nous ne disposons d'aucune autre information jusqu'au début du Pléistocène moyen (MNQ 20 deuxième partie) période à laquelle il est localisé dans les Balkans. Son essor est par la suite important et sa diversification tout comme son évolution peuvent être suivies jusqu'aux temps actuels : l'extension chronologique de *Capra* est donc très importante. En ce qui concerne *Praeovibos*, il est à l'époque de répartition méditerranéenne. Son histoire ne s'achèvera qu'à la fin du Pléistocène moyen. Son extension chronologique n'est donc pas négligeable.

Au Pléistocène moyen (de la deuxième partie de la MNQ 20 à la MNQ 24), *Caprovis*, *Pontoceros* et *Megalovis* ont disparu. Un seul nouveau genre, *Ovibos*, émerge et dont la durée de vie s'étend jusqu'à aujourd'hui. De par ses exigences écologiques, il restera toujours rare dans les zones méridionales et les parties accidentées de hauts reliefs. Les genres *Praeovibos* et *Soergelia* sont chacun représentés par une nouvelle espèce et *Hemitragus* par deux dont une, *H. cedrensis*, endémique du sud de la France. *Capra*, *Ovis* et *Rupicapra* réapparaissent en Europe occidentale ce qui laisse supposer que leur évolution s'est déroulée dans les zones orientales de l'Eurasie. Chez *Capra*, c'est l'époque de sa diffusion sur les hauts reliefs européens à partir de la MNQ 24. Une diversification se note avec la mise en place de la lignée alpine et celle du Caucase. De même chez *Rupicapra* on constate l'émergence de la lignée du chamois et de celle de l'isard. *Ovis* immigre à nouveau en Europe occidentale avec *O. a. antiqua* tandis que dans les Balkans subsiste la forme de la MNQ 19. Enfin, rappelons la réapparition de *Pliotragus* en Europe méridionale au tout début du Pléistocène moyen.

Le Pléistocène supérieur (MNQ 25 et MNQ 26) est marqué par le maintien des seuls genres *Ovibos*, *Capra*,

Ovis et *Rupicapra*. L'évolution d'*Hemitragus* et d'*Ovis* se poursuit dans les zones plus orientales. Chez *Capra* c'est la période de différenciation du bouquetin ibérique. Globalement, c'est une période d'appauvrissement.

Pour résumer, la succession des espèces du Pliocène terminal à l'Holocène peut être établie par biozone comme suit :

MNQ 16 : *P. sokovi*, *G. borbonica*, *P. ardeus*, *G. torticornis*

MNQ 17 : *G. borbonica*, *G. bouvrainae*, *G. aegaeae*, *Gazella* sp. 1., *Gazella* sp. 2., *P. ardeus*, *Gazellospira* sp., *G. torticornis*, *P. brivatense*, *G. meneghini*, *E. thessalicus*, *M. latifrons*, *Soergelia* sp., *H. orientalis*

MNQ 18 : *G. bouvrainae*, *P. ardeus*, *G. torticornis*, *A. koufosae*, *P. brivatense*, *G. meneghini*, *M. latifrons*, *O. ammon* ssp., *O. a. antiqua*, *H. orientalis*

MNQ 19 : *G. bouvrainae*, *G. torticornis*, *G. meneghini*, *P. brivatense*, *P. ambiguus*, *M. aff. balcanicus*, *Soergelia* sp., *S. aff. intermedia*, *P. mediterraneus*, *Ovis* sp., *H. cf. orientalis*, *Capra dali*

MNQ 20 première partie : *P. ambiguus*, *C. savini*, *G. torticornis*, *M. balcanicus*, *S. brigittae*, *Soergelia* sp., *S. minor*, *S. intermedia*, *P. mediterraneus*, *Ovis* sp., *H. cf. orientalis*, *H. albus*, *Rupicapra* sp.

Pléistocène moyen

MNQ 20 deuxième partie : *P. macedonicus*, *P. priscus*, *S. aff. intermedia*, *S. elisabethae*, *O. pallantis*, *Ovis* sp., *H. cf. orientalis*, *Capra* sp.

MNQ 21 : *P. priscus*, *Ovis* sp., *O. a. antiqua*, *C. caucasica*

MNQ 22 : *P. priscus*, *S. elisabethae*, *O. a. antiqua*, *H. bonali*

MNQ 23 : *H. bonali*

MNQ 24 : *H. bonali*, *H. cedrensis*, *O. a. antiqua*, *C. ibex*, *C. caucasica*, *R. rupicapra*, *R. pyrenaica*

Pléistocène supérieur

MNQ 25 : *H. cedrensis*, *C. ibex*, *C. caucasica*, *Rupicapra* sp.

MNQ 26 : *O. pallantis*, *O. a. antiqua*, *O. argaloides*, *C. ibex*, *C. caucasica*, *C. pyrenaica*, *R. rupicapra*, *R. pyrenaica*

Holocène : *C. ibex*, *C. caucasica*, *C. pyrenaica*, *R. rupicapra*, *R. pyrenaica*

La durée de vie d'une majorité de genres des MNQ 16 et MNQ 17 dépasse donc largement cette période puisqu'on les retrouve dans les MNQ 18 à 20 : que l'on inclu ou pas la MNQ 18 dans le Pléistocène inférieur, il y a une continuité chez les Bovidae considérés de - 3 Ma jusqu'à - 780 000 ans. Certains vont aussi persister au Pléistocène moyen et supérieur ainsi qu'à l'Holocène.

5 - CONCLUSION

La composition taxonomique des Caprinae a connu une transformation dès la MNQ 17, où une grande partie des genres du Plio-Pléistocène se mettent en place. Leur trace est suivie jusqu'à la fin du Pléistocène inférieur. La coupure Pléistocène inférieur-Pléistocène

moyen se traduit essentiellement par un changement d'espèces plus adaptées à l'ouverture des paysages lors des pulsations climatiques froides de l'époque.

Toutes les données montrent que le Pliocène terminal et le Pléistocène constituent un même ensemble, ce qui milite en faveur de l'hypothèse les considérant comme faisant parti d'une même période : le Quaternaire. Le terme « Pliocène final » ne paraît plus approprié pour traduire les phénomènes fauniques perçus au travers des Caprinae et des Antilopinae : la proposition de considérer le Gélasien comme son équivalent est tout à fait recevable, ce qui fait donc débiter le Quaternaire et le Pléistocène à - 2.6 Ma.

REMERCIEMENTS

J'adresse mes plus sincères remerciements à Marylène Patou-Mathis pour la relecture critique de cet article. Je remercie aussi Patrick Auguste : les nombreux échanges d'idées que nous avons eus, ses conseils et ses suggestions ont contribué à l'amélioration de ce travail.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AGUSTI J., MOYA-SOLA S., MARTIN-SUAREZ E., & MARIN M., 1987 - Faunas de mamíferos en el Pleistoceno inferior de la región de Orce (Granada, España). *Paleontologia i Evolució*, **1**, 73-86.
- AOURAGHE H., 1992 - *Les faunes de grands mammifères du Pléistocène moyen d'Orgnac 3 (Ardèche, France). Étude paléontologique et paléethnographique ; implications paléoécologiques et biostratigraphiques*. Thèse de Doctorat, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 495 p. (inédit).
- ATHANASSIOU A., 1996 - *Contribution to the study of the fossil Mammals of Thessaly*. Thèse, Université d'Athènes, 354 p. (en Grec).
- ATHANASSIOU A., 2002 a - Neogene and Quaternary Mammal faunas from Thessaly. *Annales géologiques des Pays helléniques*, 1^{re} série, **XXXIX** (A), 279-293.
- ATHANASSIOU A., 2002 b - *Euthyceros thessalicus*, a new bovid from the Late Pliocene of Sésklo (Thessaly, Greece). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, **2**, 113-128.
- ATHANASSIOU A., 2005 - *Gazellospira torticornis* (Aymard, 1854) from the late Pliocene locality of Sésklo (Thessaly, Greece). In E. Crégut-Bonnoure (dir.), *Les ongulés holarctiques du Pliocène et du Pléistocène*. Actes colloque international Avignon, 10-22 septembre 2000. *Quaternaire*, Paris, hors-série **2**, 137-144.
- AYMARD, 1854 - Ossements fossiles. *Annales de la Société d'Agriculture, Sciences, Arts et Commerce du Puy*, **XVIII**, 51-54.
- AZZAROLI A., DE GIULI C., FICCARELLI G., & TORRE D., 1988 - Late Pliocene to early Mid-Pleistocene mammals in Eurasia : faunal succession and dispersal events. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, **66**, 77-100.
- BALLESIO R., GUÉRIN C., MÉON-VILAIN H., MIGUET R., & DEMARCQ G., 1973 - Observations et propositions biostratigraphiques sur la limite Pliocène-Quaternaire. In I.N.Q.U.A. (ed.), *The boundary between Neogene and Quaternary*. Moscou, 1973, 44-75.
- BARYSHNIKOV G., 1989 - Les mammifères du Paléolithique inférieur du Caucase. *L'Anthropologie*, **93** (4), 813-830.
- BILLARD A., DERBYSHIRE E., SHAW J., & ROLPH T., 1987 - New data on the Sedimentology and Magnetostratigraphy of the loessic silts at Saint-Vallier, Drôme, France. *Catena*, supplément **9**, 117-128.
- BŒUF O., 1983 - *Le site villafranchien de Chiljac (Haute-Loire, France). Étude paléontologique et biochronologique*. Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Paris VII, 253 p. (inédit).

- BOLOMEY A., 1965** - Contribution à la connaissance de la morphologie de *Pliotragus ardeus*. *Revue roumaine de Biologie, Zoologie*, **10** (5), 315-323.
- BONIFAY M.F., 1974-1975** - *Hemitragus bonali* Harlé & Stehlin, Caprini de la grotte de l'Escale (Saint-Estève-Janson, Bouches-du-Rhône). *Quaternaria*, **18**, 215-302.
- BONIFAY M.F., 1989** - Étude préliminaire de la grande faune de la grotte d'Aldène (Hérault, France). Fouilles du Musée d'Anthropologie préhistorique de Monaco. *Bulletin du Musée d'Anthropologie préhistorique de Monaco*, **32**, 5-13.
- BONIFAY M.F., & BRUGAL J.P., 1996** - Biogéographie et biostratigraphie des grandes faunes du Pléistocène inférieur et moyen en Europe du Sud : apport des gisements français. *Paleo*, **8**, 19-30.
- BOUT P., 1960** - *Le Villafranchien du Velay et du bassin hydrographique moyen et supérieur de l'Allier. Corrélations françaises et européennes*. Imprimerie Jeanne d'Arc, Le Puy-en-Velay, 344 p.
- BOUCHEZ R., LOPEZ CARANZA E., MA J.L., AMOSSE J., PIBOULE M., CORNU A., DIEBOLT J., GALLAND D., REY P., LUMLEY DE H., RAMIREZ PAREJA J.A., & GUÉRIN C., 1984** - Datation par spectrométrie RPE d'émail dentaire fossile dans le domaine de 50.000 ans à plusieurs millions d'années. *Revue d'Archéométrie*, **8**, 70-79.
- BRUGAL J.P., 2004** - First Middle Pleistocene faunas with primates (*Homo*, *Macaca*) from Estremadura. In L.C. Maul & R.D. Kahlke (ed.), *Late Neogene and Quaternary biodiversity and evolution : Regional developments and interregional correlations*. 18th International Senckenberg Conference, VI International Paleontological Colloquium in Weimar, *Terra Nostra*, Weimar, **2**, 82-83.
- BRUIJN H., DAAMS R., DAXNER-HOCK G., FAHLSBUSCH L., GINSBURG L., MEIN P., & MORALES J., 1992** - Report on the RCMNS working group on fossil mammals, Reisenburg 1990. *Newsletters on stratigraphy*, **16** (4), 65-118.
- BUKHSIANIDZE M., 2005** - *The fossil Bovidae of Dmanisi*. Thèse, Université de Ferrara, 191 p. (inédit).
- CASSOLI P.F., & SEGRE NALDINI E., 1994** - Some observations on Latium "Villafranchian" layers. *Il Significato del Villafranchiano nella stratigrafia del Plio-Pleistocene*. I.N.Q.U.A. congress, Peveragno.
- CATTANILI, CREMASCHI M., FERRARIS M.R., MALLEGNI F., MASINI F., SCOLA V., & TOZZI C., 1991** - Le gisement du Pléistocène moyen de Visogliano (Trieste) : restes humains, industries, environnement. *L'Anthropologie*, **93** (3), 9-36.
- CLOT A., & MARSAN G., 1986** - La grotte du Cap de la Bielle à Nestier (Hautes-Pyrénées). Fouilles A. Debeaux, 1960. *Gallia Préhistoire*, **29** (1), 63-141.
- CRÉGUT E., 1979** - La faune de Mammifères du Pléistocène moyen de la Caune de l'Arago à Tautavel (Pyrénées-Orientales). *Travaux du laboratoire de Paléontologie humaine et de Préhistoire*, **3**, 381 p.
- CRÉGUT E., & GUÉRIN C., 1979** - Première découverte en Europe sud-occidentale de *Praeovibos priscus* (Mammalia, Artiodactyla, Ovipovinae) dans le gisement anté-rissien de la Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées-Orientales, France). *Géobios*, **12** (3), 459-465.
- CRÉGUT-BONNOURE E., 1984** - The Pleistocene Ovipovinae of Western Europe. *Biological Papers of the University of Alaska*, **4**, 136-144.
- CRÉGUT-BONNOURE E., 1988** - Balaruc VII (Sète, Hérault), un nouveau gisement à *Hemitragus* Hodgson, 1841 (Mammalia, Bovidae). Intérêt biostratigraphique du genre et de *Capra* Linné, 1758. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, **306** (II), 255-258.
- CRÉGUT-BONNOURE E., 1989** - Un nouveau Caprinae, *Hemitragus cedrensis* nov. sp. (Mammalia, Bovidae), des niveaux pléistocènes moyens de la grotte des Cèdres (Le Plan d'Aups, Var). Intérêt biogéographique. *Géobios*, **22** (5), 653-663.
- CRÉGUT-BONNOURE E., 1992 a** - Dynamics of Bovid migration in Western Europe during the Middle and the Late Pleistocene. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **153**, 177-185.
- CRÉGUT-BONNOURE E., 1992 b** - Pleistocene tahr, ibexes and chamois of France. In F. Spitz, G. Janeau, G. Gonzalez & S. Aulancier. (ed.), *Actes du Symposium international d'Étude des Ongulés sauvages Ongulés/Ungulates 91*. Toulouse, 1991, S.F.E.P.M.-I.R.G.M., 49-56.
- CRÉGUT-BONNOURE E., 1992 c** - Les Caprinae (Mammalia, Bovidae) du Pléistocène d'Europe. Intérêt biostratigraphique, paléocologique et archéozoologique. *Mémoire de la Société géologique de France*, n.s., **160**, 85-93.
- CRÉGUT-BONNOURE E., 1999** - Les petits Bovidae de Venta Miçena (Orce, Espagne) et de Cueva Victoria (Murcia, Espagne). In J. Gibert, F. Sanchez, L. Gibert & F. Ribot (ed.), *The Hominid and their environment during the Lower and Middle Pleistocene of Eurasia*. Proceedings of the International Conference of Human Palaeontology, Orce, 1995, *Museo de Prehistoria y Paleontología "J. Gibert" édit.*, 191-228.
- CRÉGUT-BONNOURE E., 2002 a** - The Pliocene and Early Pleistocene Bovidae from Europe. Temporal and geographical dispersion of the Tragelaphinae, Antilopinae and Caprinae. *Annales géologiques des Pays helléniques*, 1^{re} série, **XXXIX** (A), 155-164.
- CRÉGUT-BONNOURE E., 2002 b** - *Les Ovipovini Caprini et Ovini* (Mammalia, Artiodactyla, Bovidae, Caprinae) du Plio-Pleistocène d'Europe : systématique, évolution et biochronologie. Thèse de Doctorat d'Etat, Université Claude Bernard Lyon I, 3 volumes, 429 p. (inédit).
- CRÉGUT-BONNOURE E., 2006 a** - Nouvelles données paléogéographiques et chronologiques sur les Caprinae (Mammalia, Bovidae) du Pléistocène moyen et supérieur d'Europe. In Homenaje a Jesús Altuna. *Munibe*, **57** (1), 205-219.
- CRÉGUT-BONNOURE E., 2006 b** - European Ovipovini, Ovini, Caprini (Bovidae, Caprinae, Mammalia) from the Plio-Pleistocene : new interpretations. In R.D. Kahlke, L.C. Maul & P. Mazza (ed.), *Late Neogene and Quaternary biodiversity and evolution : Regional developments and interregional correlations*. 18th International Senckenberg Conference, VI International Paleontological Colloquium in Weimar, *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **256**, 139-158.
- CRÉGUT-BONNOURE E., & BARYSHNIKOV G., 2005** - New results on the Caprini (Bovidae, Caprinae) from Caucasus Mountains. In E. Crégut-Bonnoure (dir.), *Les Ongulés holarctiques du Pliocène et du Pléistocène*. Actes Colloque International, Avignon, 19-22 septembre 2000. *Quaternaire*, h.s., **2**, 145-159.
- CRÉGUT-BONNOURE E., & DIMITRIJEVIC V., 2006** - *Megalovis balcanicus* sp. nov. and *Soergelia intermedia* sp. nov. (Mammalia, Bovidae, Caprinae), new Ovipovini from the Early Pleistocene of Europe. *Revue de Paleobiologie*, **25** (2), 423-473.
- CRÉGUT-BONNOURE E., & GUÉRIN C., 1996** - Famille des Bovidae. In C. Guérin & M. Patou-Mathis (ed.), *Les grands mammifères plio-pléistocènes d'Europe*. Masson édit., Paris, 62-106.
- CRÉGUT-BONNOURE E., & SPASSOV N., 2002 g** - *Hemitragus orientalis* nov. sp. (Mammalia, Artiodactyla, Bovidae) : un nouveau taxon d'Europe orientale. *Paléobiologie*, **21**(2), 553-573.
- CRÉGUT-BONNOURE E., & TSOUKALA E., 2005** - The Pleistocene Caprinae (Mammalia, Bovidae) from the Petralona Cave (Macedonia, Greece) : new interpretation and biogeographical implications. In E. Crégut-Bonnoure (dir.), *Les ongulés holarctiques du Pliocène et du Pléistocène*. Actes colloque international Avignon, 10-22 septembre 2000. *Quaternaire*, h.s., **2**, 161-178.
- CRÉGUT-BONNOURE E., & VALLI A., 2004** - Les Bovidae du site Villafranchien supérieur de Saint-Vallier (Drôme, France). *Géobios*, Mémoire spécial 26, **37**, 233-258.
- CROCHET J.-Y., BOULBES N., BOUTIE P., CRÉTIN C., CRÉGUT-BONNOURE E., GENGE J., THOUAND E., JOLLY D., LAUDET F., LEFEVRE D., MOURER-CHAUVIRE C. & ROUSSELIÈRES F., sous-presse** - Nouvelles données paléoenvironnementales dans le Sud de la France vers 30000 ans ¹⁴C BP : le cas de la grotte Marie (Hérault). *Comptes Rendus Palevol*.
- CRUSAFONT PAIRO M., HARTENBERGER J.L., & HEINTZ E., 1964** - Un nouveau gisement de mammifères fossiles d'âge villafranchien à la Puebla de Valverde (Province de Teruel, Espagne). *Comptes Rendus des séances de l'Académie des Sciences*, **9**, **258** (10), 2861-2871.
- DAWKINS B., 1883** - On the alleged existence of *Ovibos moschatus* in the Forest-Bed, and its range in space and time. *Quarterly Journal of Geological Society*, **39**, 575-581.
- DAXNER G., 1968** - Die Wildziegen (Bovidae, Mammalia) aus der Altquarthören Karstspalte von Hundsheim in Niederösterreich. *Berichte der Deutschen Gesellschaft für Geologische Wissenschaften*, **13** (3), 305-334.

- DEFLEUR A., BEZ J.F., CRÉGUT-BONNOURE E., DESCLAUX E., ONORATINI G., RADULESCU C., THINON M., & VILETTE P., 1994 - Le niveau moustérien de la grotte de l'Adouste (Jouques, Bouches-du-Rhône). Approche culturelle et paléoenvironnements. *Bulletin du Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco*, **37**, 11-48.
- DEFLEUR A., CRÉGUT-BONNOURE E., DESCLAUX E., & THINON M., 2001 a - Présentation paléoenvironnementale du remplissage de la Baume Moula-Guercy à Soyons (Ardèche) : implications paléoclimatiques et chronologiques. *L'Anthropologie*, **105**, 369-408.
- DE GIULI C., & HEINTZ E., 1974 - *Gazella borbonica* (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia), nouvel élément de la faune villafranchienne de Montopoli, Valdarno inférieur, Pisa, Italia. *Atti della Società di Scienze naturali, Memoria*, **A**, **81**, 227-237.
- DE GIULI C., & MASINI F., 1983 - A new element of the Late Villafranchian (Tasso Unit) faunas of Italy : occurrence of Ovibovini (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia) in the fauna of Casa Frata (Upper Valdarno, Tuscany). *Bolletino della Società paleontologica italiana*, **22** (3), 271-280.
- DE GIULI C., MASINI F., & TORRE D., 1990 - The latest villafranchian faunas in Italy : The Pirro Nord fauna (Apricena, Gargano). *Quartärpaläontologie*, **8**, 29-34.
- DE VOS J., MADE Van der J., ATHANASSIOU A., LYRAS G., SONDAAR P.Y., & DERMITZAKIS M.D., 2002 - Preliminary note in the Late Pliocene fauna from Vaterá (Lesvos, Greece). *Annales géologiques des Pays helléniques*, **XXXIX** (A), 37-70.
- DELPECH F., 1988 - Les grands mammifères, à l'exception des Ursidés. In J.-P. Rigaud (dir.), *La grotte Vaufray. Mémoire de la Société préhistorique française*, Paris, **XIX**, 213-289.
- DELPECH F., & HEINTZ E., 1976 - Les Artiodactyles : Bovidés. In : H. De Lumley (dir.), *La Préhistorique française*. C.N.R.S. édit., Paris, **I** (1), 386-394.
- DELPECH F., & PRAT F., 1995 - Nouvelles observations sur les faunes acheuléennes de Combe-Grenal (Domme, Dordogne). *Paleo*, **7**, 123-155.
- DELPECH F., LE TENSORER J.M., PINEDA R., & PRAT F., 1978 - Un nouveau gisement du Pléistocène moyen : Camp-de-Peyre à Sauveterre-la-Lémance (Lot-et-Garonne). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, **D**, **286**, 1101-1103.
- DELSON E., FAURE M., GUERIN C., APRILE L., ARGANT J., BLACKWELL B., DEBARD E., MARTIN-SUAREZ E., MONGUILLON A., PARENTI F., PASTTRE J.F., SEN S., SWISHER III C.C., & VALLI A., 2004 - Franco-American research at the Villafranchian locality of Senèze (Haute-Loire, France) : why are new enquiries needed? In L.C. Maul & R.D. Kahlke (ed.), *Late Neogene and Quaternary biodiversity and evolution : Regional developments and interregional correlations*. 18th International Senckenberg Conference, VI International Paleontological Colloquium in Weimar, *Terra Nostra*, Weimar, **2**, 96-97.
- DEPERET C., 1884 - Nouvelles études sur les Ruminants pliocènes et quaternaires d'Auvergne. *Bulletin de la Société géologique de France*, 3^e série, **XII**, 247-284.
- DEPERET C., 1890-1897 - Les animaux pliocènes du Roussillon. *Mémoire de la Société géologique de France*, **3**, 1-194.
- DEPERET C., 1893 - Note sur la succession stratigraphique des faunes de Mammifères pliocènes d'Europe et du plateau central en particulier. *Bulletin de la Société géologique de France*, 3^e série, **XXI**, 524-540.
- DUVERNOIS M.P., & GUÉRIN C., 1989 - Les Bovidae (Mammalia, Artiodactyla) du Villafranchien supérieur d'Europe occidentale. *Géobios*, **22** (3), 339-379.
- FEJFAR O., 1961 - Review of Quaternary vertebrata in Czechoslovakia. *Wydawnictwa Geologiczne*, **XXXIX**, 109-118.
- FERNANDEZ P., 2001 - Etude paléontologique et archéozoologique des niveaux d'occupations moustériens au Bau de l'Aubesier (Monieux, Vaucluse) : implications biochronologiques et paléontologiques. Thèse de Doctorat, Université Claude Bernard Lyon I, 3 tomes, 286 p. (inédit).
- FERNANDEZ P., 2006 - Etude paléontologique des ongulés du gisement moustérien du Bau de l'Aubesier (Vaucluse, France) : morphométrie et contexte biochronologique. *Documents des laboratoires de Géologie de Lyon*, **161**, 231 p.
- FLYNN L.W., 1997 - Late Neogene Mammalian events in north China. In J.P. Aguilar, S. Legendre S., & J. Michaux (ed.), *Actes du Congrès Biochrom'97. Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier*, **21**, 183-192.
- GAAL I., 1928 - Der erste mitteldiluviale Menschenknochen aus Siebenbürgen. *Publ. Muzeul Judetean Hunedoara*, III-IV.
- GAUTIER F., & HEINTZ E., 1974 - Le gisement villafranchien de La Puebla de Valverde (Province de Teruel, Espagne). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, 3^e série, **228**, 113-136.
- GENTRY A.W., 1999 - Fossil Ruminants (Mammalia, Artiodactyla) from Westbury cave. In P. Andrews, J. Cook, A. Currant & C. Stringer (ed.), *Westbury Cave, the Natural History Museum excavations*. Western Academic & Specialist Press Limited Ed., Bristol, 139-174.
- GENTRY A.W., 2001 - An Ovibovine (Mammalia, Bovidae) from the Neogene of Stratzing, Austria. *Ann. Naturhistorische Museum Wien*, **102**, A, 189-199.
- GERAADS D., 1986 - Les Ruminants du Pléistocène d'Oubéidiyeh (Israël). In E. Tchernov et coll., *Les Mammifères du Pléistocène inférieur de la vallée du Jourdain à Oubéidiyeh. Mémoires et travaux du Centre de recherches françaises à Jérusalem*, Paléorient édit., Paris, **5**, 169-170.
- GIBBARD P.L., ZALASIEWICZ J.A., & MATHERS S.J., 1998 - Stratigraphy of the marine Plio-Pleistocene Crag deposits of East England. In T. van Kolfschoten & P.L. Gibbard (ed.), *The dawn of the Quaternary*. Mededelingen Nederlands Instituut voor Toegepaste Geowetenschappen TNO, Haarlem, **60**, 239-262.
- GILIOZZI E., ABBAZZI L., ARGENTI P., AZZAROLI A., CALOI L., CAPASSO BARBATO L., DI STEFANO G., ESU D., FICCARELLI G., GIROTTI O., KOTSAKIS T., MASINI F., MAZZA P., MEZZABOTTA C., PALOMBO M.R., PETRONIO C., ROOK L., SALA B., SARDELLA R., SANALDA E., & TORRE D., 1997 - Biochronology of selected mammals, molluscs and ostracods from the Middle Pliocene to the Late Pleistocene in Italy. The state of the art. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **103** (3), 369-388.
- GUADELLI J.L., 1994 - Grotte XIV, Cénac-et-Saint-Julien. *Bilan Scientifique de la région Aquitaine*, D.R.A.C. Aquitaine édit., 23-24.
- GUADELLI J.L., SIRAKOV N., IVANOVA S., SIRAKOVA S., ANASTASSOVA E., COURTAUD P., DIMITROVA I., DJABARSKA N., FERNANDEZ P., FERRIER C., FONTUGNE M., GAMBIER D., GUADELLI A., IORDANOVA D., IORDANOVA N., KOVATCHEVA M., KRUMOV I., LEBLANC J.C., MALLYE J.B., MARINSKA M., MITEVA V., POPOV V., SPASSOV R., TANEVA S., TISTERAT LABORDE N., & TSANOVA T., 2005 - Une séquence du Paléolithique inférieur au Paléolithique récent dans les Balkans : la grotte Kozarnika à Orechets (nord-ouest de la Bulgarie). In N. Molines, M.-H. Moncel & J.L. Monnier (ed.), *Les premiers peuplements en Europe : Colloque international : Données récentes sur les modalités de peuplement et sur le cadre chronostratigraphique, géologique et paléogéographique des industries du Paléolithique ancien et moyen en Europe*. Rennes, 22-25 septembre 2003, John and Erica Hedges Ltd, Oxford, **1364**, 87-104.
- GUÉRIN C., 1980 - Les rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale. Comparaisons avec les espèces actuelles. *Document des Laboratoires de Géologie de Lyon*, **79** (1-3), 1-1185.
- GUÉRIN C., 1982 - Première biozonation du Pléistocène européen, principal résultat biostratigraphique de l'étude des Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur d'Europe occidentale. *Geobios*, **15** (4), 593-598.
- GUÉRIN C., 1988 - Biozones or mammals Units? Methods and limits in Biochronology. In E.D. Lindsay, V. Fahlbusch & P. Mein (ed.), *European Neogene Mammal Chronology*. Plenum Press Ed., New York, 119-130.
- GUÉRIN C., & FAURE M., 1982 - La limite supérieure du Villafranchien en Europe : arguments biostratigraphiques. In *Le Villafranchien méditerranéen*, 39-52.

- GUÉRIN C., & FAURE M., 2002 - The Mid-Villafranchian mammals of Saint-Vallier (Drôme, France). *Annales géologiques des Pays helléniques*, 1^{re} série, XXXIX (A), 197-220.
- GUÉRIN C., FAURE M., ARGANT A., ARGANT J., CRÉGUT-BONNOURE E., DEBARD E., DELSON E., EISENMANN V., HUGUENEY M., LIMONDIN-LOUZET N., MARTIN SUAREZ E., MEIN P., MOURER-CHAUVIRE C., PARENTI F., PASTRE J.F., SEN S., & VALLI A., 2004 - Le gisement pliocène supérieur de Saint-Vallier (Drôme, France) : synthèse biostratigraphique et paléocéologique. *Geobios*, mémoire spécial 26, 37, 349-360.
- HARINGTON C.R., 1989 - *Soergelia* : an indicator of Holarctic middle Pleistocene deposits? *Proceedings of the Second International Muskox Symposium*, A1-A9.
- HARLÉ E., & STEHLIN H.G., 1913 - Un capridé quaternaire de la Dordogne voisin du Thar actuel de l'Himalaya. *Bulletin de la Société géologique de France*, 4^e série, XIII, 422-431.
- HEINTZ E., 1964 - Un nouveau Rupicaprinae fossile du gisement villafranchien de Saint-Vallier (Drôme). *Comptes Rendus sommaires de la Société géologique de France*, 9, 372-374.
- HEINTZ E., 1966 - La présence de *Gazellospira torticornis* AYMARD (Ruminant) dans le gisement villafranchien de Saint-Vallier (Drôme). Essai de répartition géographique et stratigraphique. *Bulletin de la Société géologique de France*, 8, 25-30.
- HEINTZ E., 1969 - Signification stratigraphique du genre *Gazella* (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia) dans les formations villafranchiennes de France. *Comptes Rendus sommaires de la Société géologique de France*, 4, 127-128.
- HEINTZ E., 1970 - Les Cervidés villafranchiens de France et d'Espagne. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, numéro spécial., XXII, 1-303.
- HEINTZ E., 1975 - *Gazella borbonica* (Bovidae, Mammalia) et l'âge pliocène du gisement de Las Higuieruelas (Alcolea de Calatrava, Ciudad Real, Espagne). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, 78, 219224.
- HEINTZ E., & DUBAR M., 1981 - Place et signification des dépôts villafranchiens de Moustiers-Ségriès et faune de Mammifères de Cornillet (Alpes de Haute-Provence). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 4^e série, 3, C, 4, 363-397.
- HEINTZ E., GUÉRIN C., MARTIN R., & PRAT F., 1974 - Principaux gisements villafranchiens de France : listes fauniques et biostratigraphie. *Mémoire du Bureau de Recherche géologique et minière de France*, 78 (1), 169-182.
- JÁNOSSY D., 1969 - Stratigraphische Auswertung der europäischen mittelpleistozänen Wirbeltierfauna. *Bericht der Deutschen Gesellschaft für geologische Wissenschaften. Reihe A. Geologie und Paläontologie*, 14 (5), 573-643.
- JÁNOSSY D., 1986 - *Pleistocene vertebrate faunas of Hungary*. Akadémiai Kiado édit., 208 p.
- JAUBERT J., BRUGAL J.P., BISMUTH T., COLONGE D., JEANNET M., KERVAZO B., & MOURRE V., 1999 - Tour-de-Faure : Grotte de Coudoulous I. *Bilan Scientifique de la région Midi-Pyrénées 1998* : Service Régional de l'Archéologie, DRAC, Ministère de la Culture, 150-152.
- KAHLKE H.D., 1963 - *Ovibos* aus den Kiesen von Süssenborn. Ein Beitrag zur Systematik und Phylogenie der Ovibovini und zur Stratigraphie des Pleistozäns. *Geologie*, 12 (8), 942-972.
- KAHLKE H.D., 1964 - Early middle Pleistocene (Mindel/Elster) *Praeovibos* and *Ovibos*. *Commentationes Biologicae*, XXVI (5), 3-16.
- KAHLKE H.D., 1969 a - Die *Soergelia*-Reste aus den Kiesen von Süssenborn bei Weimar. *Paläontologische Abhandlungen*, 3 (3/4), 531-545.
- KAHLKE H.D., 1969 b - Die *Ovibos*-Reste aus den Kiesen von Süssenborn bei Weimar. *Paläontologische Abhandlungen*, 3 (3/4), 521-529.
- KOLFSCHOTEN van T., 1990 - The evolution of mammal fauna in the Netherlands and the middle Rhine area (Western Germany) during the late middle Pleistocene. *Mededelingen Rijks geologische dienst*, 43 (3), 1-69.
- KOLFSCHOTEN van T., & VERVOORT-KERKHOFF Y., 1999 - The Pleistocene and Holocene mammalian assemblages from the Maasvlakte near Rotterdam (The Netherlands), with special reference to the Ovibovini *Soergelia minor* and *Praeovibos cf. priscus*. *Deinsea*, 7, 369-381.
- KOSTOPOULOS D., 1996 - *The Plio-Pleistocene Artiodactyls of Macedonia (Northern Greece)*. Systematic, biochronology, biostratigraphy. Thèse de Doctorat, Université de Thessalonique, 540 p. (en Grec ; inédit)
- KOSTOPOULOS D., 1997 - The Plio-Pleistocene Artiodactyls (Vertebrata, Mammalia) of Macedonia. 1. The fossiliferous site "Apollonia-1", Mygdonia basin of Greece. *Geodiversitas*, 19 (4), 845-875.
- KOSTOPOULOS D., 1998 - *Parastrepsiceros koufosi* n. sp. (Mammalia, Bovidae) ; note on the possible presence of a *Prostrepsiceros* descendant in the latest Pliocene of northern Greece. *Acta zoologica cracoviensia*, 41 (1), 101-109.
- KOSTOPOULOS D., 2006 - Greek bovids through time. *Annales Géologiques des Pays Helléniques*, 41 (1), 141-152.
- KOSTOPOULOS D., & ATHANASSIOU A., 1997 - Les gazelles du Pliocène moyen-terminal de la Grèce continentale (Macédoine, Thessalie). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 205 (3), 413-430.
- KOSTOPOULOS D., & KOUFOS G., 1994 - The Plio-Pleistocene Artiodactyls of Macedonia (Northern Greece) and their biostratigraphic significance. Preliminary report. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 318 (II), 1267-1272.
- KOSTOPOULOS D., & SEN S., 1999 - Late Pliocene (Villafranchian) mammals from Sarikol Tepe, Ankara, Turkey. *Mitteilungen der bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie*, 39, 165-202.
- KOSTOPOULOS D., VASSILIADOU K., & KOUFOS G.D., 2002 - The beginning of the Pleistocene in the Balkan area according to the Mammal record : palaeozoogeographical approach. *Annales géologiques des Pays helléniques*, 1^{re} série, XXXIX (A), 253-278.
- KOWARZIK R., 1912 - Der Moschusochs im Diluvium Europas und Asiens. *Denkschriften Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse kaiserlich Akademi Wissenschaften*, 87, 505-566.
- KRETZOI M., 1956 - Die altpleistozänen Wirbeltierfaunen des Villanyer Gebirges. *Geologica Hungarica*, 27, 1-264.
- KURTÉN B., & ANDERSON E., 1980 - *Pleistocene Mammals of North America*. Columbia University Press édit., 442 p.
- LACOMBAT F., 2005 - *Gazella cf. borbonica*. In : F. Lacombat (ed.), *Les grands mammifères fossiles du Velay. Les collections paléontologiques, du Plio-Pléistocène du Musée Crozatier-Le Puy en Velay*. Annales des Amis du Musée Crozatier, 2004-2005, 13-14, 60
- LAMARQUE F., 1996 - *Origine et histoire de l'assemblage osseux de la couche F de Payre II (Ardèche)*. Mémoire de D.E.A., Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 234 p. (inédit).
- LAVILLE H., PRAT F., & THIBAUT C., 1972 - Un gisement à faune du Pléistocène moyen : la grotte de l'Église à Cénac-et-Saint-Julien (Dordogne). *Quaternaria*, XVI, 71-119.
- LEHMANN U., 1957 - Weitere Fossilfunde aus dem ältesten Pleistozän der Erpfinger Höhle (Schwäbische Alb). *Mitteilungen Geologisches Staatsinstitut*, 26, 60-99.
- LEINDERS J., & MICHAUX J., 1969 - Complément à la connaissance de la faune de mammifères du Pliocène du Roussillon. Précision sur l'extension chronologique du genre *Canis* en France. *Compte Rendu Sommaire de la Société géologique de France*, 8, 322-323.
- LE MEUR I., 1994 - *Propriétés magnétiques de séquences de loess françaises*. Diplôme d'Etudes Approfondies, Université Paris VII-Institut de Physique du Globe de Paris, 22 p. (inédit).
- MCDONALD J.N., RAY C.E., & HARINGTON C.R., 1991 - Taxonomy and zoogeography of the musk ox genus *Praeovibos* Staudinger, 1908. In J.R. Purdue, W.E. Klippel & B.W. Styles (ed.), *Beamers, Bobwhites and Blue-Points : tributes to the Career of Paul W. Parmalle*. Illinois State Museum Scientific Papers, 23, 285-314.
- MADE van der J., 1998 - Ungulates from Gran Dolina (Atapuerca, Burgos, Spain). *Quaternaire*, Paris, 9 (4), 267-281.

- MADE van der J., 2001** - Les Ongulés d'Atapuerca. Stratigraphie et biogéographie. *L'Anthropologie*, **105**, 95-113.
- MARTINI-JACQUIN A., 1984** - Considérations sur les faunes du Riss dans le Sud-Ouest de la France. *10^e Réunion Annuelle des Sciences de la Terre*, Société Géologique de France édit., 382.
- MASINI F., & LOVARI S., 1988** - Systematics, phylogenetics relationships and dispersal of the Chamois (*Rupicapra* spp.). *Quaternary Research*, **30**, 339-349.
- MEIN P., 1975** - Résultats du groupe de travail des Vertébrés. Report on activity on the RCMNS working group (1971-1975). *IUGS, regional committee on Mediterranean Neogene stratigraphy*, 78-81.
- MEULEN van der A.J., & KOLFSCHOTEN van T., 1988** - Review of the Late Turolian to Early Biharian mammal faunas from Greece and Turkey. *Memorie della Societa Geologica Italiana*, **XXXI**, 201-211.
- MONTOYA P., ALBERDI M.T., BLÁSQUEZ A.M., BARBADILLO L.J., FUMANAL M.P., MADE van der J., MARIN J.M., MOLINA A., MORALES J., MURELAGA X., PEÑALVER E., ROBLES F., RUIZ BUSTOS A., SÁNCHEZ A., SORIA D., & SZYNDLAR Z., 1999** - La fauna del Pleistoceno inferior de la Sierra de Quibas (Abanilla, Murcia). *Estudios Geologicos*, **55**, 127-161.
- MOTTL M., 1938** - A lerak-dasok allatvilaga. In *A Cserépfalui Musolini-Bar-Lang (Subalyuk)*. *Geologica Hungarica*, ser. Paléont., **14**, 207-308.
- MOULLÉ P.E., 1992** - Les grands mammifères du Pléistocène inférieur de la grotte du Vallonnet (Roquebrune Cap Martin, Alpes-Maritimes). *Étude paléontologique des Carnivores, Équidés, Suidés et Bovidés*. Thèse de Doctorat, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 365 p. (inédit).
- MOULLÉ P.E., 1997-1998** - Les grands mammifères de la grotte du Vallonnet (Roquebrune Cap Martin, Alpes-Maritimes). Synthèse des études antérieures et nouvelles déterminations. *Bulletin du Musée d'Anthropologie préhistorique de Monaco*, **39**, 29-36.
- MOULLÉ P.E., 2005** - *Hemitragus bonali*. In F. Lacombe (ed.), *Les grands mammifères fossiles du Velay. Les collections paléontologiques, du Plio-Pléistocène du Musée Crozatier-Le Puy en Velay*. Annales des Amis du Musée Crozatier, 2004-2005, **13-14**, 116-117.
- MOULLÉ P.E., ÉCHASSOUX A., & MARTINEZ-NAVARRO B., 2004** - *Ammotragus europaeus* : une nouvelle espèce de Caprini (Bovidae, Mammalia) du Pléistocène inférieur de la grotte du Vallonnet (France). *Comptes Rendus Palevol*, **3**, 663-673.
- MOURER-CHAUVIRÉ C., & RENAULT-MISKOVSKY J., 1980** - Le paléoenvironnement des chasseurs de Terra Amata (Nice, Alpes-Maritimes) au Pléistocène moyen. La flore et la faune de grands mammifères. *Géobios*, **13** (3), 279-287.
- MOYA-SOLA S., 1987** - Los bovidos (Artiodactyla, Mammalia) del yacimiento del Pleistoceno inferior de Venta Micena (Orce, Granada, Espana). *Paleontologia i Evolució*, **1**, 181-236.
- MOYA-SOLA S., AGUSTI J., & MARIN M., 1987** - Fuentes Nueva 1 : nueva localidad con mamíferos del Plioceno superior de Guadix-Baza (Granada, España). *Paleontologia i Evolució*, **1**, 87-93.
- MOYA-SOLA S., & MENENDEZ E., 1986** - Los Artiodactylos (Bovidae y Cervidae, Mammalia) del Pleistoceno inferior de Europa occidental : ensayo de síntesis. *Paleontologia i Evolució*, **20**, 289-295.
- MUSIL R., 1968** - Neue Funde von Schafen in Mähren. *Acta Musei Moraviae*, **LIII**, 163-178.
- NEHRING A., 1891** - Diluviale Reste von *Cuon*, *Ovis*, *Saiga*, *Ibex* und *Rupicapra* aus Mähren. *Neuen Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*, **II**, 107-155.
- NEWTON E.T., 1882** - The Vertebrata of the Forest Bed Series of Norfolk and Suffolk. *Memories of the Geological Survey of the United Kingdom*, 1-49.
- NEWTON E.T., 1891** - The Vertebrata of the Pliocene deposits of Britain. *Memories of the Geological Survey of the United Kingdom*, London, 1891.
- PALOMBO M.R., 2005** - Middle Pliocene-Late Pleistocene Herbivore Guild of Italy. In E. Crégut-Bonnoure (dir.), *Les ongulés holarctiques du Pliocène et du Pléistocène*, Actes colloque international Avignon, 10-22 septembre 2000. *Quaternaire*, h. s., **2**, 95-102.
- PASTRE J.F., BILLARD A., DEBARD E., FAURE M., & GUERIN C., 1996** - Un horizon téphrique du Mont-Dore dans les loess plio-pléistocènes de Saint-allier (Drôme, France). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, II A, **323** (7), 607-614.
- PERETTO C., TERZANI C., & CREMASCHI M., 1983** - *Isernia la Pineta. Un accampamento piu antico di 7000 000 anni*. Calderini édit., 125 p.
- PHILIPPE M., MOURER-CHAUVIRÉ C., & EVIN J., 1980** - Les gisements paléontologiques quaternaires des Causses de Martel et de Gramat (Corrèze et Lot) : faunes et chronologie. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon*, supplément, **18**, 57-67.
- PILGRIM G.E., & SCHAUB S., 1939** - Die schraubenhörnige Antilope des europäischen Oberpliocäens und ihre systematische Stellung. *Abhandlungen der Schweizerischen Palaeontologischen Gesellschaft*, **LXII**, 1-30.
- POMEL A., 1844** - Note sur un bouc fossile découvert dans les terrains meubles des environs d'Issoire (Puy-de-Dôme). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, **19** (4), 225-228.
- POMMEROL M., 1880** - Le mouflon quaternaire. *Congrès de l'Association française de l'avancement des Sciences*, 8^e session, 600-609.
- PORTIS A., 1918** - Il rinvenimento di "*Ovis antiqua*" Pommerol in territorio di Roma. *Bolletino della Società geologica italiana*, **36**, 223-323.
- PSATHI E., 1996** - *Etude paléontologique, paléocéologique et biostratigraphique du site de la Baume Bonne (Alpes-de-Haute-Provence)*. Mémoire de D.E.A., Muséum national d'Histoire naturelle, 98 p. (inédit).
- RADULESCO C., 2005** - Artiodactyles du Pliocène et du Pléistocène inférieur de Roumanie. In E. Crégut-Bonnoure (dir.), *Les ongulés holarctiques du Pliocène et du Pléistocène*. Actes colloque international Avignon, 10-22 septembre 2000. *Quaternaire*, h. s., **2**, 191-200.
- RADULESCO C., & SAMSON P., 1962** - Sur la présence de *Megalovis latifrons* dans le Villafranchien d'Olténie (Roumanie). *Vertebrata palasiatica*, **9**, 262-269.
- RADULESCO C., & SAMSON P., 1965** - *Soergelia elisabethae* SCHAUB dans le Pléistocène moyen de l'Olténie (Roumanie). *Eclogae geologicae Helvetiae*, **58** (2), 1107-1110.
- RADULESCO C., & SAMSON P., 1990** - The Plio-Pleistocene Mammalian Succession of the Olteț Valley, Dacic Basin, Romania. *Quartärpaläontologie*, **8**, 225-232.
- RADULESCU C., 1969** - Contribuții la cunoașterea ibexului fosil din România. *Lucrările Institutului de Speleologie "Emil Racoviță"*, **VIII**, 179-197.
- RADULESCU C., & CRÉGUT-BONNOURE E., (coord.), 1997** - Biochronologie du Pliocène/Pliocene biochronology. In J.P. Aguilar, S. Legendre & J. Michaux (ed.), *Actes du Congrès Biochrom '97*. Mémoires et Travaux de l'École Pratique des Hautes Études de Montpellier, **21**, 799-802.
- RADULESCU C., & SAMSON P.M., 1995** - Review of the villafranchian s.s. Faunas of Romania. *Il Quaternario*, **8** (2), 377-382.
- RAUFUSS I., & KOENIGSWALD von W., 1999** - New remains of Pleistocene *Ovibos moschatus* from Germany and its geographic and stratigraphic occurrence in Europe. *Geologie en Mijnbouw*, **78**, 383-394.
- REYNOLDS S.A., 1934** - Monograph of the British Mammalia of the Pleistocene period. *Ovibos* (supplement). *Palaeontographical Society*, 1-21.
- RIVALS F., 2002** - *Les petits bovidés pléistocènes dans le bassin méditerranéen et le Caucase. Etude paléontologique, biostratigraphique, archéozoologique et paléocéologique*. Thèse de Doctorat Université Perpignan, 417 p. (inédit).
- RIVALS F., 2005 a** - Les petits Bovidés pléistocènes dans le bassin méditerranéen et le Caucase. Étude paléontologique, taphonomique, archéozoologique et paléocéologique. *BAR, Archeopress*, **1327**, 1-252.
- RIVALS F., 2005 b** - Découverte de *Capra caucasica* et d'*Hemitragus cedrensis* (Mammalia, Bovidae) dans les niveaux du Pléistocène supérieur de la Caune de l'Arago (Tautavel, France). *Géobios*, **39**, 85-102.

- RIVALS F., & TESTU A., 2006** - *Capra caucasica praepyrenaica* à l'est des Pyrénées : la grotte de l'Arche à Bugarach. *Comptes-Rendus Palevol*, **5**, 711-719.
- RIVIÈRE E., 1879** - Grotte de Grimaldi en Italie. *Congrès de l'Association française de l'Avancement des Sciences*, 7^e session, Paris, 1878, 622-638.
- ROEBROECKS W., & KOLFSCHOTEN T. van, 1995** - The earliest occupation of Europe : a reappraisal of artefactual and chronological evidence. In W. Roebroeks, & T. van Kolfschoten (édit.), *The earliest occupation of Europe*. Proceedings of the European Science Foundation Workshop at Tautavel (France), Leiden, 297-309.
- RÜTIMEYER L., 1878** - Die Rinder der Tertiär Epoch. *Abhandlungen der Schweiz palaeontologie gessellschaft*, 1-208.
- RYZIEWICZ M.Z., 1934** - *Ovibos recticornis* nov. sp. Ein Beitrag zur Systematik der Unterfamilie Ovibovinae. *Bulletin International de l'Académie polonaise des sciences et lettres*, 1933, B, II, 71-87.
- SÁNCHEZ CHILLON B., 1997** - Primera cita del género *Capra* en el Pleistoceno Medio de la Sierra de Atapuerca (Burgos, España). *Geogaceta*, **22**, 210-212.
- SCHAUB S., 1923** - Neue und wenig bekannte Cavicornier von Senèze. *Eclogae geologicae Helveticae*, **18** (2), 281-295.
- SCHAUB S., 1928** - Die Antilopen des toskanischen Oberpliocäns. *Eclogae geologicae Helveticae*, **21** (1), 260-266.
- SCHAUB S., 1932** - Die Ruminantier des ungarischen Praeglacials. *Eclogae geologicae Helveticae*, **25**, 319-330.
- SCHAUB S., 1943** - Die oberpliocäene Säugetierfauna von Senèze (Haute-Loire) und ihre verbreitungsgeschichtliche Stellung. *Eclogae geologicae Helveticae*, **36** (2), 270-289.
- SCHAUB S., 1951** - *Soergelia* n. Gen., ein Caprine aus dem thüringischen Altpleistocän. *Eclogae geologicae Helveticae*, **44** (2), 375-381.
- SCHAUB S., & VIRET J., 1951** - Restes de Mammifères dans les sables à Mastodontes de la Roche Lambert près de Saint-Paulien (Haute-Loire). *Comptes Rendus sommaires des séances de la Société Géologique de France*, **2**, 20-22.
- SCHERTZ E., 1937** - *Praeovibos* aus den Mosbacher Sanden (*Praeovibos schmidtgeni* nov. sp.). *Jahresberichte und Mitteilungen des Oberrheinischen geologischen Vereins*, **26**, 79-87.
- SCHIRMEIFEN K., 1927** - Altdiluviale Mahlzeireste auf dem Lateiner Berge bei Brünn. *Verhandlungen der naturforschenden Vereines in Brünn*, **60**, 1-23.
- SHACKLETON N.J., & OPDYKE N.D., 1973** - Oxygen isotope and paleomagnetic stratigraphy of Pacific core V 28-238 : oxygen isotope temperatures and ice volumes on a 10 5 year-10 6 year scale. *Quaternary Research*, **3**, 39-55.
- SHACKLETON N.J., & OPDYKE N.D., 1976** - Oxygen isotope and paleomagnetic stratigraphy of Pacific core V 28-239. Late Pliocene to the latest Pleistocene. *Geological society of America. Memoir*, **145**, 449-464.
- SHACKLETON N. J., BERGER A., & PELTIER W. R., 1990** - An alternative astrochemical calibration of the lower Pleistocene time scale based on ODP site 677. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh, earth Sciences*, **81**, 251-261
- SHER A.V., 1971** - *Les mammifères et la stratigraphie du Pléistocène de l'extrême Nord-Est de l'U.R.S.S. et de l'Amérique du Nord*. Nauk édit., 310 p. (en russe).
- SICKENBERG O., 1968** - Die pleistozän knochenbrekzien von Volax (Griech. Mazedonien). *Geologische Jahrbuch*, **85**, 33-54.
- SPASSOV N., 2000** - Biochronology and zoogeographic affinities of the Villafranchian faunas of South Europe. *Historia naturalis Bulgariae*, **12**, 89-128.
- SPASSOV N., 2005** - Brief review of the Pliocene ungulate fauna of Bulgaria. In E. Crégut-Bonnoure (dir.), *Les Ongulés holarctiques du Pliocène et du Pléistocène*. Actes Colloque International, Avignon, 19-22 septembre 2000. *Quaternaire*, h. s., **2**, 201-212.
- SPASSOV N., & CRÉGUT-BONNOURE E., 1999** - Premières données sur les Antilopinae et les Caprinae villafranchiens de Bulgarie. Richesse faunique et signification biozoogéographique. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, Sciences de la Terre et des Planètes, **3** (28), 493-498.
- STEHLIN H.G., 1904** - Une faune à Hipparion à Perrier. *Bulletin de la Société Géologique de France*, **4** (4), 432-44.
- STEENSMA K.J., 1988** - Plio-Pleistozane Grossaugetiere (Mammalia) aus dem Becken von Kastoria/Grevena, südlich von Neapolis-NW-Griechenland. Thèse de Doctorat, Université de Clausthal, 315 p. (inédit).
- STUART A.J., 1982** - *Pleistocene Vertebrates in the British Isles*. Longman Ed., London & New York, 212 p.
- SYMEONIDIS N., 1992** - Fossil mammals of Lower Pleistocene (Villafranchian age) of the Sesklo basin (Volos). *Annales géologiques des Pays helléniques*, **XXXV**, 1-21.
- TEILHARD de CHARDIN P., & TRASSAERT M., 1938** - Cavicornia of southeastern Shansi. *Paleontologia sinica*, nouvelle série C, **6**, 1-101.
- TIKHONOV A.N., 1998** - The finds of Muskox (*Ovibos*) on the Territory of the Former USSR. In J.J.Saunders, B.W. Styles & G.F. Baryshnikov (ed.), *Quaternary Paleozoology in the Northern Hemisphere*. The Illinois State Museum Scientific Papers, **XXVII**, 341-356.
- TURCQ A., MARTINEZ-NAVARRO B., PALMQVIST P., ARRIBAS A., AGUSTI J., & RODRIGUEZ VIDAL J., 1996** - Le Plio-Pleistocène de la région d'Orce, province de Grenade, Espagne : bilan et perspectives de recherche. *Paléo*, **8**, 161-204.
- VILLALTA de J.F. & CRUSAFONT PAIRO M., 1956** - Un nuevo Ovicaprino en la fauna villafranchiense de Villaroya (Logroño). In Actes du IV Congrès International du Quaternaire, Rome-Pise, Août-Septembre 1953. 426-432.
- VIRET J., 1954** - Le loess à bancs durcis de Saint-Vallier (Drôme) et sa faune de mammifères villafranchiens. *Nouvelles Archives du Museum d'Histoire naturelle de Lyon*, **4**, 200 p.
- VEKUA A., 1995** - Die Wirbeltierfauna des Villafranchium von Dmanissi und ihre biostratigraphische Bedeutung. *Jahrbuch des Römisch-germanischen Zentralmuseums Mainz*, **42**, 77-180.
- WILDE de B., 2006** - *Caprovis savinii* (Bovidae, Mammalia) rediscovered : horn core finds of an Early Pleistocene antelope from the North Sea floor. *Netherlands Journal of Geosciences-Geologie en Mijnbouw*, **85**(3), 235-243.
- WOLF B., 1941** - Fauna fossilis cavernarum. *Fossilium Catalogus*, Neubrandenburg, 92.

