

Article original

Apport des grands mammifères de la grotte
du Vallonet (Roquebrune-Cap-Martin,
Alpes-Maritimes, France) à la connaissance du cadre
biochronologique de la seconde moitié
du Pléistocène inférieur d'Europe ☆

Contribution of the large mammals of Vallonet cave
(Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes, France)
to the knowledge of biochronological frame
of the second half of the Lower Pleistocene in Europe

Pierre-Elie Moullé^{a,*}, Frédéric Lacomat^b, Anna Echassoux^c

^a *Musée de Préhistoire Régionale de Menton, Rue Lorédan-Larchey, 06500 Menton, France*

^b *Forschungsstation für Quatärpaläontologie Weimar, Forschungsinstitut und Naturmuseum Senckenberg,
Am Jakobskirchhof 4, 99423 Weimar, Allemagne*

^c *Laboratoire Départemental de Préhistoire du Lazaret, 33bis boulevard Franck-Pilatte, 06300 Nice, France*

Disponible sur internet le 01 décembre 2006

Résumé

Les grands mammifères de la grotte du Vallonet, dont les fossiles proviennent d'un niveau contemporain de l'épisode paléomagnétique de Jaramillo, sont caractéristiques de la seconde moitié du Pléistocène inférieur. Quelques différences avec les faunes de Fuente Nueva-3 et Barranco León, en Espagne,

☆ Ce travail a été présenté au colloque « Cadre biostratigraphique de la fin du Pliocène et du Pléistocène inférieur (3 Ma à 780 000 ans) en Europe méridionale », Musée Départemental des Merveilles, Tende, Alpes-Maritimes, 20 au 22 mai 2005.

* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : pierreliemoulle@yahoo.fr (P.-E. Moullé).

dont l'âge est proche du milieu du Pléistocène inférieur, indiquent un âge un peu plus jeune pour le Vallonnet. Les différences sont par ailleurs marquées avec un site comme Soleilhac qui date du début du Pléistocène moyen.

© 2006 Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

Abstract

The large mammals of Vallonnet cave, found into a level contemporary of Jaramillo event, are characteristics of the second half of the Lower Pleistocene. Some differences with the faunas of Fuente Nueva 3 and Barranco Leon, in Spain, which datation is the middle of the Lower Pleistocene, show that Vallonnet is younger. On the other hand, the differences are clear with Soleilhac faunas, which datation is the beginning of the middle Pleistocene.

© 2006 Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

Mots clés : Grands mammifères ; Pléistocène inférieur ; Grotte du Vallonnet

Keywords: Large mammals; Lower Pleistocene; Vallonnet cave

1. Introduction

La grotte du Vallonnet (Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes, France) a servi d'habitat à l'Homme et de tanière à des carnivores. L'ensemble stratigraphique III qui livre les industries lithiques et la faune est contemporain de l'épisode paléomagnétique de Jaramillo et date de 1,05 à 1 Ma (De Lumley, 1988, 2005). Ce niveau est surmonté d'une stalagmite datée par RPE de 0,9 Ma (Yokoyama et al., 1988).

Le peuplement de grands mammifères terrestres du Vallonnet est reconstitué grâce aux fossiles de l'ensemble III qui est un niveau homogène. Vingt-cinq populations ont été individualisées : *Macaca sylvanus florentina*, *Ursus deningeri*, *Xenocyon lycaonoides*, *Canis mosbachensis*, *Alopex praeglacialis*, *Pachycrocuta brevirostris*, *Homotherium crenatidens*, *Acinonyx pardinensis*, *Panthera gombaszoegensis*, *Panthera pardus*, *Lynx spelaeus*, *Felis silvestris*, *Meles meles*, *Mammuthus meridionalis*, *Stephanorhinus hundsheimensis*, *Equus stenorhinus* s.l., *Hippopotamus cf. antiquus*, *Sus* sp., *Bison schoetensacki*, *Praeovibos* sp., *Ammotragus europaeus*, *Hemitragus bonali*, *Rupicapra* gen. ind. sp. ind., *Praemegaceros cf. verticornis* et *Pseudodama nestii vallonnetensis*.

2. Caractéristiques paléontologiques des grands mammifères du Vallonnet

2.1. *Macaca sylvanus florentina* Cocchi

Le macaque du Vallonnet correspond à la forme *Macaca sylvanus florentina* de la fin du Pliocène et du Pléistocène inférieur (De Lumley et al., 1988).

2.2. *Ursus deningeri* Von Reichenau (Planche 1, Fig. 1)

L'ours du Vallonnet a été défini comme un *Ursus deningeri* archaïque (Moullé, 1992). L'espèce typique est caractéristique de la première moitié du Pléistocène moyen. Entre *Ursus etruscus*, l'espèce connue à la fin du Pliocène et durant la première moitié du Pléisto-

cène inférieure et l'*Ursus deningeri* typique ainsi qu'*Ursus arctos*, on trouve des formes, dont celle du Vallonnet, pouvant être interprétées différemment selon les auteurs.

Ainsi, l'ours d'Untermassfeld a été considéré comme un *U. etruscus* évolué et nommé *Ursus rodei* (Musil, 2001). À Atapuerca, le niveau TD 4 a livré des fossiles d'un ours considéré comme un ancêtre de la lignée *U. deningeri*–*U. spelaeus*, dont les caractères particuliers justifieraient la création d'une nouvelle espèce : *Ursus dolinensis* (Garcia et Arsuaga, 2001). Par la suite, l'ours d'Untermassfeld a été rapproché d'*U. dolinensis* (Kahlke, 2005), forme que certains auteurs estiment plutôt proche d'*Ursus arctos* (Olive, 2005).

L'ours du Vallonnet est de taille équivalente à celle de l'*U. deningeri* typique et s'en distingue en particulier par des caractères dentaires plus archaïques. L'entoconide de la M1 inférieure est presque toujours simple alors qu'il est subdivisé en plusieurs cuspidés chez la forme typique. Les dernières molaires (M2 supérieure et la M3 inférieure) sont plus courtes, par rapport aux autres molaires, que pour l'*U. deningeri* typique. La séparation des lignées *U. arctos* et *U. deningeri*–*U. spelaeus* a déjà eu lieu vers 1,2 Ma (Loreille et al., 2001). L'ours du Vallonnet est engagé dans la lignée *deningeri*–*spelaeus*. D'autres représentants anciens de cette lignée peuvent être repérés. Ainsi à Sainzelles (collection du Musée Crozatier), une M2 supérieure ne permettant pas une détermination définitive en raison de sa forte usure présente toutefois des dimensions importantes qui peuvent la rapprocher d'*U. deningeri* (Moullé, 2004–2005a).

2.3. *Xenocyon lycaonoides* Kretzoi

Le grand canidé du Vallonnet a dans un premier temps été attribué à *Cuon stehlini* (Moullé, 1992). Cette appellation est en fait caduque et la mandibule et les dents isolées présentes au Vallonnet correspondent à *Xenocyon lycaonoides* (Moullé et Echassoux, 2005 ; Moullé et al., 2006).

2.4. *Canis mosbachensis* Soergel

Ce canidé est représenté au Vallonnet par un crâne, des hémimandibules et des dents isolées (tous les types dentaires). *Canis mosbachensis* se distingue de *Canis etruscus* par des différences de proportion et de morphologie de la denture (P4 supérieure au protocône en position plus avancée dans le sens mésial, M2 supérieure plus réduite par rapport à la M1 supérieure).

2.5. *Alopex praeglacialis* Kormos

L'attribution à *Alopex praeglacialis* est justifiée par la morphologie dentaire : P3 inférieure sans denticule postérieur, M2 inférieure non développée antérieurement, M3 inférieure réduite. La lignée *Alopex*, représentée actuellement par *Alopex lagopus*, le renard polaire, possède en effet une denture plus tranchante que celle du renard commun, *Vulpes vulpes*.

2.6. *Pachycrocuta brevirostris* Aymard

L'hyène *Pachycrocuta brevirostris* est commune dans les gisements du Pléistocène inférieur. Elle est représentée au Vallonnet par des mandibules (Planche 1, Fig. 2) et des dents isolées définitives et déciduales.



1



2



3

2.7. *Homotherium crenatidens* Fabrini

Homotherium crenatidens est représenté au Vallonnet par des dents labiales. Cette détermination est justifiée par une canine supérieure à la couronne plus longue que la racine. Chez l'*Homotherium latidens* du Pléistocène moyen, la canine supérieure possède une couronne plus courte que la racine.

2.8. *Acinonyx pardinensis* Croizet et Jobert

Le guépard était déterminé au Vallonnet dès 1963 (De Lumley et al., 1963) grâce à un fragment d'hémimandibule portant P3 et P4.

2.9. *Panthera gombaszoegensis* Kretzoi

Représenté au Vallonnet par des dents isolées, une extrémité distale d'humérus et des métapodes, le « jaguar eurasiatique » est caractéristique du Pléistocène inférieur.

2.10. *Panthera pardus* Linné

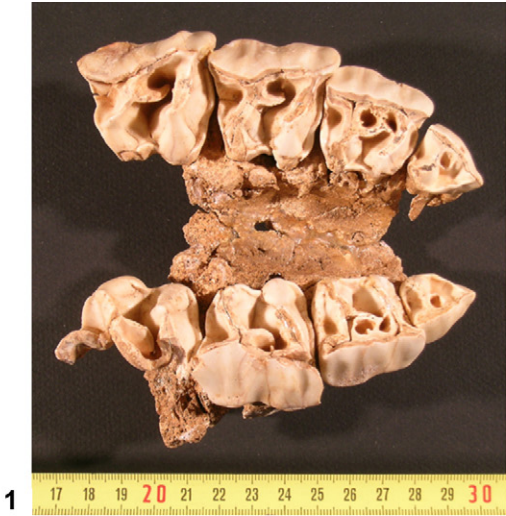
Seules deux M1 inférieures attestent, au Vallonnet, la présence d'un félin plus petit que *P. gombaszoegensis* et plus grand que le lynx. Elles ont été attribuées à *Panthera pardus* (De Lumley et al., 1988 ; Moullé, 1992). L'existence du genre *Puma* a par ailleurs été mise en évidence dans le Pléistocène inférieur d'Europe. Hemmer (2001) a attribué des fossiles d'Untermassfeld à *Puma pardoides*. Les dents du Vallonnet sont massives (largeur de la couronne importante par rapport à la longueur). Testu (2006) indique que ce type de première molaire inférieure massive peut se trouver chez *Panthera pardus*, *Uncia uncia* et *Puma pardoides*. Cet auteur rappelle par ailleurs que chez la panthère, la hauteur du protoconide domine nettement celle du paraconide alors que chez le puma la différence est moins marquée. Sur les figures de Hemmer (2001 : Fig. 12, p. 730 et Pl. 141, Fig. 1, 2, 3), une première molaire inférieure de *Puma pardoides* d'Untermassfeld montre un protoconide bas par rapport au paraconide. Les dents du Vallonnet montrent un protoconide nettement plus élevé que le paraconide.

2.11. *Lynx spelaeus* Boule

Le « lynx des cavernes » est connu au Vallonnet par quelques restes dentaires dont une P4 supérieure. *Lynx spelaeus* est de plus petite taille que le lynx villafranchien *Lynx issiodorensis*.

Planche 1. **Fig. 1.** Vallonnet : *Ursus deningeri*, maxillaires Z7 ZH15 776 avec P4, M1, M2 gauches et droites. **Fig. 2.** Vallonnet : *Pachycrocuta brevirostris*, mandibule gauche C4 CE8 149 avec d2, d3, P4, M1. **Fig. 3.** Tour de Grimaldi : *Mammuthus meridionalis*, M3 inférieure gauche MPRM.P 13676.

Plate 1. **Fig. 1.** Vallonnet: *Ursus deningeri*, maxillary Z7 ZH15 776 with left and right P4, M1, M2. **Fig. 2.** Vallonnet: *Pachycrocuta brevirostris*, left mandible C4 CE8 149 with d2, d3, P4, M1. **Fig. 3.** Tour de Grimaldi: *Mammuthus meridionalis*, left lower M3 MPRM.P 13676.



2.12. *Felis silvestris* Schreber

La présence du chat sylvestre a été reconnue au Vallonnet grâce à une P4 inférieure (Moullé, 1997–1998). Cet unique fossile a permis une attribution spécifique à *Felis silvestris*. En effet, le chat villafranchien *Felis lunensis* est de plus petite taille et sur sa P4 inférieure, le protoconide est plus court par rapport à la longueur totale de la dent.

2.13. *Meles meles* Linné

Deux dents bien fossilisées de blaireau sont connues au Vallonnet, une P4 inférieure et une M1 inférieure représentée par le talonide. Elles correspondent à l'espèce *Meles meles*. Le talonide bien développé sur la M1 inférieure justifie cette attribution spécifique à *Meles meles*. Chez le blaireau villafranchien *Meles thoralis*, ce talonide est moins développé.

2.14. *Mammuthus meridionalis* Nesti

L'éléphant méridional était déterminé au Vallonnet dès 1963 (De Lumley et al., 1963). Cette attribution à *Mammuthus meridionalis* était confirmée par la suite (De Lumley et al., 1988) sur la base de dents entières déciduales, les molaires définitives étant très fragmentées. Des fragments d'os du squelette postcrânien, et quelques os courts presque entiers (carpiens–tarsiens) sont aussi présents.

Cette détermination de *Mammuthus meridionalis* a également été confirmée de façon indirecte par l'étude des fossiles de la Tour de Grimaldi, site distant de quelques kilomètres du Vallonnet (Moullé, 1996). Ce site contemporain du Vallonnet a livré des ossements d'*Ursus deningeri*, *Canis mosbachensis*, *Pachycrocuta brevirostris*, *Panthera gombaszoegensis*, *Mammuthus meridionalis*, *Stephanorhinus hundsheimensis*, *Equus stenonis* s.l., *Praemegaceros* cf. *verticornis*. *M. meridionalis* y est en particulier représenté par un fragment postérieur de M3 inférieure qui présente des lames épaisses (la plus développée possède un sinus médian) à l'émail épais et peu plissé (Planche 1, Fig. 3).

2.15. *Stephanorhinus hundsheimensis* Toula (Planche 2, Fig. 1)

Le rhinocéros du Vallonnet présente un stade évolutif de *Stephanorhinus hundsheimensis* caractéristique du Pléistocène inférieur (Lacombat, 2003, 2005). Il est caractérisé par une taille réduite par rapport au *Stephanorhinus hundsheimensis* du Pléistocène moyen (Mazza et al., 1993). Le rapport entre la longueur des segments prémolaire et molaire est important. Le développement du segment prémolaire démontre un archaïsme certain.

Planche 2. **Fig. 1.** Vallonnet : *Stephanorhinus hundsheimensis*, maxillaires Z6 ZG18 779 avec d1, d2, d3, d4 gauches et droites. **Fig. 2.** Vallonnet : *Bison schoetensacki*, métacarpien gauche C6 200 (en haut) et métacarpien droit A7 B1 3748 (en bas). **Fig. 3.** Vallonnet : *Pseudodama nestii vallonnetensis* De Lumley et al. 1988, bois de chute gauche B7 C 10170, holotype de la sous-espèce.

Plate 2. **Fig. 1.** Vallonnet: *Stephanorhinus hundsheimensis*, maxillar Z6 ZG18 779 with left and right d1, d2, d3, d4. **Fig. 2.** Vallonnet: *Bison schoetensacki*, left metacarpal C6 200 (top) and right metacarpal A7 B1 3748 (bottom). **Fig. 3.** Vallonnet: *Pseudodama nestii vallonnetensis* De Lumley et al. 1988, left shed antler B7 C 10170, holotype of the subspecies.

De longs membres élancés et des articulations creusées leur confèrent une locomotion de type cursif. Les dents brachyodontes de ces espèces les confinent à un régime alimentaire de type brouteur.

2.16. *Equus stenonis* s.l. Cocchi

François Prat (manuscrit inédit) avait attribué, sur la base de dents jugales isolées et d'une phalange distale, et sous réserve en raison du faible nombre de fossiles, les restes d'équidé du Vallonnet à *Equus bressanus* et *Equus stenonis senezensis*. Par la suite (Moullé, 1992), une seule population était reconnue, attribuée à *Equus stenonis* s.l. D'autres auteurs ont discuté l'attribution spécifique de l'équidé du Vallonnet. Rustioni et al. (1995) ont évoqué un rapprochement avec *Equus stehlini* et Forsten (com. orale) a déterminé *Equus major* (syn. *E. bressanus*). Les caractères sténoniens de l'équidé du Vallonnet sont évidents : protocône court (long chez les caballins) et muraille externe du paracône plutôt plane (concave chez les caballins) pour les dents jugales supérieures ; sillon lingual en V (en U large chez les caballins) pour les dents jugales inférieures.

2.17. *Hippopotamus* cf. *antiquus* Desmarest

Un seul reste, un fragment d'incisive, a été attribué récemment à l'hippopotame (Moullé et al., 2005).

2.18. *Sus* sp.

Le sanglier du Vallonnet, connu par une hémimandibule et des dents isolées, a d'abord été attribué à l'espèce villafranchienne *Sus strozzi* (Moullé, 1992). La position taxonomique de ce suidé, caractérisé en particulier par des troisièmes molaires supérieures pouvant présenter un talon très réduit, est à revoir. La forme du Vallonnet s'apparente à l'espèce *Sus lydekkeri* définie à Zhoukoudian (Zdansky, 1928).

2.19. *Bison schoetensacki* Freudenberg (Planche 2, Fig. 2)

Le grand bovidé du Vallonnet a été attribué à *Bison schoetensacki* (Moullé, 1992). Les premiers représentants du genre *Bison* sont connus à partir du début du Pléistocène inférieur, comme *Bison (Eobison) georgicus* (Bukhsianidzé, 2005). *Bison schoetensacki* existe en Europe à partir d'un million d'années et jusqu'au début du Pléistocène moyen. Le site d'Untermassfeld (Thüringe, Allemagne) a livré des fossiles de bison dont la gracilité particulière des membres a motivé la création d'une nouvelle espèce : *Bison menneri* (Sher, 1997). Les deux sites sont pointés à 1–1,05 Ma, Untermassfeld étant contemporain, comme le Vallonnet, de l'épisode paléomagnétique de Jaramillo (Kahlke, 2005). Une étude morphoécologique (Bukhsianidzé, 2002) a montré que le centre de gravité du *Bison schoetensacki* du Vallonnet est situé en position postérieure, ce qui indique une adaptation à un environnement au relief tourmenté et à une végétation en mosaïque. Les deux formes ont pu coexister en Europe autour d'un million d'années avant que la forme plus gracile *Bison menneri* ne s'éteigne.

2.20. *Praeovibos* sp.

Au Vallonnet, une extrémité distale de métacarpien a été attribuée à *Praeovibos* sp. Ce genre est signalé dès la première moitié du Pléistocène inférieur (Casa Frata en Italie, Unité Faunique d'Il Tasso).

2.21. *Ammotragus europaeus* Moullé, Echassoux et Martinez-Navarro

L'étude de dents de Caprini du Vallonnet avait abouti à la détermination d'*Ovis* sp. (Moullé, 1992). La poursuite de l'étude de ce matériel a montré que la morphologie des dents du Vallonnet est trop différente de celle du mouflon du Pléistocène moyen *Ovis ammon* pour que l'attribution au genre *Ovis* soit conservée. Le réexamen de ce matériel ainsi que l'étude d'un élément crânien nouveau a abouti à la définition d'une nouvelle espèce appartenant au genre *Ammotragus* représenté actuellement par le mouflon à manchettes d'Afrique du Nord (Moullé et al., 2004). Cette espèce constitue un marqueur biostratigraphique caractéristique de la période paléontologique de la seconde moitié du Pléistocène inférieur.

2.22. *Hemitragus bonali* Harle et Stehlin

L'espèce *Hemitragus bonali* a été déterminée au Vallonnet sur la base de l'observation de dents (De Lumley et al., 1988 ; Moullé, 1992). Par la suite, un métatarsien a été ajouté à la collection (Moullé, 2004–2005b). Cette espèce est encore présente en Europe au début du Pléistocène moyen comme à l'Escale (Bonifay, 1975) et à Soleilhac (Moullé, 2004–2005b).

2.23. *Rupicaprini* genre ind. et espèce ind.

Au Vallonnet, un Rupicaprini de genre indéterminé et d'espèce indéterminée est représenté par quelques dents dont une M3 supérieure.

2.24. *Praemegaceros* cf. *verticornis* Dawkins

Le grand cervidé du Vallonnet est attribué à *Praemegaceros* cf. *verticornis* (Moullé, 1999). L'observation de fragments de mandibules permet de conclure à l'existence d'une pachyostose. L'observation de bases de bois montre l'absence d'andouiller partant au niveau de la meule.

2.25. *Pseudodama nestii* vallonnetensis Lumley, Kahlke, Moigne et Moullé

Le cervidé de taille moyenne appartient à la forme caractéristique du Pléistocène inférieur *Pseudodama nestii*. Azzaroli (1992) a créé le genre *Pseudodama* pour qualifier des cervidés du Pliocène et du Pléistocène inférieur caractérisés par des bois non palmés, possédant quatre pointes au maximum. Certains auteurs considèrent que ce type de cervidé appartient au genre *Dama*. Nous suivons l'opinion d'Azzaroli (1992) qui a créé le genre pour justement montrer que ces cervidés ne sont pas des daims.

Le cervidé de taille moyenne de la grotte du Vallonnet possède des bases de bois qui se distinguent de celles du *Pseudodama* classique du Pléistocène inférieur. Le premier segment est toujours très court et l'andouiller basilaire part à l'horizontal pour se courber fortement vers sa pointe (Planche 2, Fig. 3). Pour la forme classique, le premier segment est plus long et l'andouiller basilaire présente une courbure plus régulière sur toute sa longueur. Cette forme particulière a motivé la création de la sous-espèce *Pseudodama nestii vallonnetensis* par De Lumley et al. (1988). Par rapport à la forme classique, le *Pseudodama nestii* du Vallonnet présente également des caractères dentaires plus évolués : la P2 inférieure est plus réduite et la P4 inférieure est presque toujours molarisée (vallée 2 fermée) alors qu'elle est souvent ouverte sur la forme typique.

3. Position biochronologique des grands mammifères du Vallonnet

Des formes comme les carnivores *Pachycrocuta brevirostris*, *Homotherium crenatidens*, *Acinonyx pardinensis*, *Panthera gombaszoegensis*, et les herbivores *Mammuthus meridionalis* et *Equus stenonis* s.l. sont caractéristiques du Pléistocène inférieur. Certaines d'entre elles sont déjà présentes au Pliocène.

Le stade d'évolution de certaines autres espèces permet de cibler la seconde moitié du Pléistocène inférieur. Le canidé du genre *Xenocyon* appartient à la forme évoluée *Xenocyon lycaonoides*. Le rhinocéros *Stephanorhinus hundsheimensis* appartient à la première forme gracile qui précède la forme plus robuste du début du Pléistocène moyen (Lacombat, 2003, 2005). Le sanglier peut être rapproché de la forme asiatique *Sus lydekkeri*. La forme du Vallonnet succède au sanglier villafranchien *Sus strozzi* et précède *Sus scrofa*. Le Caprini *Ammotragus europaeus* succède à l'Ovibovini du début du Pléistocène inférieur *Soergelia minor* et précède le mouflon *Ovis ammon* du Pléistocène moyen. Le cervidé de taille moyenne représente une forme évoluée de l'espèce *Pseudodama nestii* du Pléistocène inférieur, il s'agit de *Pseudodama nestii vallonnetensis*, sous-espèce dont la localité type est la grotte du Vallonnet.

D'autres espèces présentes au Vallonnet sont des formes nouvelles qui seront caractéristiques du début du Pléistocène moyen. C'est le cas d'*Ursus deningeri*, *Bison schoetensacki*, *Hemitragus bonali*, *Praemegaceros* cf. *verticornis*.

La faune du Vallonnet et celles de Fuente Nueva-3 et Barranco León (Martinez-Navarro et al., 2003 ; Martinez-Navarro, 2005) sont proches mais quelques différences taxonomiques existent chez les herbivores : *Bison* sp. forme gracile, présence de *Hemitragus* cf. *albus* et *Megaceroides* aff. *obscurus* pour les sites espagnols, présence de *Bison schoetensacki*, *Hemitragus bonali* et *Praemegaceros* cf. *verticornis* pour le Vallonnet. Ces éléments indiquent un âge un peu plus récent pour ce dernier site. Le contraste est plus marqué entre le Vallonnet et un site typique du Galérien moyen (début du Pléistocène moyen) comme Soleilhac qui livre entre autres *Mammuthus trogontherii*, *Stephanorhinus hundsheimensis* forme robuste, l'association *Equus suessenbornensis*–*Equus altidens*, *Cervus elaphus* cf. *acoronatus*, *Dama clactoniana* (Lacombat et al., 2003 ; Ferretti et Palombo, 2004-2005). Ces sites ont encore quelques points communs avec, en particulier, *Bison schoetensacki* et *Hemitragus bonali* (Moullé, 2004–2005b).

Par rapport à la biochronologie des sites italiens, le Vallonnet est plus récent que Pirro Nord (Late Villafranchian) et peut être contemporain de Colle Curti (Early Galerian).

4. Conclusion

Galérien inférieur ? Épivillafranchien ? (De Lumley et al., 1988 ; Kahlke, 2004, 2005), période paléontologique à part entière ?, la grotte du Vallonnet est l'un des sites qui permet de caractériser la seconde moitié du Pléistocène inférieur d'Europe.

Références

- Azzaroli, A., 1992. The cervid genus *Pseudodama* n. g. in the Villafranchian of Tuscany. *Palaeontographia Italica* 79, 1–14.
- Bonifay, M.-F., 1975. *Hemitragus bonali* Harlé et Stehlin Caprinae de la grotte de l'Escale (Saint Estève-Janson, Bouches du Rhône). *Quaternaria* 18, 215–302.
- Bukhsianidzé, M., 2002. Étude paléontologique du *Bison* de la grotte du Vallonnet (Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes). Analyse morphoécologique préliminaire. Mémoire de DEA du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- Bukhsianidzé, M., 2005. The Fossil Bovidae of Dmanisi. Thesis of the International Doctorate "Environmental, Human and Comportmental Dynamics", XVI cycles 2001-2004, University of Ferrara, Ferrara.
- Ferretti, M., Palombo, M.R., 2004–2005. Le début du Pléistocène moyen. Le Galérien moyen. La faune du Velay aux alentours de 700 000 ans : *Mammuthus trogontherii* (Pohlig, 1885). In: Lacombat, F. (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* 13/14, Le Puy-en-Velay, p. 108.
- Garcia, N., Arsuaga, J.L., 2001. *Ursus dolinensis*: a new species of Early Pleistocene from Trinchera Dolina, Atapuerca (Spain). *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris. Sciences de la Terre et des Planètes* 332, 717–725.
- Hemmer, H., 2001. Die Feliden aus dem Epivillafranchium von Untermassfeld. In: Kahlke, R.-D. (Ed.), Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen). Teil 3. Römisch-Germanisches Zentralmuseum, Monogr. 40, Mainz, pp. 699–782.
- Kahlke, R.-D., 2004. Late early Pleistocene European Large mammals: a mixture of Villafranchian and Galerian (Cromerian) elements? In: Maul, L.C., Kahlke, R.-D. (Eds.), Late Neogene and Quaternary biodiversity and evolution: Regional developments and interregional correlations. Conference Volume. 18th International Senckenberg Conference. VI International Palaeontological Colloquium in Weimar. (Germany), 25th-30th April, 2004. Terra Nostra, Schriften der Alfred-Wegener-Stiftung 2004 (2), 125, Berlin.
- Kahlke, R.-D., 2005. Late Early Pleistocene mammal faunal communities in Europe: Mixtures of acquaintance or unique assemblages? Cadre géochronologique, biochronologique et paléoclimatique du Paléolithique inférieur en Europe méridionale. Colloque : « Cadre biostratigraphique de la fin du Pliocène et du Pléistocène inférieur (3 Ma à 780 000 ans) en Europe méridionale ». Musée des Merveilles, Tende, Alpes-Maritimes, 20 au 22 mai 2005, résumés.
- Lacombat, F., 2003. Étude des rhinocéros du Pléistocène de l'Europe méditerranéenne et du Massif Central. Paléontologie, phylogénie et biostratigraphie. Thèse de Doctorat du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- Lacombat, F., 2005. Les rhinocéros fossiles des sites préhistoriques de l'Europe méditerranéenne et du Massif central. Paléontologie et implications biochronologiques. *BAR International Series* 1419, 1–175.
- Lacombat, F., Moullé, P.-É., De Marchi, M.-P., 2003. Résultats préliminaires de l'étude paléontologique de la faune de Soleilhac (Haute-Loire). *Annales des Amis du Musée Crozatier* 12, 94–97.
- Loreille, O., Orlando, L., Patou-Mathis, M., Philippe, M., Taberlet, P., Hänni, C., 2001. Ancient DNA analyse reveals divergence of cave bear, *Ursus spelaeus*, and brown bear, *Ursus arctos*, lineages. *Current Biology* 11, 200–203.
- de Lumley, H., 1988. La stratigraphie du remplissage de la grotte du Vallonnet. *L'Anthropologie* 92, 407–428.
- de Lumley, H., 2005. Cadre géochronologique, biochronologique et paléoclimatique du Paléolithique inférieur en Europe méridionale. Colloque : « Cadre biostratigraphique de la fin du Pliocène et du Pléistocène inférieur (3 Ma à 780 000 ans) en Europe méridionale ». Musée des Merveilles, Tende, Alpes-Maritimes, 20 au 22 mai 2005, résumés.
- de Lumley, H., Gagnière, S., Barral, L., Pascal, R., 1963. La grotte du Vallonnet, Roquebrune-Cap-Martin (A.-M.). *Bulletin du Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco* 10, 5–20.

- de Lumley, H., Kahlke, H.-D., Moigne, A.-M., Moullé, P.-É., 1988. Les faunes de grands mammifères de la grotte du Vallonnet, Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes. L'Anthropologie 92, 465–496.
- Martinez-Navarro, B., 2005. The Early Pleistocene large mammals assemblages from Venta Micena, Fuente Nueva-3 and Barranco León-5 (Orce, Spain). Colloque : « Cadre biostratigraphique de la fin du Pliocène et du Pléistocène inférieur (3 Ma à 780 000 ans) en Europe méridionale ». Musée des Merveilles, Tende, Alpes-Maritimes, 20 au 22 mai 2005, résumés.
- Martinez-Navarro, B., Espigares, M.P., Ríos, S., 2003. Estudio preliminar de las asociaciones de grandes mamíferos de Fuente Nueva-3 y Barranco León-5 (Orce, Granada, España), (Informe de las campañas de 1999-2002). In: Toro, I., Agustí, J., Martínez-Navarro, B. (Eds.), El Pleistoceno inferior de Barranco Leon y Fuente Nueva-3, Orce Granada. Arqueología Monografías 17, Sevilla, pp. 115–136.
- Mazza, P., Sala, B., Fortelius, M., 1993. A small latest Villafranchian (Late Early Pleistocene) rhinoceros from Pietrafitta (Perugia, Umbria, central Italy), with notes on the Pirro and Westerhoven rhinoceroses. Palaeontographia Italica 80, 25–50.
- Moullé, P.-É., 1992. Les grands mammifères du Pléistocène inférieur de la grotte du Vallonnet (Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes). Étude paléontologique des Carnivores, Equidé, Suidé et Bovidés. Thèse de Doctorat du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- Moullé, P.-É., 1996. Paléontologie des grands mammifères de la grotte du Vallonnet (Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes, France). Comparaison avec la faune de la Tour de Grimaldi (Vintimille, Italie). Actes du XIII Congrès UISPP, Forli, Italia, 1996, 447–454.
- Moullé, P.-É., 1997–1998. Les grands mammifères de la grotte du Vallonnet (Roquebrune-Cap-Martin). Synthèse des études antérieures et nouvelles déterminations. Bulletin du Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco 39, 29–36.
- Moullé, P.-É., 1999. Paléontologie des grands mammifères de la grotte du Vallonnet (Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes, France). Proceedings of the International Conference of Human Palaeontology, Orce, Spain, 1995, 571–582.
- Moullé, P.-É., 2004–2005a. Le Pléistocène inférieur, le Villafranchien supérieur. La faune du Velay entre 1,8 et 1 million d'années : *Ursus* sp. In: Lacombat, F. (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 13/14, Le Puy-en-Velay, pp. 82–83.
- Moullé, P.-É., 2004–2005b. Le début du Pléistocène moyen, le Galérien moyen. La faune du Velay aux alentours de 700 000 ans : *Hemiragrus bonali*. In: Lacombat, F. (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 13/14, Le Puy-en-Velay, pp. 116–117.
- Moullé, P.-É., Echassoux, A., Martinez-Navarro, B., 2004. *Ammotragus europaes* : une nouvelle espèce de Caprini (Bovidae, Mammalia) du Pléistocène inférieur à la grotte du Vallonnet (France). Comptes Rendus Palevol 3, 663–673.
- Moullé, P.-É., Echassoux, A., 2005. Étude du *Xenocyon lycaonoides* de la grotte du Vallonnet (Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes). Bulletin du Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco 45, 13–22.
- Moullé, P.-É., Echassoux, A., Lacombat, F., Desclaux, E., Bailon, S., 2005. L'environnement animal des premiers habitants de l'Europe méditerranéenne : Les grands mammifères contemporains de l'Homme du Vallonnet, Données taxonomiques et biostratigraphiques pour la deuxième moitié du Pléistocène inférieur. In: Molines, N., Moncel, M.-H., Monnier, J.-L. (Eds.), Les premiers peuplements en Europe : Colloque international : Données récentes sur les modalités de peuplements et sur le cadre chronostratigraphique, géologique et paléogéographique des industries du Paléolithique ancien et moyen en Europe (Rennes, 22–25 septembre 2003). BAR International Series, 1364, Oxford, pp. 105–113.
- Moullé, P.-É., Echassoux, A., Lacombat, F., 2006. Taxonomie du grand canidé de la grotte du Vallonnet (Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes, France). L'Anthropologie 110, 832–836.
- Musil, R., 2001. Die Ursiden-restes aus dem Unterpleistozän von Untermassfeld. In: Kahlke, R.-D. (Ed.), Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen). Teil 2. Römisch-Germanisches Zentralmuseum, Monogr. 40, Mainz, pp. 633–658.
- Olive, F., 2005. Évolution des grands Carnivores pliocènes et pléistocènes de l'ancien monde. Systématique, biochronologie, paléobiogéographie et paléoécologie. Thèse de Doctorat du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- Rustioni, M., Mazza, P., Ciofini, R., 1995. Synopsis of the stratigraphical distribution of the Villafranchian equids, tapirids and rhinocerotids of Western Europe. Il Quaternario 8, 357–366.

- Sher, A., 1997. An early quaternary Bison population from Untermassfeld: *Bison menneri* sp. nov. In: Kahlke, R.-D. (Ed.), *Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen)*. Teil 1. Römisch-Germanisches Zentralmuseum, Monogr. 40, Mainz, pp. 101–180.
- Testu, A., 2006. Étude paléontologique et biostratigraphique des Felidae et Hyaenidae pléistocènes de l'Europe méditerranéenne. Thèse de Doctorat de l'Université de Perpignan, Perpignan.
- Yokoyama, Y., Bibron, R., Falguères, C., 1988. Datation absolue des planchers stalagmitiques de la grotte du Vallonet à Roquebrune-Cap-Martin (Alpes-Maritimes, France), par la résonance de spin électronique (ESR). *L'Anthropologie* 92, 429–436.
- Zdansky, O., 1928. Die Säugetiere der Quartärfauna von Chou-K'ou-Tien. *Paleontologia Sinica* V 4, 1–146.