



Disponible en ligne sur www.sciencedirect.com

ScienceDirect

L'anthropologie

L'anthropologie 118 (2014) 44–73

www.em-consulte.com

Article original

Les grands mammifères du Villafranchien supérieur des travertins du Bassin de Denizli (Sud-Ouest Anatolie, Turquie)

*The Late Villafranchian large mammals from the Denizli
Basin travertines (Southwest Anatolia, Turkey)*

Nicolas Boulbes^{a,*}, Serdar Mayda^b, Vadim V. Titov^c,
M. Cihat Alçıçek^d

^a EPCC-centre européen de recherches préhistoriques, 66720 Tautavel, France

^b Ege University, Natural History Museum, 35100 Bornova, Izmir, Turquie

^c Institute of Arid zones SSC RAS, Chekhov str., 41, Rostov-on-Don, Russie

^d Department of Geology, Pamukkale University, 20070 Denizli, Turquie

Disponible sur Internet le 24 février 2014

Résumé

La révision et l'étude de nouveaux fossiles de grands mammifères provenant des dépôts de travertins du bassin de Denizli ont permis de reconnaître les espèces suivantes : *Archidiskodon meridionalis meridionalis*, *Stephanorhinus cf. etruscus*, *Equus cf. altidens* s. l., *E. cf. apolloniensis*, *Metacervoceros rhenanus*, *Cervalces (Libralces) ex gr. minor-gallicus*, *Palaeotragus* sp., Bovinae gen. et sp. indet. Biochronologiquement, cette association ressemble à celles reconnues au Villafranchien supérieur au Sud et à l'Est de l'Europe, et en partie à l'Ouest de l'Asie, et serait plus ancienne qu'1,2 Ma.

© 2014 Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

Mots clés : Ongulés ; Villafranchien supérieur ; Pléistocène inférieur ; Turquie ; Bassin de Denizli ; Travertins

Abstract

The large mammals from travertine deposits in the Denizli basin include the following species: *Archidiskodon meridionalis meridionalis*, *Equus cf. altidens* s. l., *E. cf. apolloniensis*, *Stephanorhinus cf. etruscus*, *Metacervoceros rhenanus*, *Cervalces (Libralces) ex gr. minor-gallicus*, *Palaeotragus* sp., Bovinae gen. et sp. indet.

* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : nboulbes@aol.com (N. Boulbes).

Bovinae gen. and sp. indet. This association resembles those from the late Villafranchian of Southern and Eastern Europe, and, to some extent, from Western Asia, and could be older than 1.2 Ma.

© 2014 Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

Keywords: Ungulates; Late Villafranchian; Early Pleistocene; Turkey; Denizli Basin; Travertines

1. Introduction

Le bassin de Denizli, situé dans la région égéenne au sud-ouest de la Turquie (Fig. 1), constitue une vaste dépression de 50 km parmi les plus actives du plateau anatolien depuis le Miocène (Alçiçek et al., 2007). Il s'agit d'une formation de type graben, délimitée par d'importantes failles normales orientées nord-ouest. Les travertins fossilifères sont principalement situés le long des plans de faille au nord, actifs comme ceux de Pamukkale, ces derniers ayant été abondamment exploités par les carriers depuis le début des années 1990 ainsi qu'à l'époque Lycienne et Romaine. Le contexte géologique et géomorphologique ainsi que la description des différents faciès sédimentaires du bassin de Denizli sont détaillés dans ce volume (Alçiçek et Alçiçek, dans ce numéro; Khatib et al., dans ce numéro). Les fossiles de mammifères soumis à cette étude proviennent de différentes carrières situées à une altitude voisine et considérées comme appartenant à une même période de production de travertins (Fig. 1). Les fossiles sont soit issus des blocs de travertins découpés dans les usines des carriers en dalles standards de destinées à des fins commerciales, soit issus des blocs indésirables à la vente. La découverte par M.C. Alçiçek en 2002 d'une calotte crânienne d'*Homo erectus* est venue alimenter le débat autour de la datation des travertins de Denizli et notamment des niveaux supérieurs fossilifères (Lebatard et al., 2014; Lebatard et al., dans ce numéro; Alçiçek, dans ce numéro ; Kappelman et al., 2008).

La dernière étude en date des grands mammifères issus des dépôts de travertins du bassin de Denizli mentionnait la présence des espèces suivantes : *Equus cf. suessenbornensis*, *Dama* sp., et *Bos* sp. (Erten et al., 2005). De l'aveu de ces auteurs, ce matériel n'était malheureusement pas

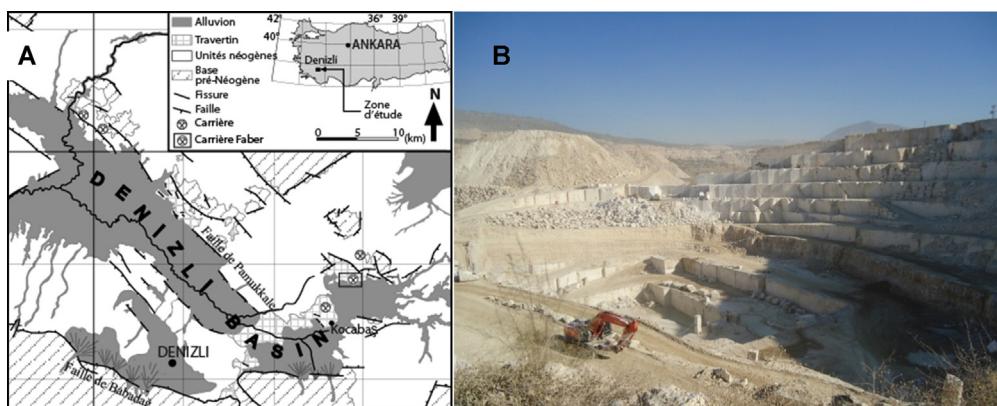


Fig. 1. Localisation géographique et contexte géologique du bassin de Denizli (d'après Sun, 1990) (A) ; vue générale de la carrière Faber (B).

Geographical location and geological context of the Denizli Basin (based on Sun, 1990) (A); general view of the Faber quarry (B).

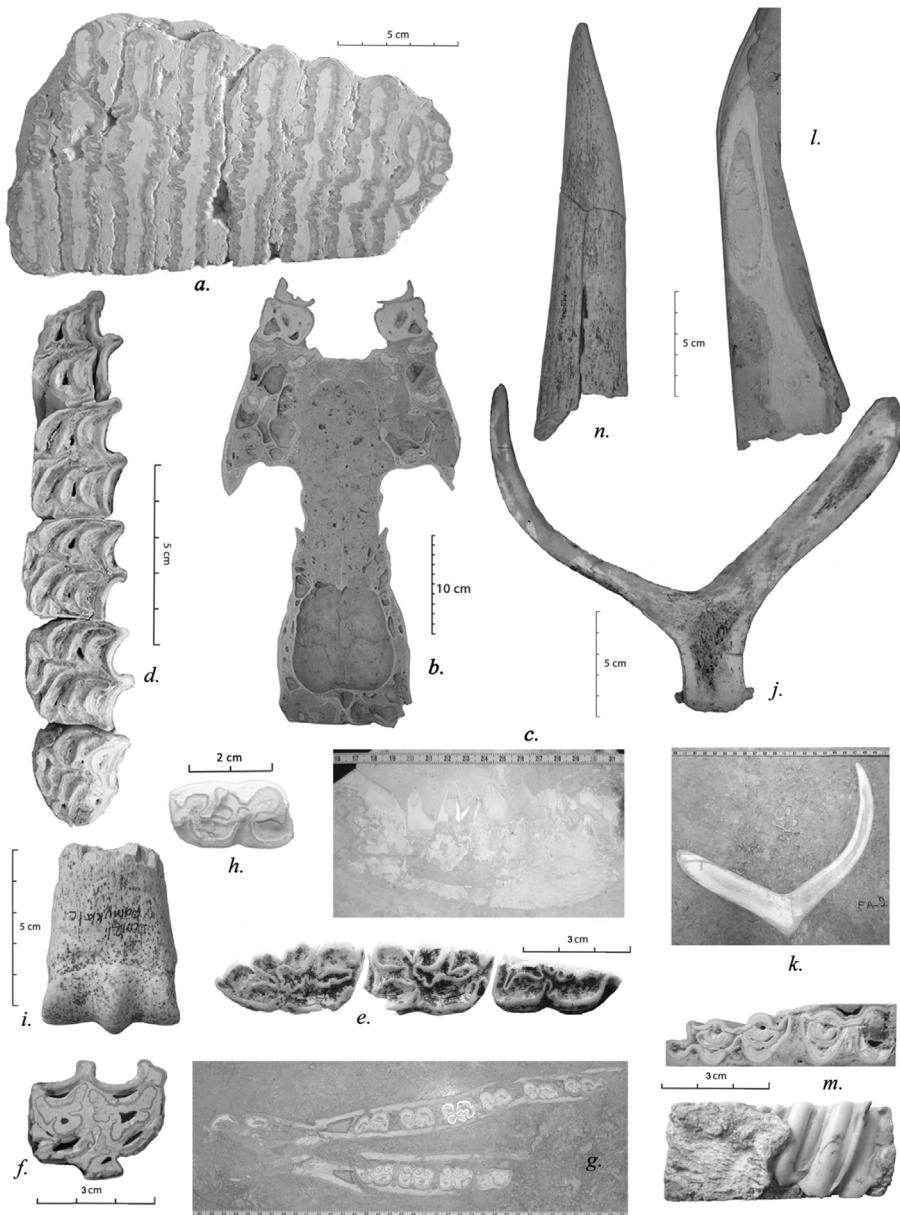


Fig. 2. Grands mammifères des travertins du bassin de Denizli : a : *Archidiskodon meridionalis merionalis*, M³ (PV-1469); b : *Stephanorhinus* cf. *etruscus*, crâne (PV-1472); c : *Stephanorhinus* cf. *etruscus*, D²-D⁴ (F-9); d : *Equus* cf. *apolloniensis*, P³-M³ d. (DA-1); e : *E.* cf. *apolloniensis*, P₂-P₄ g. (PV-1473abc) ; f : *Equus* cf. *altidens* s. l., P⁴ d. (PV-1465) ; g : *Equus* cf. *altidens* s. l., mandibule avec P₂-M₁ g. et P₂-M₃ d. ; h : *Equus* cf. *altidens* s. l., M₂ d. (KO-1) ; i : *Equus* cf. *altidens* s. l., métacarpe g. (PV-1460) ; j : *Metacervoceros rhenanus*, bois g. (FA-1) ; k : *Metacervoceros rhenanus*, bois d. (FA-2) ; l : *Cervalces* (*Libralces*) ex gr. *minor-gallicus*, bois d. (PV-1461) ; m : *Bovinae*, M₂-M₃ d. (KO-2) ; n : *Palaeotragus* sp., ossicône (PV-1477).

assez riche pour garantir des indices biochronologiques fiables. La détermination de ces taxons, communs au Pléistocène moyen, restait toutefois en accord avec l'âge initial du crâne de Kocabas estimé autour de 0,5 Ma (Kappelman et al., 2008). Certaines datations des travertins du bassin de Denizli, par thermoluminescence (TL) 828 ± 93 Ka (Engin et Güven, 1997) et par résonance de spin électronique (ESR) $1,11 \pm 0,11$ Ma (Engin et al., 1999), évoquaient cependant une chronologie plus ancienne. Le crâne d'hominidé de Kocabas lui-même présente certains traits archaïques qui le positionne entre les fossiles africains (ER3733 à 1,8 Ma, OH9 et Daka-Bouri autour de 1 Ma) et les Homo erectus de Zhoukoudian L-C en Chine, plus récents que 0,78 Ma (Viallet et al., 2012; Viallet et al., dans ce numéro). Les datations récentes des conglomérats de la carrière Faber qui encadrent la formation supérieure de travertins fossilifères, d'après la méthode des isotopes cosmogéniques ($^{26}\text{Al}/^{10}\text{Be}$), impliquent un âge supérieur à 1,0 Ma et plus jeune qu'environ 1,6 Ma (Lebatard et al., 2014 ; Lebatard et al., dans ce numéro). Depuis quelques années, le matériel faunique s'est enrichi de nombreuses pièces principalement issues de la carrière Faber (Fig. 1). Ces nouvelles découvertes nous ont encouragés à reprendre l'étude des grands mammifères afin de préciser leur détermination et de proposer un cadre biochronologique aux travertins supérieurs du bassin de Denizli.

2. Systématique et étude paléontologique

Les restes de grands mammifères se trouvent synsédimentaires avec les dépôts de travertin et il est bien souvent impossible de les libérer de leur roche encaissante. De plus, en raison du contexte de leur découverte, lors de l'extraction des blocs et de leur découpe à la fabrique des exploitants, la conservation en coupe de certaines pièces récoltées limite la portée des observations morphologiques et l'étude biométrique.

L'inventaire des fossiles, présenté avant chaque description, reprend la numérotation d'Erten et al. (2005) avec le numéro de la pièce précédé des deux premières lettres de la carrière où il a été extrait (DA-Dalmersan, KO-Kömürçioglu, MA-Maya, FA-Faber). Les nouveaux fossiles provenant de la carrière Faber sont précédés des lettres « PV ». Le matériel étudié est conservé à l'Université Pamukkale (Denizli) et au Muséum d'Histoire Naturelle de l'Université Ege, EUNHM (Izmir).

2.1. Éléphantidés

Ordre : PROBOSCIDEA Illiger, 1811

Famille : ELEPHANTIDAE Gray, 1821

Genre : *Archidiskodon* Pohlig, 1888

Archidiskodon meridionalis Nesti, 1825

A. meridionalis meridionalis Nesti, 1825

Large mammals from the Denizli Basin travertines: a: Archidiskodon meridionalis meridionalis, M³ (PV-1469); b: Stephanorhinus cf. etruscus, skull (PV-1472); c: Stephanorhinus cf. etruscus, D²-D⁴ (F-9); d: Equus cf. apolloniensis, P³-M³ r. (DA-1); e: E. cf. apolloniensis, P₂-P₄ l. (PV-1473abc); f: Equus cf. altidens s. l., P⁴ r. (PV-1465); g: Equus cf. altidens s. l., mandible with P₂-M₁ l. et P₂-M₃ r.; h: Equus cf. altidens s. l., M₂ r. (KO-1); i: Equus cf. altidens s. l., metacarpal l. (PV-1460); j: Metacervoceros rhenanus, antler l. (FA-1); k: Metacervoceros rhenanus, antler r. (FA-2); l: Cervalces (Libralces) ex gr. minor-gallicus, antler r. (PV-1461); m: Bovinae, M₂-M₃ r. (KO-2); n: Palaeotragus sp, ossicone (PV-1477).

Tableau 1

Caractéristiques de la M³ supérieure d'Elephantidés.*Characteristics of Elephantidae upper M³.*

M ³ supérieure						
Denizli	L	1	e	N	f	
	PV-1469	> 180,0	> 107,0	3,8	> 9	4,5
<i>A. meridionalis gromovi</i>	n	16	31	31	17	33
Complexe de Khapry ^a	x	258,4	102,0	3,2	13,9	4,5
	min-max	216,0–297,0	87,8–121,0	2,6–4,0	12,0–16,0	3,5–5,1
<i>A. meridionalis meridionalis</i>	n	21	29	33	33	36
Valdarno Sup. ^b	x	269,0	101,0	3,2	13	5,0
Olivola + Tasso FU	min-max	236,0–350,0	83,0–123,0	2,6–3,9	11–14	4,0–6,0
<i>A. meridionalis meridionalis</i>	n	5	6	6	6	6
Georgievsk/Psekups ^a	x	253	114,2	3,1	12,7	4,8
	min-max	284,4–327,0	104,0–121,0	2,7–3,6	12–14	4,2–5,0
<i>A. meridionalis tamanensis</i>	n	–	–	7/9	7/9	7/9
Sinyaya Balka/Bogatyri ^a	x	–	–	3,0	16,2	5,2
	min-max	–	–	2,5–3,4	15–17	4,4–5,5
« <i>M.</i> » <i>meridionalis</i>	2306	309,5	119,5	3,7	12	3,9
Eskişehir-Yukarısögütönü ^c						
<i>M. trogontherii</i>	42-DUR-1-41	295,0	109,9	2,8	18	6,1
Dursunlu ^c						
<i>M. trogontherii</i>	n	20	54	48	35	54
Süssenborn ^d	x	300,1	101,6	2,4	19,7	7,0
	min-max	230,0–397,0	77,0–123,0	1,7–3,0	17–22	5,8–8,9

L : longueur maximale ; 1 : largeur maximale ; e : épaisseur de l'émail ; N : nombre de lames ; f : fréquence laminaire.

^a Baygusheva et Titov, 2012.^b Agostini et al., 2012.^c Albayrak et Lister, 2012.^d Lister et al., 2012.

Matériel

EUNHM : une M³ incomplète en coupe (PV-1469).

Description et comparaisons

La section de la M³ supérieure des travertins de Denizli présente une longueur de 180 mm et une largeur maximale autour de 107 mm (Fig. 3a). Son état de conservation nous permet de compter jusqu'à un nombre minimum de lames d'email lames. La fréquence laminaire (nombre de lames sur une longueur de 10 cm prise dans la partie centrale de la dent) de ce spécimen est de 4,5. L'épaisseur de l'email atteint 3,8 mm et la longueur d'une simple lame est de 22,6 mm en moyenne (Tableau 1, Fig. 2a). Les caractéristiques de cette dent nous permettent de l'attribuer à *Archidiskodon meridionalis*.

La fréquence laminaire et l'épaisseur de l'email de la molaire issue des travertins de Denizli se rapprochent des dents de la sous-espèce nominale *A. meridionalis meridionalis* des séries représentatives du type du Valdarno supérieur (Agostini et al., 2012) ou de Georgievsk/Psekups (Baygusheva et Titov, 2012) (Tableau 1). La forme qui lui précède, *A. meridionalis*

gromovi (complexe de Khapry), possède une fréquence laminaire en moyenne plus faible ; celle qui lui succède à la fin du villafranchien et au début du Galérien, *A. meridionalis tamanensis* (Sinyaya Balka), présente des paramètres plus « progressifs » (Tableau 1) (Baygusheva et Titov, 2012). La fréquence laminaire chez *Mammuthus trogontherii* est plus forte, par exemple 7,0 en moyenne chez la forme type de Süßenborn, et l'émail est plus fin (Tableau 1).

Au Nord-Ouest de la Turquie, une M^3 issue de la localité de Yukarısögütönü corrélée au Villanyan (MN 17, 2,6–1,8 Ma) attribuée à « *Mammuthus* » *meridionalis* présente des caractéristiques moins « avancées » que la molaire de Denizli, avec notamment une fréquence laminaire plus faible de 3,9 (Tableau 1). *Mammuthus trogontherii* est représentée en Turquie dans le bassin de Suluova (Amasya) et à Dursunlu dont l'âge serait estimé entre 0,9 et 0,7 Ma (Tableau 1, Albayrak et Lister, 2012).

Les caractéristiques de la molaire de l'éléphant méridional issue des travertins de Denizli envisagent donc de rapporter celle-ci à la sous-espèce *A. meridionalis meridionalis*.

2.2. Rhinocérotidés

PERISSODACTYLA Owen, 1848

RHINOCEROTIDAE Owen, 1845

Stephanorhinus Kretzoi, 1942

Stephanorhinus cf. *etruscus* Falconer, 1868

Matériel

Université Pamukkale : une hémimandibule d'un jeune portant D_2 , D_3 , D_4 (en coupe, F-9) issue de la carrière Faber.

EUNHM : un crâne en coupe transversale (PV-1472) et une hémimandibule gauche portant P_4 à M_3 (en coupe, PV-1470) provenant de la carrière Faber.

Description et comparaisons

La coupe du crâne PV-1472 montre qu'il s'agit d'un spécimen présentant de faibles dimensions (Fig. 2b). L'estimation de la largeur du palais à l'avant des M^3 (variable 30 de Guérin, 1980) qui donne une valeur d'environ 73,5 mm évoque les petites dimensions de *Stephanorhinus etruscus* (Tableau 2). La même dimension est plus forte chez *S. hundsheimensis* et *S. hemitoechus* bien que les effectifs soient limités (Tableau 2). La longueur basion-palais avoisine 350 mm. La largeur du crâne au niveau des processus préorbitaires (variable 20 de Guérin, 1980) proche de 235 mm sur le spécimen de Denizli (Fig. 2e) est un peu plus grande que chez *S. etruscus* de Senèze (215 mm, Lacombat, 2005), “*D. etruscus*” d'Italie (Guérin, 1980) et dans une moindre mesure de Chilhac (224 mm, Bœuf, 1995) (Tableau 2). La largeur au niveau des processus préorbitaires est plus faible que chez *S. hundsheimensis*, d'après les données compilées par Guérin (1980) et celle du crâne d'Isernia (266 mm, Lacombat, 2005) (Tableau 2). Les dimensions de la M^2 du crâne du rhinocéros de Denizli (DMD = 62 mm, DVL = 59 mm) sont proches de celles de *Stephanorhinus etruscus* (ou légèrement plus grandes), *Stephanorhinus hundsheimensis* mais plus petites que celles de *Stephanorhinus* sp. du Villafranchien moyen de Liventsovka, de *S. jeannireti* du Villafranchien inférieur, de *S. hemitoechus* et d'autres grands rhinocéros.

Malheureusement, aucune observation morphologique n'est véritablement réalisable sur la mandibule adulte PV-1470 conservée en coupe et très altérée. L'hémimandibule F-9 portant la dentition décidaire (Fig. 2c) permet de décrire la morphologie des vallées de la D_3 et de la D_4 . Les vallées antérieures et postérieures de la D_3 présentent un profil en « V » ; la vallée antérieure

Tableau 2

Comparaison des dimensions crâniennes chez *Stephanorhinus*.Comparison of *Stephanorhinus* cranial dimensions.

<i>Stephanorhinus</i> – Crâne		Largeur aux processus préorbitaires (20)	Largeur du palais à l'avant des M ³ (30)
S. cf. etruscus Denizli		235,0	[73,5 ^f]
<i>S. etruscus</i> (<i>D. etruscus</i>) Chilhac ^a		224,0	—
<i>S. etruscus</i> Senèze ^b		215,0	80,2
<i>S. etruscus</i> Valdarno sup. ^c		204,0	—
<i>S. etruscus</i>	<i>n</i>	11	5
(<i>D. etruscus etruscus</i>)	min–max	162,0–224,0	68,0–88,0
Divers sites ^d	x	201,1	77,6
<i>S. hundsheimensis</i> Isernia ^b		266,0	—
<i>S. hundsheimensis</i>	<i>n</i>	3	2
(<i>D. e. brachycephalus</i>)	min–max	224,0–265,0	93,0–113,0
Divers sites ^d	x	248,3	103,0
<i>S. hemitoechus</i>	<i>n</i>	8	4
(<i>D. hemitoechus</i>)	min–max	247,0–308,0	74,5–102,0
Divers sites ^d	x	269,8	88,6
<i>S. hemitoechus</i> Neumark-Nord ^e		335,8	105,9

^a Bœuf (1995).^b Lacombat (2005).^c Mazza (1988).^d Guérin (1980).^e Made van der (2010).^f Mesure prise au niveau des racines antérieures.

de la D4 est en « V » aiguë, la vallée postérieure est profonde et plus ouverte. La différence des hauteurs estimées entre la base des vallées antérieures et postérieures et le collet qui pourrait orienter l'attribution entre *Stephanorhinus hundsheimensis* et *Stephanorhinus etruscus* (Lacombat, 2005) reste malheureusement difficilement appréciable (Fig. 2c). Les dimensions des dents (DMD) de ces deux mandibules, comme la molaire supérieure du crâne, rentrent globalement dans le cadre de variation de *Stephanorhinus etruscus* et *Stephanorhinus hundsheimensis*.

D'après certains critères métriques, notamment la petite taille du crâne, nous rapprochons avec prudence les fossiles du Rhinocéros des travertins de Denizli à *Stephanorhinus* cf. *etruscus*.

2.3. Équidés

Ordre : PERISSODACTYLA Owen, 1848

Famille : EQUIDAE Gray, 1821

Genre : *Equus* Linnaeus, 1758

E. cf. apolloniensis Koufos et al., 1997

Matériel

Université Pamukkale : un maxillaire g. portant P³ à M³ (DA-1), un maxillaire g. portant P² à M³ (coupe, DA-2) ; une M³ (coupe, KO-6) ; une M^{1–2} (KO-11).

EUNHM : une association P₂, P₃, P₄ g. (PV-1473a,b,c).

Description et comparaisons

Cet équidé a été déterminé notamment à partir de deux maxillaires issus de la carrière de Dalmersan déjà décrit dans le travail d'[Erten et al. \(2005\)](#). Ces derniers montrent les caractères morphologiques suivant. Les piliers vestibulaires sont un peu élargis et de section carrée sur les prémolaires (en particulier le parastyle) et peuvent être dédoublés y compris le mésostyle ([Fig. 2d](#)) ; les styles sont simples, étroits et arrondis sur les molaires. Les faces interstylaires sont variables, soit convexes lorsque le paracône et/ou le métacône sont dilatés côté vestibulaire (prémolaires du maxillaire DA-2 et P3 DA-1, [Fig. 2d](#)) ou légèrement concaves (molaires, [Fig. 2d](#)). Le plissement des préfossettes et postfossettes est modéré. La dépression transversale est relativement développée sur l'ensemble des dents : elle est resserrée en son milieu puis s'élargie nettement à son extrémité vestibulaire et présente le plus souvent une digitation dirigée vers le protococone ([Fig. 2d](#)). Le pli caballin est peu développé (voire absent sur certaines molaires) ([Fig. 2d](#)). Enfin le protocône est long avec une partie antérieure développée et une partie distale allongée, son bord vestibulaire est bombé et son bord lingual peut être échancrée. Sur une M³ isolée en coupe (KO-6), l'étirement distal du métastyle et de l'hypocône forme une gouttière distale profonde ; sur cette dent, l'hypoglyphe est en cours d'isolement.

Morphologiquement, ces dents se démarquent d'*E. stenonis* s. l. et taxons associés qui possèdent généralement des styles non cannelés, un protocône court, un émail peu complexe ([Prat, 1980](#) ; [Alberdi et al., 1998](#) ; [Eisenmann, 2004, 2006](#)). L'association d'un protocône allongé, d'un mésostyle fort et parfois dédoublé sur les dents supérieures évoquent plutôt des espèces plus tardives telles qu'*E. suessenbornensis*, *E. verae*, *E. apolloniensis* ([Musil, 1969](#) ; [Forsten, 1986](#) ; [Vekua, 1986](#) ; [Alberdi et al., 1988](#) ; [Koufos et al., 1997](#); [Sher, 1971](#); [Alberdi et Palombo, 2013](#)). Le fort développement de la vallée postprotoconale, une caractéristique des hémiones actuels, est fréquente dans le nouveau sous-genre « *Sussemionus* » ([Eisenmann, 2006, 2010](#)) et présente aussi chez *E. apolloniensis* ([Koufos et al., 1997](#), cf. [Planche I, fig. 2](#)).

Les diagrammes bivariés de la [Fig. 3](#) représentent l'indice protoconique (IP) des dents jugales supérieures en fonction de la surface occlusale (DMD + DVL/2), ce qui permet de limiter les effets de l'usure. Les dents des deux maxillaires d'équidé de Denizli présentent un protocône relativement plus développé que chez les grands sténoniens *E. bressanus* et *E. major* et une surface occlusale globalement plus petite ([Fig. 3B](#)). Les dents supérieures de l'*Equus stenonis* de Sésklo (Grèce) ou de Trilica (Monténégro) possèdent aussi des IP peu élevés par rapport à celles étudiées ([Fig. 3D](#)). C'est également le cas des sténoniens typiques tels que *E. stenonis vireti*, *E. stenonis guthi*, *E. senezensis* ([Eisenmann, 1980](#) ; [Bœuf, 1986](#) ; non figuré). [Gromova \(1949\)](#) considérait d'ailleurs la valeur de 40 comme limite supérieure des IP chez *Equus stenonis*, alors que l'indice se situe autour de 50 sur les molaires de l'équidé de Denizli. Les dents des deux maxillaires du bassin de Denizli sont caractérisées par des IP comparables à la forme type d'*Equus altidens* (incluant le synonyme *E. marxi*) de Süssenborn et de la série de Cullar-de-Baza-1, mais les dimensions de la couronne élevées des dents de Denizli sortent du nuage de point de cette espèce qui présentent des dents plus petites et surtout plus étroites ([Fig. 3C](#)). Elles sont d'autant plus éloignées de la forme du Villafranchien supérieur du Bassin d'Orce (Venta Micena, Fuente Nueva 3, Barranco Léon) *E. altidens granatensis* qui possède des protocônes très courts et des indices protoconiques très faibles ([Fig. 3C](#)). La comparaison avec *E. suessenbornensis* (type de Süssenborn, Akhalkalaki) montre que les dents supérieures issues des travertins du bassin de Denizli peuvent s'inscrire dans le cadre de variation des dents de cette espèce, caractérisées par de

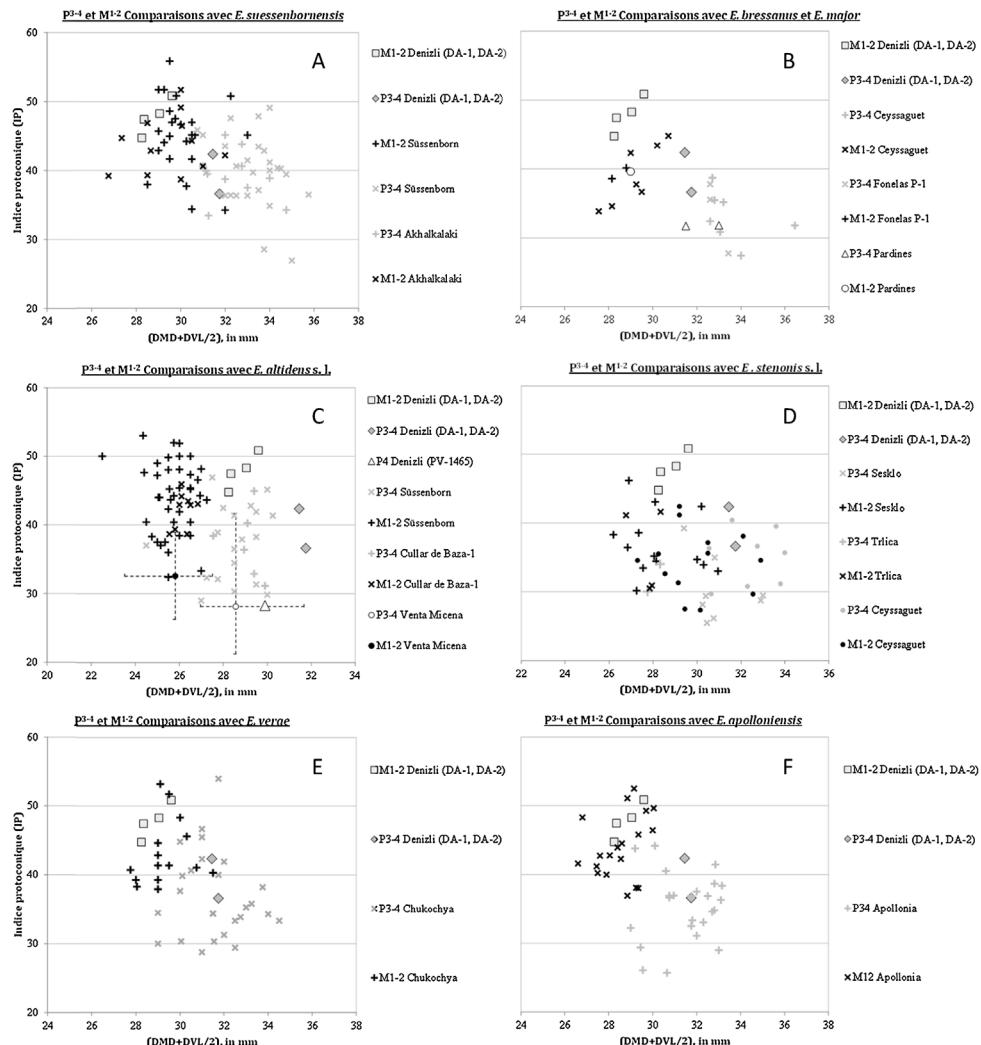


Fig. 3. Comparaisons des surfaces occlusales et de la longueur du protocône des dents supérieures d'équidés. *E. suessenbornensis* et *E. altidens*, Süssenborn, (Eisenmann, comm. pers.); *E. cf. suessenbornensis*, Akhalkalaki (www.vera-eisenmann) ; *E. altidens*, Cullar de Baza-1 ([Alberdi et Ruiz-Bustos, 1989](#)) ; *E. altidens granatensis*, Venta Micena (Boulbes, données personnelles) ; *E. apolloniensis*, Apollonia P-1 (Koufos, com. pers.) ; *E. verae*, Chukochya (www.vera-eisenmann ; *E. stenonis* et *E. bressanii*, Ceyssaguet ([Aouadi, 2000](#)) ; *E. cf. major*, Fonelas P-1 ([Garrido, 2008](#)) ; *E. cf. bressanii*, Pardines ([Prat, 1980](#)) ; *E. stenonis*, Sésklo ([Athanassiou, 2001](#)) ; *E. stenonis*, Trilica ([Forsten et Dimitrijevic, 2004](#)).

Comparisons of occlusal surfaces and protocone length in equids upper cheek teeth. *E. suessenbornensis* and *E. altidens*, Süssenborn, (Eisenmann, pers. com.); *E. cf. suessenbornensis*, Akhalkalaki (www.vera-eisenmann); *E. altidens*, Cullar de Baza-1 ([Alberdi and Ruiz-Bustos, 1989](#)); *E. altidens granatensis*, Venta Micena (Boulbes, personal data); *E. apolloniensis*, Apollonia P-1 (Koufos, com. pers.); *E. verae*, Chukochya (www.vera-eisenmann); *E. stenonis* and *E. bressanii*, Ceyssaguet ([Aouadi, 2000](#)); *E. cf. major*, Fonelas P-1 ([Garrido, 2008](#)); *E. cf. bressanii*, Pardines ([Prat, 1980](#)); *E. stenonis*, Sésklo ([Athanassiou, 2001](#)); *E. stenonis*, Trilica ([Forsten and Dimitrijevic, 2004](#)).

Tableau 3

Biométrie des dents supérieures d'équidé du Bassin de Denizli.

Biometry of upper equid cheek teeth from Denizli Basin.

Dents supérieures			DMDo	DVLo	P	IP	H
DA-1	P3 sup.	g	33,0	—	—	—	[62,0]
DA-1	P4 sup.	g	32,2	—	9,2	28,6	[70,0]
DA-1	M1 sup.	g	27,7	28,8	[12,5]	45,1	60,5
DA-1	M2 sup.	g	29,0	29,1	14,0	48,3	69,5
DA-1	M3 sup.	g	31,2 ^a	26,6 ^a	15,9 ^a	51,0	[59,0]
DA-2	P2 sup.	g	40,0	29,6	7,4	18,5	—
DA-2	P3 sup.	g	32,5	31,0	11,9	36,6	—
DA-2	P4 sup.	g	31,4	31,5	13,3	42,4	—
DA-2	M1 sup.	g	27,4	29,3	13,0	47,4	—
DA-2	M2 sup.	g	29,1	30,1	14,8	50,9	—
DA-2	M3 sup.	g	—	23,6	—	—	—
KO-6	M3 sup.	d	42,5	27,2	17,3	40,7	Deformée ?
KO-7	P2 sup.	d	—	25,7	7,1	—	—
PV-1465	P4 sup.	d	31,8	28,0	9,0	28,3	—

DMD : diamètre mésio-distal ; DVL : diamètre vestibulo-lingual ; P : longueur du protocône ; IP : indice protoconique (P/DMD × 100) ; H : hauteur de la couronne. Mesures de l'émail sur la face occlusale, cément exclu.

^a Mesures à mi-couronne.

plus fortes dimensions et un protocône relativement allongé (Fig. 3A). Les dents étudiées occupent plutôt une place au sein des spécimens les moins grands de ce taxon. Elles présentent par ailleurs des affinités biométriques avec les séries dentaires d'*E. verae* (Sher, 1971, Chukochya, Jaramillo/début Bruhne), une espèce considérée comme proche ou synonyme d'*E. suessenbornensis* (Forsten, 1999 ; Eisenmann et Kuznetsova, 2004) (Fig. 3E). Les dents étudiées se rapprochent finalement le plus de celles de l'espèce définie à Apollonia P-1 *E. apolloniensis* (Koufos et al., 1997), dotées également de protocônes allongés et d'IP élevés (Fig. 3F). Une M³ (KO-6) présente de très fortes dimensions (Tableau 3), cependant, il semble que cette dent en coupe soit déformée.

La série des prémolaires inférieures PV-1473 peut être aussi associée à l'équidé de taille moyenne à grande de Denizli. La double boucle de la P₃ (PV-1473b) correspond au type sténonien avec un métaconide non pédonculé qui ménage avec le métastylide un sillon lingual en forme de « V » relativement aiguë (Fig. 2e). La double boucle tend à la dissymétrie avec un métaconide plus volumineux et un métastylide anguleux. L'ectoflexide est court sur la P₃ et la P₄. L'entoconide de la P₂ et de la P₃ est pourvu de l'entostylide. L'émail des postfossettes des prémolaires de l'association PV-1473 est bien plissé (7 à 8 plis sur la P₃). Le pli caballinide, large à sa base, est également bien développé (Fig. 2e). Les flancs vestibulaires du protoconide et de l'hypoconide sont concaves à plats sur ces prémolaires. Le plissement du postflexide rappelle *Equus suessenbornensis*, un caractère qui peut se trouver aussi sur les dents d'*Equus apolloniensis* (Koufos et al., 1997). La taille plutôt grande de ces dents inférieures (Tableau 4) n'est pas incompatible avec ces deux espèces.

Les caractéristiques dentaires et les dimensions évoquent *Equus suessenbornensis*, une détermination déjà envisagée auparavant (Erten et al., 2005). Le plissement de l'émail modéré sur les deux séries supérieures de même que le faible développement du pli caballin, s'éloigne de

Tableau 4

Biométrie des dents inférieures d'équidé du Bassin de Denizli.

Biometry of lower cheek teeth from Denizli Basin.

Dents inférieures			DMDo	DVLo	Db	Pf	IF	H
PV-1473c	P2 inf.	g	36,0	17,8	15,5	18,4	51,1	63,0
PV-1473b	P3 inf.	g	32,0	17,2	17,8	16	50,0	> 70
PV-1473a	P4 inf.	g	34,0	—	—	[15,8]	[46,5]	> 74
PV-ss n°	P2 inf.	g	32,0	16,0	13,0	13,0	40,6	—
PV-ss n°	P3 inf.	g	29,0	17,0	16,5	14,0	48,3	—
PV-ss n°	P4 inf.	g	27,5	18,0	16,0	13,0	47,3	—
PV-ss n°	M1inf.	g	27,0	14,0	14,0	7,5	27,8	—
PV-ss n°	P2 inf.	d	30,0	16,0	11,5	11,5	38,3	—
PV-ss n°	P3 inf.	d	28,0	16,0	15,5	12,5	44,6	—
PV-ss n°	P4 inf.	d	27,0	17,0	15,0	10,0	37,0	—
PV-ss n°	M1 inf.	d	26,0	15,0	13,0	5,0	19,2	—
PV-ss n°	M2 inf.	d	29,0	14,0	14,0	7,0	24,1	—
PV-ss n°	M3 inf.	d	35,0	12,0	13,5	7,5	21,4	—
KO-1	M2 inf.	d	27,3	13,5	14,4	7,4	27,1	26,0
PV-1462	P2 inf.	d	33,5	[16,0]	15,6	16,8	50,1	41,4

DMD : diamètre mésio-distal ; DVL : diamètre vestibulo-lingual ; Db : longueur de la double boucle ; Pf : longueur du postflexide ; IF : indice flexidique ($Pf/DMD \times 100$) ; H : hauteur de la couronne.

la forme type de Süßenborn qui possède un émail généralement plus complexe. Toutefois, certaines dents du gisement type de Süßenborn présentent un degré de plissement moindre (fossettes et pli caballin), ce qui peut être aussi le cas d'autres séries pléistocènes rapportées à ce taxon (Alberdi et Palombo, 2013 ; Alberdi et al., 1988). Ces dents montrent des affinités plus marquées avec celles d'*E. apolloniensis* (Koufos et al., 1997), caractérisées notamment par un protocône relativement allongé, un émail moins complexe et un pli caballin peu développé comme dans le cas des dents de Denizli. Nous proposons avec prudence de déterminer cet équidé *Equus cf. apolloniensis*.

Ordre : PERISSODACTYLA Owen, 1848

Famille : EQUIDAE Gray, 1821

Genre : *Equus* Linnaeus, 1758

Equus cf. altidens s. l von Reichenau, 1915

Matériel

Université Pamukkale : un fragment de mandibule portant la M₂ d. (KO-1), une P² (coupe, KO-7), une P₂ (KO-9).

EUNHM : une P^{3–4} d. (coupe, PV-1465), un maxillaire d. portant P³ à M² (coupe, PV-1467), une P^{3–4} (coupe, PV-1467, autre face), une P₂ d. (PV-1462), une extrémité proximale de métacarpe (PV-ss n°) ; une extrémité distale g. de métacarpe (PV-1460) ; une extrémité distale de métacarpe (PV-1474) ; un métatarse sub-entier (PV-1475) ; une mandibule avec la symphyse et les rangées dentaires (PV-ss n°) ; un maxillaire sub-entier (PV-ss n°).

Description et comparaisons

Une prémolaire supérieure en coupe (PV-1465, probablement une P⁴) pourrait appartenir à cette espèce (Fig. 2f). Elle présente un parastyle fort, quadrangulaire et dédoublé, un mésostyle

étroit simple et arrondi ; les fossettes comptent une dizaine de plis ; la vallée postprotoconale est profonde ; le pli caballin est long, fin et précédé d'un petit pli supplémentaire ; le protocône est relativement court. Un maxillaire sub-entier de petite taille récemment découvert dans les travertins de la carrière Faber pourrait aussi appartenir au même équidé, la coupe de celui-ci très proche des racines, ne permet pas de pousser plus loin son exploitation.

Les dents inférieures de la mandibule sont caractérisées par une double boucle avec un métastylide anguleux et porté par un court pédoncule sur les P_{3–4} et un métaconide régulièrement arrondi un peu plus volumineux. Les pré- et postflexides ne sont pas plissotées. L'ectoflexide est relativement profond y compris sur les prémolaires. En effet, son développement atteint l'espace compris entre les pré- et postflexides sur la P₄, et sur les molaires il atteint et déforme le sillon lingual opposé. Dans l'angle mésio-vestibulaire, nous devinons la présence du protostylide sur la P₃ et la P₄ (Fig. 2g), alors qu'il semble absent à la hauteur de cette coupe du fossile sur la P₂ et les molaires. Une P₂ et une M₂ provenant de la carrière de Körümürcüoglu (KO-9 et KO-2) pourrait également appartenir à ce taxon. Sur la molaire, la double boucle est sténonienne avec un métaconide volumineux ; le protostylide est présent dans le tiers inférieur de la couronne ; le sillon vestibulaire est relativement profond et vient au contact du sillon lingual opposé (Fig. 2h). Les dimensions de l'ensemble de ces dents évoquent un équidé de taille petite à moyenne (Tableau 4).

L'association des caractères morphologiques des dents, tels la dépression transversale profonde sur les dents supérieures, la présence du protostylide ainsi que le fort développement du sillon vestibulaire des dents inférieures, évoque la diagnose d'*E. altidens* (Forsten, 1986 ; Alberdi et al., 1998 ; Alberdi et Palombo, 2013).

Le matériel post-crânien n'est représenté que par trois extrémités de métacarpe, une proximale et deux distales (Fig. 2i) et une coupe d'un métatarses sub-entier. Les données métriques de ces métapodes sont accessibles dans le Tableau 5.

Le diagramme bivarié de la Fig. 4 montre que les deux extrémités distales graciles de métacarpe (PV-1460 et PV-1474) peuvent s'inscrire dans la limite inférieure de l'étendue d'*E. altidens* au sens large. Leur petite taille évoque aussi les métacarpes du petit équidé du bassin de Mygdonia *E. stenonis mygdoniensis*. La petite forme du Valdarno supérieur, *E. stehlini*, possède également des épiphyses peu éloignées de celles de l'équidé de Denizli. Leurs petites

Tableau 5

Biométrie des métapodes d'*Equus cf. altidens* s. l. du bassin de Denizli. Système de mesure d'après Eisenmann (www.vera-eisenmann.com).

Biometry of metapodials of Equus cf. altidens s. l. from Denizli Basin. System of measurements according to Eisenmann (www.vera-eisenmann.com).

Métapodes	1	3	4	5	6	7	8	10	11	12	13	14
PV-ss n°	Métacarpe	—	—	—	45,0	28,0	39,0	13,0	—	—	—	—
PV-1460	Métacarpe	—	—	—	—	—	—	40,4	41,8	> 30,5	25,4	—
PV-1474	Métacarpe	—	33,0	29,0	—	—	—	42,0	40,0	—	—	—
PV-1475	Métatarses	267,0	30,0	—	45,2	—	—	—	41,8	—	—	—

1 : longueur maximale ; 3 : DT milieu diaphyse ; 4 : DAP au même niveau ; 5 : DT articulaire proximal ; 6 : DAP articulaire proximal ; 7 : D surface articulaire pour le capitatum/grand cunéiforme ; 8 : D surface articulaire pour l'hamatum/cuboïde ; 10 : DT sus-articulaire distal ; 11 : DT articulaire distal ; 12 : DAP articulaire distal (tenon) ; 13 : DAP minimal du condyle médial ; 14 : DAP maximal du condyle médial.

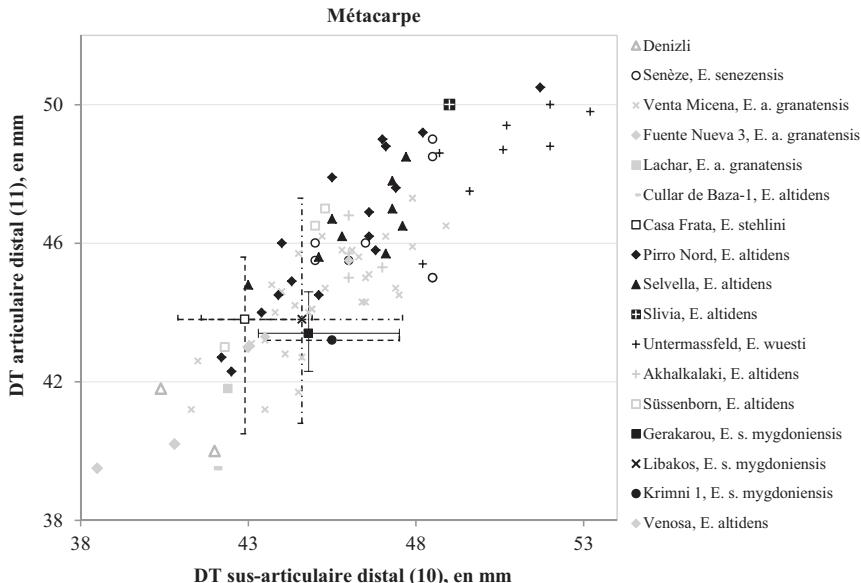


Fig. 4. Diagramme bivarié du DT articulaire distal en fonction du DT sus-articulaire distal du métacarpe. Süssenborn, Akhalkalaki (www.vera-eisenmann) ; Lachar, Collar de Baza-1 ([Alberdi et Ruiz-Bustos, 1989](#)) ; Venta Micena, Fuente Nueva 3 (Boulbes, données pers.) ; Senèze ([Prat, 1980](#)) ; Pirro Nord, Selvella, Slivia ([Alberdi et Palombo, 2013](#)) ; Untermassfeld ([Musil, 2001](#)) ; Gerakarou, Krimni 1 ([Koufos, 1992](#)) ; Libakos ([Forsten, 1999](#) ; [Eisenmann, 2004](#)) ; Venosa ([Alberdi et al., 1988](#), fig. 9).

Bivariate diagram of the distal articular DT in relation to the distal supra-articular DT of the metacarpal. Süssenborn, Akhalkalaki (www.vera-eisenmann); Lachar, Collar de Baza-1 ([Alberdi and Ruiz-Bustos, 1989](#)); Venta Micena, Fuente Nueva 3 (Boulbes, personal data); Senèze ([Prat, 1980](#)); Pirro Nord, Selvella, Slivia ([Alberdi and Palombo, 2013](#)); Untermassfeld ([Musil, 2001](#)); Gerakarou, Krimni 1 ([Koufos, 1992](#)); Libakos ([Forsten, 1999](#); [Eisenmann, 2004](#)); Venosa ([Alberdi et al., 1988](#), fig. 9).

dimensions les éloignent de l'équidé de Senèze *E. senezensis* et d'*E. wuesti* d'Untermassfeld (Fig. 4).

Le métatarse (PV-1475), pour lequel nous avons pu estimer la longueur et les diamètres transverses de la diaphyse et l'articulation distale se trouve être également relativement gracile (Tableau 5). D'après les diagrammes des rapports, les spécimens d'*E. senezensis* de Senèze et d'*E. stehlini* du Valdarno supérieur et de Casa Frata sont clairement plus petits et plus robustes (Fig. 5). La longueur du spécimen de Denizli est comparable à celle des métatarses d'équidés italiens de Pirro-Nord et de Selvella mais ces derniers possèdent une diaphyse et des extrémités un peu plus fortes (Fig. 5). Le métatarse d'*E. altidens* de Ponte Galeria présente des dimensions proches du spécimen étudié (Fig. 5). Les proportions de l'os sont semblables à *E. altidens granatensis* de Venta Micena, *E. hippariumoides* (=*E. altidens*) d'Akhalkalakhi, de même qu'à l'unique métatarse entier de la forme type de Süssenborn — tous trois plus grands et plus graciles que l'équidé de Pirro-Nord — mais le métatarse de l'équidé des travertins de Denizli est plus petit. Le métatarse étudié se rapproche également des dimensions et des proportions de celles d'*E. s. mygdoniensis* de Gerakarou (Fig. 5).

La morphologie des dents, les dimensions et les proportions des quelques éléments du squelette postcrânien évoquent un équidé relativement gracile proche d'*E. altidens* au sens large, en particulier des séries de petite taille. Les métapodes présentent aussi des affinités claires avec

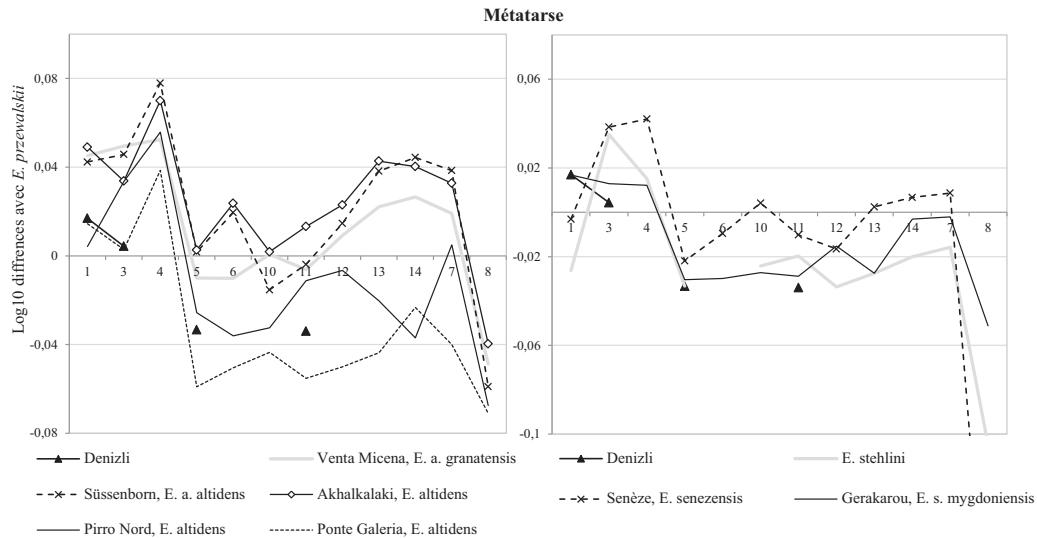


Fig. 5. Diagrammes des rapports (Diagrammes de Simpson) du métatarsale. Données de comparaisons : Süssenborn, Akhalkalaki (www.vera-eisenmann) ; Venta Micena (Boulbes, données pers.) ; Pirro Nord, Ponte Galeria ([Alberdi et Palombo, 2013](#)) ; Gerakarou ([Koufos, 1992](#)) ; *E. stehlini* et *E. senezensis* ([Alberdi et al., 1998](#)). Système de mesure d'après Véra Eisenmann (www.vera-eisenmann), Tableau 5.

*Simpson's ratio diagram of the metatarsal. Süssenborn, Akhalkalaki (www.vera-eisenmann); Venta Micena (Boulbes, données pers.); Pirro Nord, Ponte Galeria ([Alberdi and Palombo, 2013](#)); Gerakarou ([Koufos, 1992](#)); *E. stehlini* et *E. senezensis* ([Alberdi et al., 1998](#)). System of measurements according to Véra Eisenmann (www.vera-eisenmann), Table 5.*

E. s. mygdoniensis, une espèce considérée par certains auteurs comme synonyme d'*E. altidens* ([Forsten, 1999](#)). Dans l'attente d'un matériel plus significatif, nous conservons la détermination utilisée par ailleurs, soit *Equus cf. altidens* s. l. ([Lebatard et al., 2014](#)).

2.4. Cervidés

Ordre : ARTIODACTYLA Owen, 1841

Famille : CERVIDAE Goldfuss, 1820

Genre : *Metacervoceros* Dietrich, 1938

Metacervoceros rhenanus Dubois, 1904

Matériel

Université Pamukkale : un bois en coupe gauche (FA-1) et un bois en coupe droit (FA-2) sur la même dalle provenant de la carrière Faber ; un fragment de bois d. issu de la carrière Mayas (MA-1) ; une mandibule en coupe pourrait également appartenir à cette espèce (FA-3).

EUNHM : une quatrième base de bois g. issu récemment de la carrière Faber (PV-1476).

Description et comparaisons

Sur les quatre spécimens, seule la base du bois est conservée, la meule est préservée sur les bois FA-1 ([Fig. 2j](#)), MA-1 et le nouveau spécimen issu de la carrière Faber PV-1476. La conservation en coupe ne permet pas de déterminer la morphologie de la section du bois. Les quatre spécimens présentent une conformation semblable avec un andouiller basilaire situé à distance de la meule ; il forme à sa base un angle ouvert avec le merrain puis il se courbe régulièrement vers le haut ([Fig. 2j,k](#)). La hauteur mesurée entre la base du merrain au-dessus de la

Tableau 6

Dimensions de la base des bois de *Metacervoceros rhenanus* du bassin de Denizli. Système de mesure d'après Heintz (1970) et Valli (2001).

Dimensions of the antler base of Metacervoceros rhenanus from Denizli basin. System of measurements according to Heintz (1970) and Valli (2001).

Bois	DAPm	DAPb	H1	And1	DAP1	DAP1-2	H2	Angle (°)
<i>Metacervoceros rhenanus</i>								
FA-1	g	38,0	30,0	53,0	145,0	25,0	33,0	> 140,0
FA-2	d	—	—	—	150,0	28,8	34,0	> 120,0
PV-1476	g	46,0	35,0	70,0	> 70,0	34,0	40,0	> 60,0
MA-1	d	41,0	32,0	62,0	—	—	—	98

DAPm : diamètre antéro-postérieur de la meule ; DAPb : diamètre antéro-postérieur de la base du premier segment ; H1 : hauteur du premier segment ; And1 : longueur du premier andouiller ; DAP1 : diamètre antéro-postérieur de la base du premier andouiller ; DAP1-2 : diamètre antéro-postérieur de la base du second segment ; H2 : hauteur du second segment ; angle : angle de la première bifurcation.

meule et le point de divergence du premier andouiller donne des valeurs respectivement de 53, 62 et 70 mm sur les spécimens FA-1, MA-1 et PV-1476. La bifurcation de celui-ci avec le merrain réalise un angle ouvert proche de 105° en moyenne (Tableau 6). D'autres dimensions sont données dans le Tableau 6. D'après les diagnoses révisées de Croitor (2006), chez *Dama*, l'andouiller basilaire est situé à proximité de la meule et sa bifurcation avec le merrain forme un angle très oblique, alors qu'il est situé à une certaine distance chez *Metacervoceros* comme chez les bois de Denizli (Fig. 2j). Les bois de *Dama eurygonos* (type de Tasso, Valdarno supérieur) sont en l'occurrence plus grands avec un premier andouiller situé à une courte distance de la meule, c'est le cas également de la forme de Pirro-Nord (« *Axis* » *eurygonos*, Pavia et al., 2012, fig. 5). Au Vallonnet chez « *Cervus* » s.l. *nestii vallonnetensis* (=*Dama vallonnetensis*, Croitor, 2006) ou à Untermassfeld, le premier andouiller part presque directement au niveau de la meule (Mouillé, 1990 ; Kahlke, 2001) contrairement aux bois du cervidé des travertins de Denizli. Par ailleurs, le premier andouiller forme un angle très obtus avec le merrain (proche de 135 degrés) et il se recourbe brusquement vers son extrémité (Mouillé, 1999) à la différence encore des bois du cervidé de Denizli. Enfin la section du premier andouiller à sa base est aussi large que celle du merrain. Les différences avec les genres *Cervus* et *Axis* se trouvent surtout au niveau des proportions crâniennes et de la morphologie des dents (Croitor et Bonifay, 2001). La première bifurcation chez *Cervus nestii* est située à une certaine distance de la meule mais reste en position généralement plus basse que pour les bois des spécimens étudiés (à Tasso et Figline par exemple), bien que ce caractère montre une certaine variabilité individuelle (Croitor, 2006) ; l'angle de celle-ci avec le merrain est par ailleurs plus fermé.

La morphologie et la biométrie de la base des bois du cervidé de Denizli rentrent plutôt dans le cadre de variation de *Metacervoceros rhenanus*. Le diagramme de dispersion du DAP de la meule en fonction de cette hauteur (Fig. 6) montre que les spécimens de Denizli présentent plus d'affinité avec les proportions observées pour la base du bois des cervidés de Peyrolles, d'Orce (Venta Micena et Fuente Nueva 3) et de Ceyssagnet, qu'avec les populations les plus anciennes de ce groupe (Senèze, Saint-Vallier, Tegelen). De plus, la bifurcation du premier andouiller avec le merrain réalise un angle plus obtus (105° en moyenne) que celui observé chez les populations de *Metacervoceros rhenanus* de Saint-Vallier (« *Cervus* » *philisi valliensis*) et Senèze (« *Cervus* » *philisi philisi*) où il varie généralement entre 60° à 100° (Valli, 2001). Dans la série de Tegelen, l'angle égale 105° sur l'holotype, mais l'angle est en moyenne plus fermé (Spaan, 1992). Comme

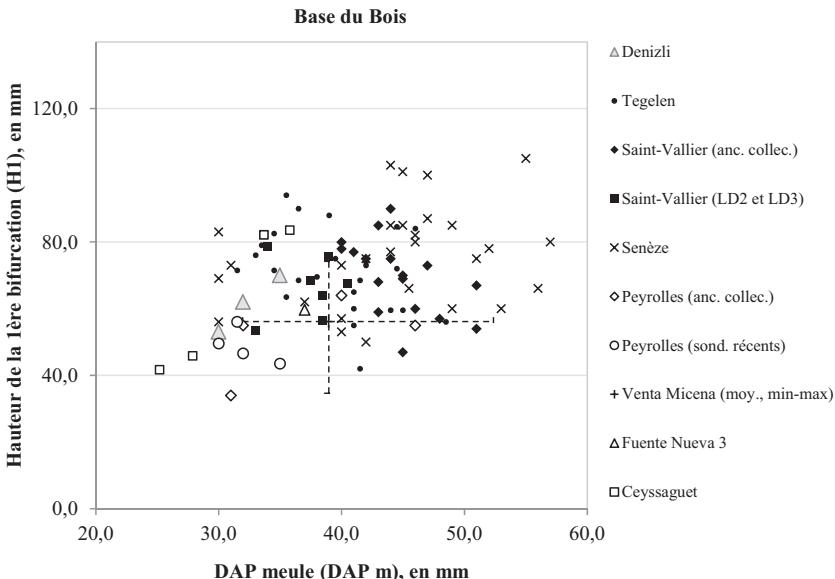


Fig. 6. Diagramme bivarié du DAP de la meule en fonction de la hauteur de la première bifurcation. Senèze, Saint-Vallier (anciennes collections), Peyrolles (anciennes collections) (Heintz, 1970) ; Saint-Vallier (LD2 et LD3) (Valli, 2004) ; Peyrolles (sondages récents) (Valli et al., 2006) ; Venta Micena (Menéndez, 1987) ; Ceyssaguet (Croitor, 2006).

Bivariate diagram of the DAP of the burr in relation to the height of the first bifurcation. Senèze, Saint-Vallier (old collections), Peyrolles (old collections) (Heintz, 1970); Saint-Vallier (LD2 et LD3) (Valli, 2004); Peyrolles (recent excavations) (Valli et al., 2006); Venta Micena (Menéndez, 1987); Ceyssaguet (Croitor, 2006).

dans le cas des spécimens du cervidé de Denizli, cet angle est plus ouvert pour la forme de Peyrolles, (entre 90° et 110°, Valli et al., 2006) et pour le *Metacervoceros* de Venta Micena (les figures 9 et 10 de l'article de Menéndez, 1987). À Fuente Nueva 3, l'ouverture de l'angle d'un spécimen serait encore plus grande (Abazzi, 2010). L'abaissement de la position du premier andouiller et l'ouverture de l'angle entre celui-ci et l'axe du merrain constituent autant de caractères progressifs dans cette lignée (Heintz, 1970) qui placerait le cervidé de Denizli au sein des populations les plus dérivées de celle-ci.

La rangée dentaire inférieure de la mandibule FA-3 d'une longueur proche de 100 mm pourrait être comparable aux plus grands spécimens de cette espèce (cf. Heintz, 1970 et Croitor, 2006), cependant, la conservation « en coupe » de ce fossile rend son étude et sa détermination relativement difficile.

Ordre : ARTIODACTYLA Owen, 1841

Genre : *Cervalces* (Libralces) Scott, 1885

Subgenus : *Libralces* Azzaroli, 1952

Cervalces (*Libralces*) ex gr. *minor-gallicus*

Matériel

EUNHM : un bois incomplet droit (merrain) provenant de la carrière Faber (PV-1461).

Description et comparaisons

Le merrain du bois incomplet sans la première bifurcation avec un fragment de crâne du petit élan de Denizli présente une longueur proche de 250 mm (Fig. 2l). Celui-ci a été sectionné au

sommet et il est impossible de restituer sa longueur réelle maximale. Le diamètre minimal du merrain est de 28,4 mm en moyenne. Cela indique que le spécimen de Denizli constitue l'un des plus petits bois d'élan du Pléistocène inférieur connu jusqu'alors. Ces paramètres sont proches des bois légèrement plus grands de *Cervalces (Libralces) gallicus (=minor)* du complexe faunique de Khapry du Villafranchien moyen de Livensovka (Russie, région de la mer d'Azov) (Nikolskiy et Titov, 2002). Les bois des cervidés du Villafranchien *Cervalces (L.) gallicus* (de France, Royaume-Uni, Tadjikistan et de l'Oural) (Azzaroli, 1953 ; Vislobokova, 1986 ; Yakhimovich, 1965), et de *Cervalces (L.) sp.* des localités du complexe de Taman de la mer d'Azov (Villafranchien terminal-Galérien) présentent de plus grandes dimensions.

2.5. Bovidés

Ordre : ARTIODACTYLA Owen, 1841

Famille : BOVIDAE Gray, 1821

Tribu : Bovinae Gray, 1821

Bovinae gen. et sp. indet.

Matériel

Université Pamukkale : deux séries dentaires inférieures : une M_1 incomplète et une M_2 g. (coupe, KO-2) et une M_2 et M_3 d. (coupe, KO-3).

Description et comparaisons

Depuis le travail d'Erten et al. (2005), le matériel ne s'est pas enrichi de nouveau spécimens diagnostiques.

En *vue occlusale* sur les trois dents inférieures « entières » (la M_2 de KO-2 et les M_2 - M_3 de KO-3), les lobes apparaissent peu différents en termes de volume ; sur chacune des dents, le lobe mésial présente un bord lingual bien arrondi, alors que le lobe distal possède un profil légèrement plus anguleux. Cette dissymétrie est notamment plus sensible sur la M_2 de la pièce KO-3 (Fig. 2m). La gouttière linguale de ces molaires se trouve large, peu profonde, son fond forme un « méplat », dilaté sur le bord lingual (légère convexité) à l'emplacement du métastylide. Les stylides linguaux sont bien identifiés. Le métaconide et l'entoconide sont arrondis, les lobes sont également arrondis sur la face labiale. Sur la M_3 , l'hypoconulide se positionne dans l'axe des deux premiers lobes. Il est relativement court. L'angle formé entre le bord antérieur de celui-ci et le bord postérieur de l'hypoconide est plutôt ouvert. L'ectostylide (colonette interlobaire) s'observe uniquement sur la M_2 du spécimen KO-3, son absence sur les autres dents n'est pas à prendre en compte de même que son degré de développement, étant donné la conservation « en coupe » des dents. En *vue linguale*, nous avons pu observer le profil de la M_3 (Fig. 2m). Les piliers du métaconide et de l'entoconide sont sub-parallèles et tendent à converger légèrement à l'approche des racines. L'entostylide est particulièrement saillant et bien individualisé et se dirige mésialement vers l'entoconide. Le troisième lobe se situe en retrait par rapport aux deux principaux et il s'élargit du sommet à la base de la couronne. Enfin nous pouvons clairement observer le bombement de l'email au niveau du sillon lingual qui s'observe en *vue occlusale* sur les trois dents complètes.

D'un point de vue biométrique, les dimensions des molaires inférieures du boviné des travertins de Denizli permettent de faire les remarques suivantes. En premier lieu, la petite taille de ces dents jette un doute sur la précédente attribution de ces fossiles au genre *Bos* (*Bos* sp.) caractérisé par des dents nettement plus grandes et plus robustes de même qu'avec les formes plus modernes de *Bison*. Les diagrammes bivariés montrent en effet que les faibles diamètres

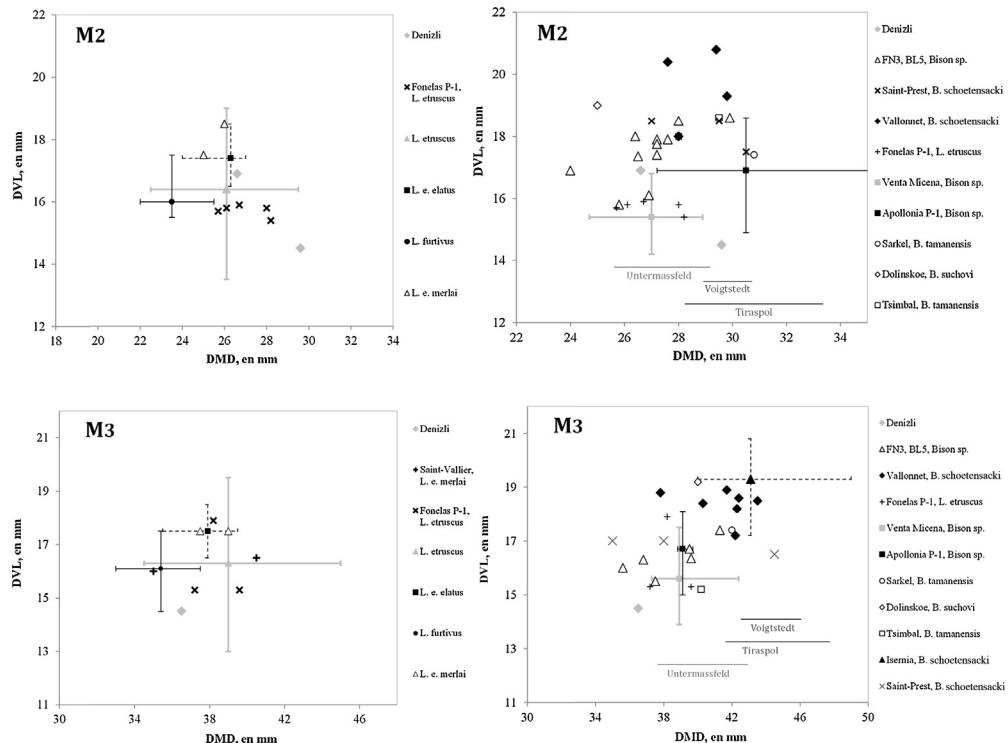


Fig. 7. Diagramme bivarié du DVL des molaires inférieure en fonction du DMD de Bovinés. *Leptobos etruscus*, *Leptobos elatus elatus*, *Leptobos elatus merlai*, *Leptobos furtivus* (Duvernois, 1990) ; Saint-Vallier, *Leptobos elatus merlai* (Crégut-Bonnoure et Valli, 2004) ; *Bison* sp., Fuente Nueva 3, Barranco Léon 5 (Martinez-Navarro et al., 2010) ; *Bison* sp. et *Hebibos*, Venta Micena (Moyà-Solà, 1987) ; *Bison* sp., Apollonia P-1 (Kostopoulos, 1997) ; *Bison menneri*, Untermassfeld (Sher, 1997) ; *Bison schootensacki*, Vallonnet (Mouillé, 1992) ; *Bison schootensacki*, Saint-Prest (Guerin et al., 2003) ; *Bison schootensacki*, Tiraspol (Flerov et David, 1971) ; *Bison schootensacki*, Isernia (Sala, 1986) ; *Bison voigtstedtensis*, Voigtstedt (Fischer, 1965) ; *Bison tamanensis*, Sarkel, Tsimbal (Titov, données personnelles) ; *Bison suchovi*, Dolinskoe (Alexeeva, 1967).

Bivariate diagram of the DVL in relation to the DMD of the lower bovine cheekteeth. *Leptobos etruscus*, *Leptobos elatus elatus*, *Leptobos elatus merlai*, *Leptobos furtivus* (Duvernois, 1990); Saint-Vallier, *Leptobos elatus merlai* (Crégut-Bonnoure and Valli, 2004); *Bison* sp., Fuente Nueva 3, Barranco Léon 5 (Martinez-Navarro et al., 2010); *Bison* sp. and *Hemibos*, Venta Micena (Moyà-Solà, 1987); *Bison* sp., Apollonia P-1 (Kostopoulos, 1997); *Bison menneri*, Untermassfeld (Sher, 1997); *Bison schootensacki*, Vallonnet (Mouillé, 1992); *Bison schootensacki*, Saint-Prest (Guerin et al., 2003); *Bison schootensacki*, Tiraspol (Flerov and David, 1971); *Bison schootensacki*, Isernia (Sala, 1986); *Bison voigtstedtensis*, Voigtstedt (Fischer, 1965); *Bison tamanensis*, Sarkel, Tsimbal (Titov, données personnelles); *Bison suchovi*, Dolinskoe (Alexeeva, 1967).

mésio-distaux de la M₂ et surtout de la M₃ de la mandibule KO-3 sortent des étendues des différentes populations du Pléistocène moyen de *Bison schootensacki/Bison voigtstedtensis* (Tiraspol, Isernia, Voigtstedt), y compris celles de l'épivilafranchien du Vallonnet qui possèdent des mensurations un peu plus modeste, bien que l'échantillon de cette série soit réduit (Fig. 7). Les dents du boviné de Denizli sont également plus petites que celle du *Bison* (*Eobison*) sp. d'*Apollonia* P-1. Les dimensions de ces molaires seraient plus compatibles avec les molaires du Pléistocène inférieur de *Bison menneri* (Untermassfeld, Allemagne) et surtout des petits bisons *B.* (*Eobison*) *degiulii* (Pirro Nord) et *Bison* sp. du bassin d'Orce de Venta Micena, Fuente Nueva

3 et Barranco Léon 5. Les dents de boviné de l'échantillon de Venta Micena correspondent cependant à deux espèces *Bison* sp. et *Hemibos* sp. (Martinez-Navarro et al., 2011). Des affinités métriques se trouvent également avec les petits bisons eurasiatiques *B. (Eobison) suchovi* (Dolinskoe, Ukraine, région du nord de la mer noire), et *B. (Eobison) tamanensis* (Tsimbal, Sarkel, Semibalki, Russia, Mer de la région d'Azov) (Fig. 7) ou encore avec *B. (Eobison) georgicus* (Bukhsianidze, 2005). En l'occurrence, la longueur de la M₂ rentre dans le cadre de variation du DMD des M₂ de *Bison menneri* d'Untermassfeld, en revanche la longueur de la M₃ est plus faible ; la M₂ se situe bien au centre du nuage de point du petit bison de la dépression de Guadix-Baza, la M₃ présente une longueur voisine mais se trouve plus étroite que ces spécimens de comparaison (Fig. 7).

Les petites dimensions des dents du boviné des travertins de Denizli rentrent également dans le cadre de variation du genre *Leptobos* (Fig. 7). Elles sont notamment proches des molaires de *Leptobos etruscus* (Senèze, Valdarno supérieur) d'après les synthèses biométriques de Duvernois (1992). Les deuxièmes molaires de *Leptobos furtivus* sont plus petites que les deux spécimens de Denizli ; les faibles diamètres de la M₃ sont en revanche peu éloignés de cette forme. La M₂ longue et étroite (KO-2) sort de l'étendue des dents de *Leptobos elatus*. L'étroitesse de la M₃ associée (KO-3) l'éloigne également de cette espèce qui présente un DVL en proportion plus élevé (Fig. 7).

Sur la base de ces trois seules molaires inférieures, la détermination du boviné des travertins de Denizli s'avère relativement délicate. La morphologie des dents chez cette tribu, qui montre une grande variabilité intra-spécifique, de plus, dépendante du degré d'usure, recommande une grande prudence. Les dimensions modestes de ces dents permettent néanmoins d'écartier les bovinés modernes tels *Bos* ou *Bison* de grande taille. Raisonnement et dans l'attente de nouveaux restes, nous préférons laisser le boviné des travertins de Denizli en nomenclature ouverte : Bovinae gen. et sp. indet.

2.6. Giraffidés

Ordre : ARTIODACTYLA Owen, 1841

Famille : GIRAFFIDAE Gray, 1821

Genre : *Palaeotragus* Gaudry, 1861

Palaeotragus sp.

Matériel

EUNHM : un ossicône incomplet issu récemment de la carrière Faber (PV-1477).

Description et comparaisons

Le fragment d'ossicône du giraffidé de Denizli possède une longueur de 215 mm (Fig. 2n). Il présente une section sub-ovale et le diamètre de sa partie proximale est de 41,0 × 38,5 mm. Sa surface est recouverte par des rainures. La partie interne de l'os est représentée par du tissu spongieux. L'extrémité supérieure de l'ossicône est usée, et la section de l'os à ce niveau est de forme sub-triangulaire. L'ossicône, presque droit, est légèrement arqué.

La taille et la forme de l'ossicône du giraffidé de Denizli sont similaires à ceux des formes du Villafranchien inférieur-supérieur de la sous-famille des Palaeotraginae attribuées à *Mitlanotherium inexpectatum* (Sud de l'Europe, Sud-Est de l'Europe, Transcaucasie) ou *Palaeotragus (Yuorlovia) priasovicus* (région de la mer d'Azov, Transcaucasie). Le faible degré d'aplatissement de l'os des travertins de Pamukkale (index flatness, IC – 0,94) est plus proche de celui de *P. (Y.) priasovicus* de Liventsovka (Villafranchien moyen, Russie ;

IC – 0,97), que de celui de *M. inexspectatum* de la localité de Volax (Villafranchien moyen, Grèce ; IC – 0,82).

Nous considérons que ces deux taxons de giraffidés attribués à deux genres différents, sont en fait phylogénétiquement reliés. Le giraffidé des travertins de Denizli est donc rattaché en nomenclature ouverte au genre *Palaeotragus*.

3. Discussion et conclusion

La révision des anciennes collections des grands mammifères des travertins du bassin de Denizli et l'étude de nouveaux fossiles nous a permis de mettre à jour et d'enrichir la liste faunique. Celle-ci se compose à présent des espèces suivantes : *Archidiskodon meridionalis meridionalis*, *Equus cf. altidens* s. l., *E. cf. apolloniensis*, *Stephanorhinus cf. etruscus*, *Metacervoceros rhenanus*, *Cervalces (Libralces) ex gr. minor-gallicus*, *Palaeotragus* sp., *Bovinae* gen. et sp. indet.

Les restes d'équidés sont représentés par le matériel le plus abondant mais leur identification reste encore relativement difficile. Dans l'attente d'un matériel plus significatif, leur détermination doit donc être considérée avec prudence. La morphologie et les dimensions des dents des deux maxillaires supérieurs d'après certains caractères « progressifs » semblent exclure leur attribution à *E. stenonis* (au sens large) très répandu au Villafranchien moyen et évoquent plutôt les dents des équidés du Villafranchien supérieur et du début du Galérien tels qu'*E. suessenbornensis* (et *E. verae*) et *E. apolloniensis*. Celles-ci diffèrent cependant de la forme type de Stüssenborn *E. suessenbornensis* par des dimensions un peu plus modestes, un degré de plissement de l'émail moindre et un pli caballin peu développé. *E. suessenbornensis* est reconnu en Europe de l'ouest depuis l'unité faunique de Farneta ([Alberdi et Palombo, 2013](#)). Dans la dépression de Guadix-Baza, l'arrivée de cette espèce se situerait vers 1,4 Ma si l'on en juge par son absence dans le riche matériel de Venta Micena et sa présence à Fuente Nueva 3 et Barranco Léon ([Alberdi, 2010](#) ; [Martinez-Navarro et al., 2010](#) ; [Toro et al., 2013](#)). Les dents des deux maxillaires supérieurs se rapprochent le plus d'*Equus apolloniensis* du site d'Apollonia (nord de la Grèce, Macédoine, ~1, 2 Ma) ([Koufos et al., 1997](#)). Depuis la description d'*E. apolloniensis*, peu de séries fossiles lui ont été rapportées et nous ne connaissons pas véritablement son étendue chronologique. [Koufos et al. \(1997\)](#) enregistrent la présence de cette espèce durant la MNQ 19 et l'envisagent dans d'autres sites grecs notamment à Alikes (~ 1,6 Ma, [Kahlke et al., 2011](#)). Les quatres éléments du squelette (trois métacarpes et un métatarse sub-entier) appartiennent clairement à un équidé gracile peu éloigné d'*E. altidens* sensu lato, et d'après leur petite taille proche également d'*E. s. mygdoniensis* de Gerakarou décrit dans le bassin de Mygdonia en Macédoine et reconnu entre la MNQ18 et la MNQ 19 ([Koufos, 1992](#) ; [Koufos et al., 1997](#)). Selon [Forsten \(1999\)](#), l'équidé de Gerakarou de même que ceux de Libakos et Krimni, qui lui ont été associés, pourrait être rapporté à *E. altidens* (ou *E. cf. altidens*), mais ses proportions basicranianes le rapprochent des sténoniens typiques (« *Allohippus* » selon [Eisenmann, 2004](#)). Les crânes du groupe *E. altidens/granatensis* restent malheureusement inconnus. En Europe de l'Ouest *E. altidens* renvoie à une chronologie étendue, comprise entre la seconde moitié du Pléistocène inférieur et le début du Pléistocène moyen (Villafranchien supérieur et Galérien) ([Alberdi et Palombo, 2013](#)). A l'Ouest de l'Asie, *E. altidens* (*Equus aff. altidens*) pourrait être présent dès 1,8–1,7 Ma en Géorgie dans le site de Dmanisi ([Lordkipanidze et al., 2007](#)). En Turquie, l'équidé indéterminé provenant de la station de Yukari Sögütönü au Pléistocène inférieur (*Equus* sp., [Sickenberg et al., 1975](#)) présenterait aussi certaines affinités avec *Equus altidens* ([Alçiçek et al., 2013](#)). L'association des deux équidés issus des travertins de

Denizli serait plus ancienne que celle reconnue en Anatolie centrale à Dursunlu (1 et 0,8 Ma), où *E. cf. altidens* serait accompagné du grand cheval *E. mosbachensis* (Howell et al., 1999 ; Yigit, 1998 ; Gülec et al., 1999, 2009).

L'association de ces équidés avec des espèces typiques du Pléistocène inférieur tel que le rhinocéros étrusque *Stephanorhinus cf. etruscus*, l'éléphant méridional *Archidiskodon meridionalis*, et les cervidés *Cervalces* et *Metacervoceros* évoque clairement un âge Villafranchien.

Comme les équidés, le rhinocéros étrusque *Stephanorhinus etruscus* montre une distribution chronologique importante. Typique du Villafranchien (Saint Vallier, Senèze, Chilhac, Olivola, Puebla de Valverde...) (Guérin, 1980, 2004 ; Guérin et Heintz, 1972 ; Mazza, 1988 ; Fortelius et al., 1993 ; Bœuf, 1995), cette espèce pourrait être présente à la fin du Pléistocène inférieur (Pacheco et al., 2011) voire jusqu'au début du Galérien notamment en Italie (Pandolfi et Petronio, 2011) et en Espagne dans les niveaux TD 4 de Gran Dolina (0,8 Ma) de la sierra d'Atapuerca (Made, 2013). D'après le modèle de F. Lacombat (Lacombat, 2006), *S. etruscus* aurait été remplacé par *S. hundsheimensis* au début du Villafranchien supérieur.

En ce qui concerne les cervidés, *Cervalces* (*Libralces*) et *Metacervoceros* sont des genres typiques du Villafranchien. Le faible diamètre minimal du merrain du petit élan de Denizli évoque les populations anciennes de ce groupe (« *Libralces* » *gallicus* de Liventsovskia). Cependant sur la base de cet unique spécimen, et compte tenu de la variation importante de la taille et des proportions des bois (Pfeiffer, 1999 ; Vos et Mol, 1997 ; Breda et Marchetti, 2005), la portée chronologique de cette observation reste limitée, dans l'attente d'un matériel plus significatif. D'après Nikolskiy (2010) *Cervalces* (*L.*) *gallicus* serait présent jusqu'à 1,5 Ma. La morphologie et les proportions homogènes de la base des quelques bois de *Metacervoceros rhenanus* issus des travertins du bassin de Denizli, s'inscrivent bien dans les tendances évolutives de cette espèce. L'ouverture plus marquée de l'angle de la première bifurcation envisage un stade plus « progressif » que les populations anciennes de ce groupe (Senèze, Saint-Vallier). Selon Croitor (2006), *Metacervoceros rhenanus* pourrait être reconnu jusqu'à l'épivilafranchien.

La morphologie des molaires détermine le stade évolutif des représentants des éléphantidés *Archidiskodon/Mammuthus*, avec une augmentation générale de l'hypsodontie, du nombre de lames d'email, de sa complexification accompagnés par la diminution de l'épaisseur de celui-ci (Lister, 1996 ; Ferretti, 2003 ; Lister et al., 2005 ; Ros-Montoya et al., 2012). Les caractéristiques et le degré évolutif de la molaire supérieure issue des travertins de Denizli sont proches de la sous-espèce nominale du Val d'Arno supérieur en Italie *A. meridionalis meridionalis*, dont la chronologie évoque la partie inférieure et moyenne du Villafranchien supérieur (Baygusheva et Titov, 2012).

La présence d'un boviné dont les petites dimensions dentaires rappellent les premiers petits bisons *Bison* (*Eobison*) ou le genre *Leptobos* plaide également en faveur d'un âge Villafranchien plus ancien que l'arrivée des bisons modernes (tel *Bison schoetensacki*) ou au genre *Bos* auquel les dents avaient été précédemment attribuées. Ce genre ne serait d'ailleurs pas reconnu en Anatolie avant le Pléistocène moyen (Martinez-Navarro et Rabinovich, 2011). L'apparition des *Bison* (*Eobison*) tels *B. (E.) suchovi* et *B. (E.) tamanensis* est précoce à l'Ouest de l'Asie et en Europe de l'Est (Complexe faunique de Khapry), au début du Pléistocène inférieur (Logvynenko, 2004 ; Baygusheva et Titov, 2001). Le boviné de Dmanisi, précédemment attribué à *Dmanisibos georgicus* Burchak-Abramovich et Vekua, 1994, à présent renommé *Bison georgicus* correspond clairement à bison primitif (*Eobison*) (Bukhsianidze, 2005). Dans le sud-ouest de l'Europe, la période de transition entre les derniers *Leptobos* et les premiers bisons de petite taille, *Bison* (*Eobison*) *degiulii*, se situe dans l'unité faunique de Pirro (Giuli et al., 1987 ; Masini, 1989 ;

Masini et al., 2013). Les premiers représentant du genre *Bison* sous leur forme gracile se trouvent notamment à Venta Micena daté 1,4 Ma (Martinez-Navarro et al., 2011 ; Duval, 2008). L'arrivée des premiers bisons robustes *Bison schoentensacki* est attestée à la limite Villafranchien/Galérien notamment au Vallonnet et à Redicoli (Masini et al., 2013 ; Palombo et al., 2003 ; Mouillé, 2012).

Les restes du type de giraffidé représenté dans les travertins du bassin de Denizli sont connus dans un certain nombre de localités en Méditerranée et autour de la Mer Noire depuis le Villafranchien inférieur, au début du Villafranchien supérieur en Espagne (Fonelas P-1, Arribas et al., 2009 ; Huélago, Made van der et Morales, 2011), en Grèce dans la zone MN 17 à Dafnero, Sésklo, Vatera, Vólax (Kostopoulos, 1996 ; Athanassiou, 1996 ; Vos et al., 2002 ; Sickenberg, 1967) ; MNQ 18-19 : Libakos (Steenisma, 1988, Q-Profil ~ 1,2 Ma, Made van der et Morales, 2011), en Roumanie (Valea Grăunceanului - MN 17 ; MNQ 18 - Fîntâna lui Mitilan, Samson et Radulesco, 1966), au Daguestan (Muhkay II, Late Villafranchian, MNQ 18), en Géorgie (Dmanisi, début Villafranchien supérieur, MNQ 18, Lordkipanidze et al., 2007), au Tadjikistan (Sogdianotherium *kuruksaense*, Kuruksay, Sharapov, 1974) et dans le sud de la Russie (Liventsovka, MN 17, Titov, 2008). Les découvertes de ce type de giraffidé proviennent pour la plupart de sites du Villafranchien moyen. L'attestation la plus ancienne du genre *Mitlanotherium* se trouve au Villafranchien inférieur (MN 16) en Turquie (Gülyazi) (Sickenberg et Tobien, 1971). L'âge géologique le plus récent pour ce type de giraffidé est 1,2 Ma en Grèce (Made van der et Morales, 2011).

Bien que de nouvelles pièces soient attendues pour préciser et affiner la détermination de certaines espèces, nous pouvons dès à présent conclure que l'association des grands herbivores des travertins de Denizli ressemble à celles reconnues au Villafranchien supérieur au Sud et à l'Est de l'Europe et à l'Ouest de l'Asie (Palombo et Valli, 2003 ; Koufos et al., 2005 ; Kostopoulos et al., 2002 ; Guérin et Patou-Mathis, 1996 ; Brugal et Croitor, 2007 ; Kahlke et al., 2011 ; Palombo et al., 2003 ; Palombo, 2009 ; Palombo et al., 2006 ; Rook et Martínez-Navarro, 2010) c'est-à-dire plus ancienne qu'1,0 Ma et probablement 1,2 (Fig. 8). Ces résultats indiqueraient un âge pour les niveaux fossilifères des travertins du bassin de Denizli plus ancien que celui qui avait été proposé précédemment, au Pléistocène moyen. Ces interprétations biochronologiques sont en accord avec les récents résultats combinés sur les mesures de la concentration en nucléides cosmogéniques et du paléomagnétisme qui conduiraient à corrérer les dépôts des travertins supérieurs fossilifères de polarité inverse et la calotte crânienne de l'Homme de Koçabas avant l'excursion Cobb Mountain ou de Jaramillo soit un âge maximum autour de 1,1 Ma (Lebatard et al., 2014 ; Lebatard et al., dans ce numéro). La résolution biochronologique des grands mammifères des travertins de Denizli étaye également l'hypothèse d'un âge plancher au niveau de l'inversion normale de Gilsa vers 1,56 (Laj et Channell, 2007), qui reste compatible avec l'étendue chronologique donnée par la méthode des nucléotides cosmogéniques (Lebatard et al., 2014 ; Lebatard et al., dans ce numéro).

D'un point de vue paléoécologique l'association des grands herbivores des travertins de Denizli regroupe des espèces plutôt thermophiles à biotopes variés. La présence de deux équidés de taille différente est courante au cours du Villafranchien et au Pléistocène. Elle envisage une faible compétition interspécifique entre les taxons et implique très probablement la fréquentation d'environnements différents (Alberdi et al., 1998 ; Alberdi et Palombo, 2013 ; Caloi, 2002 ; Forsten, 1988). Globalement d'après Alberdi et al. (1995), les équidés plio-pléistocènes semblent suivre la règle de Bergmann à savoir les espèces de grandes tailles sont corrélées au climat froid et celles de plus petites statures à des conditions plus tempérées. À une échelle taxonomique inférieure, certains traits morpho-fonctionnels propres à chaque espèce peuvent fournir des

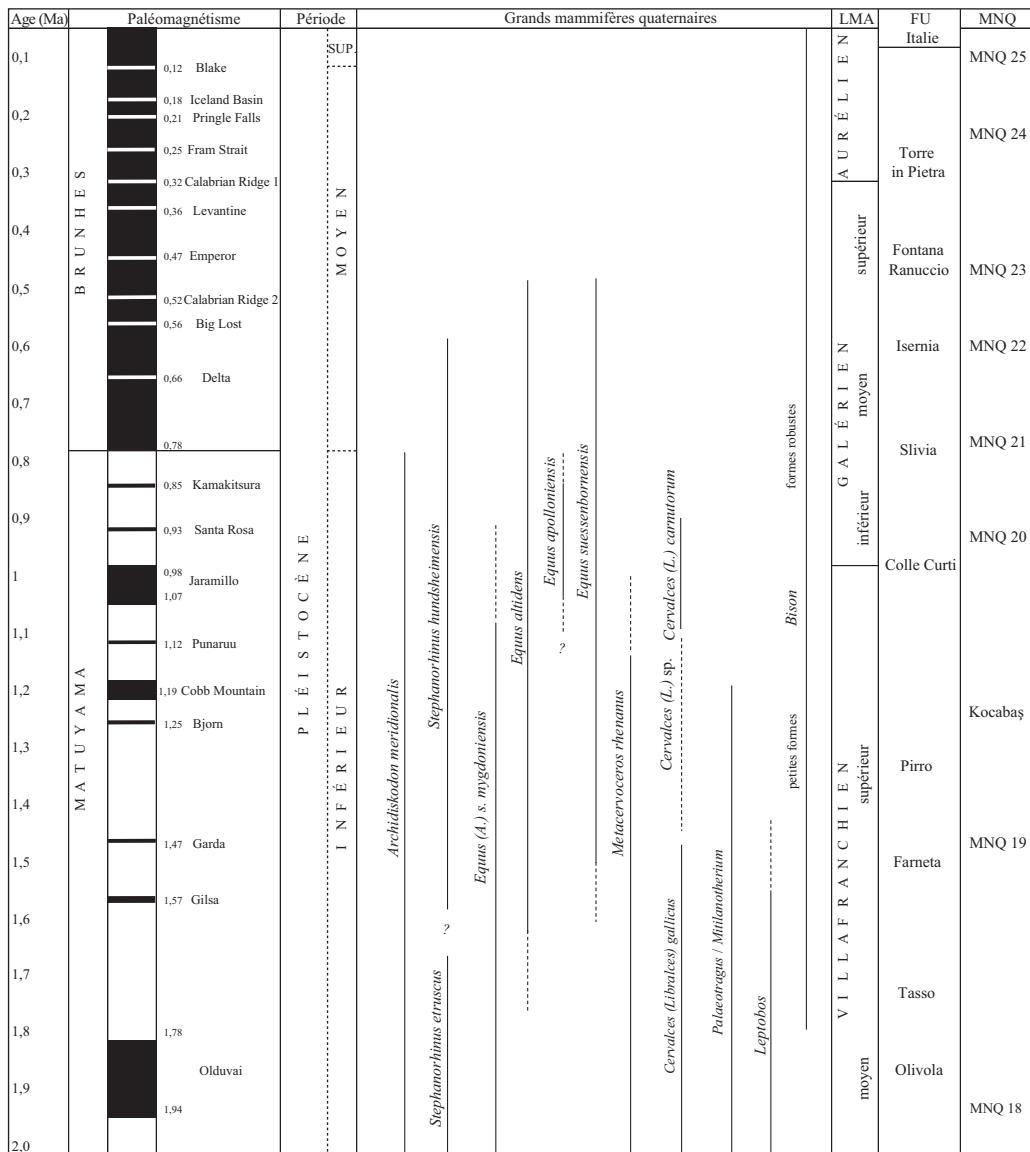


Fig. 8. Cadre biochronologique incluant les grands mammifères des travertins du bassin de Denizli et d'autres taxons mentionnés dans le texte. D'après Lacombat (2006), Koufos et al. (1997), Alberdi et Palombo (2013), Croitor (2006), Nikolskiy (2010); Made et Morales (2011), Masini et al. (2013).

Biochronological context including large mammals from the Denizli Basin travertines and some other taxa mentioned in the text. From Lacombat (2006), Koufos et al. (1997), Alberdi et Palombo (2013), Croitor (2006), Nikolskiy (2010); Made et Morales (2011), Masini et al. (2013).

indices sur les paléoenvironnement (Eisenmann, 1984). Les métapodes allongés et gracieux du petit équidé de Denizli correspondraient à des environnements plus découverts. Les paysages semi-fermés humides seraient plus propices à la forme de plus grande taille. Le rhinocéros étrusque, d'après son type dentaire, les proportions des segments des membres et la flore associée à ses découvertes, fréquenterait des forêts claires ou des prairies boisées sous des conditions climatiques variables (Guérin, 1980 ; Fortelius et al., 1993). L'éléphant méridional évoluerait également dans des milieux mixtes de type forêt ouverte ou savanne (Kahlke, 2006). La présence de la strate arborée est clairement attestée par le petit cervidé *Metacervoceros rhenanus* dont le type écologique d'après la classification de Köhler (Köhler, 1993 in Kaiser et Croitor, 2004) correspond à un habitat forestier bien que son régime alimentaire mixte témoigne aussi d'une alimentation parfois saisonnière enrichie d'herbacée (Kaiser et Croitor, 2004). La présence du giraffidé *Palaeotragus* confirme le développement d'un paysage de type savanne arborée (Godina, 1979). Globalement, nous pouvons supposer que cette taphocénose évoque un paysage mixte sous des conditions climatiques plutôt tempérées.

Remerciements

Nous tenons à remercier sincèrement le professeur George Koufos pour la communication de ses données personnelles concernant l'équidé d'Apollonia P-1. Également nous remercions vivement Bienvenido Martínez-Navarro pour ses commentaires qui ont contribué à améliorer cet article. Cette étude a été soutenue par un projet de coopération internationale bilatérale entre le Conseil de Recherche Scientifique et Technique de Turquie et le Centre National de Recherche Scientifique français (CNRS) avec la subvention de recherche « TUBITAK-CNRS 110Y335 ». Nous sommes reconnaissants à la Société Pernod-Ricard, qui a pris également en charge ce programme de recherche. SM remercie également le support de l'allocation « TUBITAK-RFBR 111Y192 » et le soutien des projets de recherche de l'Université Ege d'Izmir « TTM/001/2010 » et « TTM/002/2011 ». VT remercie la subvention « RFBI 12-05-91372-ST_a ». M.C.A. remercie également l'Académie Turque des Sciences (TUBA-GEBIP). Nous remercions particulièrement Koray Ates et le soutien logistique du groupe de la carrière Faber. Nous sommes enfin profondément reconnaissants à T. Tanju Kaya (Université Ege, Musée d'Histoire Naturelle), pour nous avoir fournis tous les éléments de comparaison dans le catalogue du Musée, ainsi qu'à Seval Karakütük, Kazım Halaçlar (Université Ege, Musée d'Histoire Naturelle) et Alexey S. Tesakov (Institut Géologique RAS, Moscou, Russie) pour leur précieuse aide sur le terrain et en laboratoire.

Références

- Abazzi, L., 2010. *La fauna de cérvidos de Barranco León y Fuente Nueva-3*. In: Toro, I., Martínez-Navarro, B., Agustí, J. (Eds.), *Ocupaciones Humanas en el Pleistoceno inferior y medio de la cuenca de Guadix-Baza*. Junta de Andalucía, Consejería de Cultura, E.P.G. Arqueología Monográfico, pp. 273–290.
- Agostini, S., Palombo, M.R., Rossi, M.A., Di Canzio, E., Tallini, M., 2012. *Mammuthus meridionalis* (Nestl, 1825) from *Campo di Pile* (L'Aquila, Abruzzo, Central Italy).
- Albayrak, E., Lister, A.M., 2012. Dental remains of fossil elephants from Turkey. *Quaternary International* 276–277, 198–211.
- Alberdi, M.T., 2010. *Estudio de los caballos de los yacimientos de Fuente Nueva-3 y Barranco León-5* (Granada). *Memoria Científica*. In: Toro, I., Martínez-Navarro, B., Agustí, J. (Eds.), *Ocupaciones Humanas en el Pleistoceno inferior y medio de la cuenca de Guadix-Baza*. Junta de Andalucía, Consejería de Cultura, E.P.G. Arqueología Monográfico.
- Alberdi, M.T., Palombo, M.R., 2013. The late Early to early Middle Pleistocene stenonoid horses from Italy. *Quaternary International* 288, 25–44.

- Alberdi, M.T., Ruiz-Bustos, A., 1989. Taxonomía y Biostratigrafía de Equidae (Mammalia, Perissodactyla) en la Cuenca de Guadix-Baza (Granada). *Geología Paleontología de la Cuenca de Guadix-Baza. Trabajos sobre Neogeno-Cuaternario* 11, 239–270.
- Alberdi, M.T., Caloi, L., Palombo, M.R., 1988. The Quaternary fauna of Venosa: Equids. *Bulletin du Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco* 31, 5–39.
- Alberdi, M.T., Prado, J.L., Ortiz-Jaureguizar, E., 1995. Patterns of body size changes in fossil and living Equini (Perissodactyla). *Biological Journal of the Linnean Society* 54, 349–370.
- Alberdi, M.T., Ortiz Jauregizar, E., Prado, J.L., 1998. A Quantitative review of European stenonid horses. *Journal of Paleontology* 72, 371–387.
- Alçiçek, H., Varol, B., Özkuş, M., 2007. Sedimentary facies, depositional environments and palaeogeographic evolution of the Neogene Denizli Basin of SW Anatolia, Turkey. *Sedimentary Geology* 202, 596–637.
- Alçiçek, M.C., Mayda, S., Titov, V.V., 2013. Lower Pleistocene stratigraphy of the Burdur Basin of SW Anatolia. *Comptes Rendus Palevol* 12, 1–11.
- Alçiçek, M.C., dans ce numéro. Historique de la découverte et des recherches sur la calotte crânienne d'*Homo erectus* archaïque de Kocabas, Bassin de Denizli, Anatolie, Turquie. *L'Anthropologie* <http://dx.doi.org/10.1016/j.anthro.2014.01.004>
- Alçiçek, H., Alçiçek, M.C., dans ce numéro. Contexte géographique et géologique du site de Kocabas, Bassin de Denizli, Anatolie, Turquie (Geographic and geological context of the Kocabas site, Denizli Basin, Anatolia, Turkey). *L'Anthropologie* <http://dx.doi.org/10.1016/j.anthro.2014.01.006>
- Alexeeva, L.I., 1967. K istorii podsemeista Bovinae v eopleistocene evropeiskoy chaste SSSR [To history of subfamily Bovinae in Eopleistocene of European part of USSR]. In: *Paleontologiya, geologiya I polezniye iskopaemye Moldavii*. Kichinev (Izdatelstvo Akademii nauk Moldavskoy SSR). 125–142 (en russe).
- Aouadi, N., 2000. Étude préliminaire des restes crâniens de chevaux villafranchiens (Ceyssaguet, Haute-Loire). *Bulletin du Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco* 40, 23–43.
- Arribas, A., Garrido, G., Viseras, C., Soria, J.M., Pla, S., et al., 2009. A mammalian Lost World in Southwest Europe during the Late Pliocene. *PLoS ONE* 4 (9) e7127, <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0007127>.
- Athanassiou, A., 1996. Contribution to the study of the fossil mammals of Thessaly. (PhD thesis) University of Athens, Athens (in Greek).
- Athanassiou, A., 2001. New data on the *Equus stenonis* from the Late Pliocene locality of Sésklo (Thessaly, Greece). *Geodiversitas* 23 (3) 439–469.
- Azzaroli, A., 1953. The Deer of Weybourn Crag and Forest Bed of Norfolk. *Bulletin of the British Museum (Natural History). Geology* 2 (1) 1–96.
- Baylusheva, V.S., Titov, V.V., 2001. Obzor nakhodok drevnih slonov po matherialam Priazovya [The review of ancient elephants' findings by materials from Sea of Azov Region]. In: Rozanov, A.Ju. (Ed.), *Mammoth and its environment: 200 years of investigation*. GEOS, Moscow, (en Russe), pp. 71–81.
- Baylusheva, V., Titov, V., 2012. The evolution of Eastern European meridionaloid elephant's dental characteristics. *Quaternary International* 255, 206–216.
- Bœuf, O., 1986. L'équidé du site villafranchien de Chilhac (Haute-Loire, France): *Equus stenonis guthi* nov. subsp. *Annales de Paléontologie* 72 (1) 29–67.
- Bœuf, O., 1995. Le *Dicerorhinus etruscus* (Rhinocerotidae, Mammalia) du site Pliocène supérieur de Chilhac (Haute-Loire, France). *Geobios* 28 (3) 383–391.
- Breda, M., Marchetti, M., 2005. Systematical and biochronological review of Plio-Pleistocene Alceini (Cervidae, Mammalia) from Eurasia. *Quaternary Science Reviews* 24, 775–805.
- Brugal, J.-P., Croitor, R., 2007. Evolution, ecology and biochronology of herbivore associations in Europe during the last 3 million years. *Quaternaire* 18 (2) 129–152.
- Bukhsianidze, M., 2005. The fossil Bovidae of Dmanisi. PhD dissertation. The International Doctorate "Environmental, Humans and Compartmental Dynamics" XVI. cycle 2001–2004 at the University of Ferrara. , 192 pp.
- Caloï, L., 2002. The two equids of the middle pleistocene of the site Venosa-Loreta (Southern Italy): functional morphology of the cranial remains. *Geologica Romana* 36, 275–287.
- Crégit-Bonnoure, E., Valli, A.M.F., 2004. Les bovidés du gisement Pliocène supérieur (Villafranchien moyen) de Saint-Vallier (Drôme, France). *Geobios* 37, 233–258.
- Croitor, R., 2006. Early Pleistocene small-sized deer of Europe. *Hellenic Journal of Geosciences* 41 (1) 89–117.
- Croitor, R., Bonifay, M.F., 2001. Étude préliminaire des cerfs du gisement Pléistocène inférieur de Ceyssaguet (Haute-Loire). *Paleo* 13, 129–144.
- Duval, M., 2008. Évaluation du potentiel de la méthode de la datation par Résonance de Spin Électronique (ESR) appliquée aux gisements du Pléistocène inférieur : étude des gisements d'Orce (bassin de Guadix-Baza, Espagne) et

- contribution à la connaissance des premiers peuplements de l'Europe. (Thèse de Doctorat)Museum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- Duvernois, M.-P., 1990. Les Leptobos (Mammalia, Artiodactyla) du Villafranchien d'Europe Occidentale. Documents des Laboratoires de Géologie Lyon 113, 1–213.
- Duvernois, M.P., 1992. Mise au point sur le genre *Leptobos* (Mammalia, Artiodactyla, Bovidae) ; implications biostratigraphiques et phylogénétiques. Geobios 25, 155–166.
- Eisenmann, V., 1980. Les chevaux (*Equus* sensu lato) fossiles et actuels : crânes et dents jugales supérieures. 186 pCah. Paléont., C.N.R.S.
- Eisenmann, V., 1984. Sur quelques caractères adaptatifs du squelette d'*Equus* et leurs implications paléoécologiques. Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle 6, 185–195.
- Eisenmann, V., 2004. Les équidés (Mammalia, Perissodactyla) de Saint-Vallier (Drôme, France) et les équidés plio-pléistocènes d'Europe. Geobios 37, 279–305.
- Eisenmann, V., 2006. Pliocene and Pleistocene Equids: paleontology versus molecular biology. In: Kahlke, R.D., Maul, L.C., Mazza, P. (Eds.), Late Neogene and Quaternary biodiversity and evolution: regional developments and interregional correlations. Proceedings volume of the 18th International Senckenberg Conference (VI International Palaeontological Colloquium in Weimar), 25th–20th April 2004. Courier Forschungsinstitut Senckenberg 256, pp. 71–89.
- Eisenmann, V., 2010. *Sussemionus*, a new subgenus of *Equus* (Perissodactyla, Mammalia). Comptes Rendus Biologies 235–240.
- Eisenmann, V., Kuznetsova, T., 2004. Early Pleistocene equids (Mammalia, Perissodactyla) of Nalaikha (Mongolia) and the emergence of modern *Equus*. Geodiversitas 26 (3) 535–561.
- Engin, B., Güven, O., 1997. Thermoluminescence dating of Denizli travertines from the southwestern part of Turkey. Applied Radiation and Isotopes 48, 1257–1264.
- Engin, B., Güven, O., Köksal, F., 1999. Electron Spin Resonance age determination of a travertine sample from the southwestern part of Turkey. Applied Radiation and Isotopes 51, 689–699.
- Erten, H., Sen, S., Ozkul, M., 2005. Pleistocene mammals from travertine deposits of the Denizli basin (SW Turkey). Annales de Paléontologie 91 (3) 267–278.
- Ferretti, M.P., 2003. Functional aspects of the enamel evolution in *Mammuthus* (Proboscidea, Elephantidae). Deinsea 9, 111–116.
- Fischer, K.H., 1965. Bisonreste (*Bison schoetensacki voigtstedtensis* ssp. n.) aus den altpleistozänen Tonen von Voigtstedt in Thüringen. Paläontologische Abhandlungen, Abteilung A. Paläozoologie 2 (2–3) 364–377.
- Flerov, K.K., David, A.I., 1971. Genus *Bison* H. Smith, 1827. In: Nikiforova, K.V. (Ed.), Pleistocene of Tiraspol. Shtiinsta, Kishinev, (en russe), pp. 156–165.
- Forsten, A., 1986. A review of the Süßenborn horses and the origin of *Equus hydruntinus* Regalia. Quartärpaläontologie 6, 43–52.
- Forsten, A., 1988. Middle Pleistocene replacement of stenonid horses by caballoid horses. Ecological implications. Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology 65, 23–33.
- Forsten, A., 1999. A review of *Equus stenonis* Cocchi (Perissodactyla, Equidae) and related forms. Quaternary Science Reviews 18, 1373–1408.
- Forsten, A., Dimitrijevic, V., 2004. Pleistocene horses (genus *Equus*) in the central Balkans. Geoloski anali Balkanskog polouostrva 65, 55–75.
- Fortelius, M., Mazza, P., Sala, B., 1993. *Stephanorhinus* (Mammalia, Rhinocerotidae) of the western European Pleistocene, with a special revision of *Stephanorhinus etruscus* (Falconer, 1868). Paleontogr. Ital 80, 63–155.
- Garrido, G., 2008. Los perisodáctilos *Equus* cf. *major* Depérét, 1893 y *Stephanorhinus etruscus* Falconer, 1859 del yacimiento plioceno superior terminal de Fonelas P-1 (Cuenca de Guadix, Granada). In: Arribas, A. (Ed.), Vertebrados del Plioceno superior terminal en el suroeste de Europa: Fonelas P-1 y el Proyecto Fonelas. Cuadernos del Museo Geominero, nº 10. Instituto Geológico y Minero de España, Madrid, pp. 553–595.
- Giuli (de), C., Masini, F., Torre, D., 1987. The latest villafranchian faunas in Italy. The Pirro Nord fauna (Apricena, Gargano). Palaeontographia Italica 74, 51–62.
- Godina, A., 1979. Istoriceskoe razvitiye jiraf roda Palaeotragus. Trudi Paleontologicheskogo Instituta 117, 1–114.
- Gromova, V., 1949. Histoire des chevaux (genre *Equus*) de l'ancien monde (Première partie): Revue et description des formes. Trav. Inst. Paléont. Acad. Sci. U.R.S.S. 17 (1) 373 (Trad. Pietresson de Saint-Aubin, 1955. Annales du Centre d'études et de Documentation paléontologique n° 13).
- Guérin, C., 1980. Les rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale. Comparaison avec les espèces actuelles. Documents du Laboratoire de Géologie de Lyon 79 (3 fasc.) 1185 p.

- Guérin, C., 2004. Les rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du gisement villafranchien moyen de Saint-Vallier (Drôme). *Geobios* 37, 259–278.
- Guérin, C., Heintz, E., 1972. *Dicerorhinus etruscus* (Falconer, 1859), Rhinocerotidae, Mammalia, du Villafranchien de La Puebla de Valverde (Turuel, Espagne). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle* 18 (2) 13–22.
- Guérin, C., Patou-Mathis, M., 1996. Les grands mammifères plio-pléistocènes d'Europe. Masson, Paris, 291 p.
- Guerin, C., Dewolf, Y., Lautridou, J.-P., 2003. Revision of a famous site: Saint-Prest (Chartres, France). *Geobios* 36 (1) 55–82.
- Gülec, E., Howell, F.C., White, T., 1999. Dursunlu – A new Lower Pleistocene artifact-bearing locality in southern Anatolia. In: Ullrich, H. (Ed.), *Hominid evolution: lifestyles and survival strategies*. Gelsenkirchen, Archaea, pp. 349–364.
- Gülec, E., White, T., Kuhn, S., Ozer, I., Sagir, M., Yilmaz, H., Howell, F.C., 2009. The Lower Pleistocene lithic assemblage from Dursunlu (Konya), central Anatolia, Turkey. *Antiquity* 83, 11–22.
- Heintz, E., 1970. Les Cervidés villafranchiens de France et d'Espagne. *Mémoires du Muséum National d'Histoires Naturelles série C*, Paris. , t. I: 330 p., t. II: 206 p.
- Howell, F.C., Güleç, F., White, T.D., Saraoğlu, G., Curtis, G.H., 1999. Dursunlu, Lower Pleistocene faunal and archeological locality, Konya basin, Anatolia (Turkey). In: Gibert, J., Sanchez, F., Gibert, L., Ribot, F. (Eds.), *Los Hominidos y su entorno en el Pleistoceno inferior de Eurasia (Actas del congreso internacional de paleontología humana, Orce 1995)*. Museo de Prehistoria, Orce, pp. 459–468.
- Kahlke, H.D., 2001. Neufunde von Cerviden-resten aus dem Unterpleistozän von Untermassfeld. das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen). Teil 2. Monographien des Römisch-germanischen Zentralmuseums Mainz 40 (2) 461–482.
- Kahlke, R.D., 2006. Untermaßfeld – A late Early Pleistocene (Epivilafranchian) fossil site near Meiningen (Thuringia, Germany) and its position in the development of the European mammal fauna. *British Archaeological Reports International Series* 1578, 1–141 (15 foldouts).
- Kahlke, R.D., Garcia, N., Kostopoulos, D., Lacombat, F., Lister, A., Mazza, P., Spassov, N., Titov, V.V., 2011. Western Palaearctic palaeoenvironmental conditions during the Early and early Middle Pleistocene inferred from large mammal faunal communities, and implications for hominin dispersal in Europe. *Quaternary Science Review* 30 (11–12) 1368–1395.
- Kaiser, T.M., Croitor, R., 2004. Ecological interpretations of early Pleistocene deer (Mammalia, Cervidae) from Ceyssaguet (Haute-Loire, France). *Geodiversitas* 26 (4) 661–674.
- Kappelman, J., Alçıçek, M.C., Kazancı, N., Schultz, M., Özkul, M., Şen, Ş., 2008. First *Homo erectus* from Turkey and implications for migrations into temperate Eurasia. *American Journal of Physical Anthropology* 135, 110–116.
- Khatib, S., Rochette, P., Alçıçek, M.C., Lebatard, A.E., Demory, F., Saos, T., dans ce numéro. Etude stratigraphique, sédimentologique et paléomagnétique des travertins de Denizli (Turquie) contenant des restes fossiles quaternaires. *L'Anthropologie* <http://dx.doi.org/10.1016/j.anthro.2014.01.005>
- Kostopoulos, D.S., 1996. The Plio-Pleistocene artiodactyls of Macedonia (Greece); systematics, palaeoecology, biochronology, biostratigraphy. (PhD Thesis)University of Thessaloniki (in Greek).
- Kostopoulos, D.S., 1997. The Plio-Pleistocene Artiodactyls (Vertebrata, Mammalia) of Macedonia (N. Greece): 1. The fossiliferous site "Apollonia-I", Mygdonia basin of Greece. *Geodiversitas* 19, 845–875.
- Kostopoulos, D.S., Vassiliadou, K., Koufos, D.G., 2002. The beginning of Pleistocene in the Balkan area, according to the mammal record: palaeogeographic approach. *Annales Géologiques des Pays Helléniques* 39 (A) 253–278.
- Koufos, G.D., 1992. Early Pleistocene equids from Mygdonia basin (Macedonia, Greece). *Palaeontographia Italica* 79, 167–199.
- Koufos, G.D., Kostopoulos, D.S., Sylvestrou, I.A., 1997. *Equus apolloniensis* n. sp. (Mammalia, Equidae) from the latest Villafranchian locality of Apollonia, Macedonia, Greece. *Paleontologia i Evolucio* 30–31, 49–76.
- Koufos, G.D., Kostopoulos, D.S., Vlachou, T.D., 2005. Neogene/Quaternary mammalian migrations in Eastern Mediterranean. *Belgian Journal of Zoology* 135 (2) 181–190.
- 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., 2006. Morphological and biometrical differentiation of the teeth from Pleistocene species of *Stephanorhinus* (Mammalia, Perissodactyla, Rhinocerotidae) in Mediterranean Europe and Massif Central, France. *Paläont. Abh.* A 274, 71–111.
- Laj, C., Channell, J.E.T., 2007. Geomagnetic excursions. In: Schubert, G. (Ed.), *Treatise on Geophysics*. Geomagnetism 5, pp. 373–416.
- Lebatard, A.E., Alçıçek, M.C., Rochette, P., Khatib, S., Vialet, A., Boulbes, N., Bourlès, D.L., Demory, F., Guipert, G., Mayda, S., Titov, V.V., Vidal, L., de Lumley, H., 2014. Dating the *Homo erectus* bearing travertine from Kocabas (Denizli, Turkey) at least 1.1 Ma. *Earth and Planetary Science Letters* 390, 8–18.

- Lebatard, A.E., Bourlès, D.L., Alçiçek, M.C., dans ce numéro. Datation des travertins de Kocabas par la méthode des nucléides cosmogéniques $^{26}\text{Al}/^{10}\text{Be}$. L'Anthropologie <http://dx.doi:10.1016/j.anthro.2014.01.002>
- Lister, A.M., 1996. Evolution and taxonomy of Eurasian mammoths. In: Shoshani, J., Tassy, P. (Eds.), The Proboscidea. OUP, Oxford, pp. 203–213.
- Lister, A.M., Sher, A.V., van Essen, H., Wei, G., 2005. The pattern and process of mammoth evolution in Eurasia. Quaternary International 126–128, 49–64.
- Lister, A.M., Dimitrijevic, V., Markovic, Z., Knezevic, S., Mol, D., 2012. A skeleton of “steppe” mammoth (*Mammuthus trogontherii* (Pohlig)) from Drmno, near Kostolac, Serbia. Quaternary International 276, 129–144.
- Logvynenko, V., 2004. The Development of the Late Pleistocene to Early Middle Pleistocene Large Mammal Fauna of Ukraine. In: 18th International Senckenberg Conference 2004 in Weimar, (Abstracts). Senckenberg Gesellschaft für Naturforschung (SGN).
- Lordkipanidze, D., Jashashvili, T., Vekua, A., Ponce de León, M.S., Zollikofer, C.P.E., Rightmire, G.P., Pontzer, H., Ferring, R., Oms, O., Tappen, M., Bukhsianidze, M., Agusti, J., Kahlke, R., Kiladze, G., Martinez-Navarro, B., Mouskhelishvili, A., Nioradze, M., Rook, L., 2007. Postcranial evidence from early Homo from Dmanisi, Georgia. Nature 442, 305–310.
- Made van der, J., 2010. The rhinos from the Middle Pleistocene of Neumark-Nord (Saxony-Anhalt). In: Mania, D., Meller, H. (Eds.), Neumark-Nord: ein interglaziales Ökosystem des mittelpaläolithischen Menschen, vol. 62. Veröffentlichungen des Landesmuseums für Vorgeschichte, pp. 433–527.
- Made van der, J., 2013. First description of the large mammals from the locality of Penal, and updated faunal lists for the Atapuerca ungulates – *Equus altidens*, Bison and human dispersal into Western Europe. Quaternary International 295, 36–47.
- Made van der, J., Morales, J., 2011. *Mitilanothereium inexpectatum* (Giraffidae, Mammalia) from Huélago (Lower Pleistocene; Guadix-Baza basin, Granada, Spain) – observations on a peculiar biogeographic pattern. Estudios Geológicos 67 (2) 613–627.
- Masini, F., 1989. I bovini Villafranchiani dell’Italia. (Doctoral Thesis) University of Florence, 1–152, Vol. I and II (Florence, 1989).
- Masini, F., Palombo, M.R., Rozzi, R., 2013. A reappraisal of the Early to Middle Pleistocene Italian Bovidae. Quaternary International 288, 45–62.
- Martinez-Navarro, B., Rabinovich, R., 2011. The fossil Bovidae (Artiodactyla, Mammalia) from Gesher Benot Ya’aqov, Israël: out of Africa during the Early-Middle Pleistocene transition. Journal of Human Evolution 60, 375–386.
- Martinez-Navarro, B., Palmqvist, P., Madurell-Malapeina, J., Ros-Montoya, S., Patrocínio, P., Torregrosa, V., Perez-Claras, J.A., 2010. La fauna de grandes mamíferos de Fuente Nueva 3 y Barranco Leon 5: estado de la cuestión. In: Toro, I., Martinez-Navarro, B., Agusti, J. (Eds.), Ocupaciones humanas en el pleistoceno inferior y medio de la Cuenca de Guadix-Baza. Monografías Arqueología, Junta de Andalucía, pp. 197–236.
- Martinez-Navarro, B., Ros-Montoya, S., Espigares, M.P., Palmqvist, P., 2011. Presence of the Asian origin Bovini, *Hemibos* sp. aff. *Hemibos gracilis* and *Bison* sp., at the early Pleistocene site of Venta Micena (Orce, Spain). Quaternary International 243, 54–60.
- Mazza, P., 1988. The Tuscan Early Pleistocene rhinoceros *Dicerorhinus etruscus*. Palaeontographia Italica 75, 1–87.
- Menéndez, E., 1987. Cérvidos del yacimiento del Pleistoceno inferior de Venta Micena-2, Orce (Granada, España). Paleontología i Evolució, mem esp. 1, 129–181.
- Mouillé, P.E., 1990. Les cervidés de la grotte du Vallonnet (Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes). Quaternaire 1 (3–4) 193–196.
- Mouillé, P.E., 1999. Paléontologie des grands mammifères de la grotte du Vallonnet (Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes, France). In: Gibert, J., Sanchez, F., Gibert, L., Ribot, F. (Eds.), Los Hominidos y su entorno en el Pleistoceno inferior de Eurasia (Actas del congreso internacional de paleontología humana, Orce 1995). Museo de Prehistoria, Orce, pp. 571–582.
- Mouillé, P.E., 2012. La faune de grand mammifères de la grotte du Vallonnet (Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes, France). Situation dans la seconde moitié du Pléistocène inférieur récent (Epivillafranchien). Bulletin du Musée d’Anthropologie Préhistorique de Monaco 52, 29–42.
- Moyà-Solà, S., 1987. Los bóvidos (Artiodactyla, Mammalia) del yacimiento del Pleistoceno inferior de VentaMicena (Orce, Granada, España). Paleontología i Evolució Mem. Esp. 1, 181–236.
- Musil, R., 1969. Die Equidenreste aus dem Pleistozän von Süßenborn bei Weimar. Paläont. Abh., A 3 (3–4) 317–364.
- Musil, R., 2001. Die Equiden-Reste aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld. In: Kahlke, R.D. (Ed.), Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen), Teil 2. Monographien des Römisch-Germanischen Zentralmuseums Mainz, Bonn, 40 (2), pp. 557–587.

- Nikolskiy, P.A., 2010. Systematics and stratigraphy significance of elks (Alcini, Cervidae, Mammalia) in Late Cenozoic of Eurasia and Northern America. Abstract of Phd thesis. Moscow, 2010, 26 p.
- Nikolsky, P.A., Titov, V.V., 2002. *Libercales gallicus* (Cervidae, Mammalia) from the Upper Pliocene of the Northeast Azov Region. Paleontological Journal 36 (1) 87–93.
- Pacheco, F.G., Santiago, A., Gutierrez, J.M., Lopez-Garcia, J.M., Blain, H.A., Cuenca-Bescos, G., Made van der, J., Caceres, I., Garcia, N., 2011. The Early Pleistocene paleontological site in the Sierra del Chaparral (Villaluenga del Rosario, Cádiz, Southwestern Spain). Quaternary International 243, 92–104.
- Palombo, M.R., 2009. Biochronology of terrestrial mammals and Quaternary subdivisions: a case study of large mammals from the Italian peninsula. Italian Journal of Quaternary Sciences 22 (2) 291–306.
- Palombo, M.R., Valli, A.M.F., 2003. Remarks on the biochronology of mammalian faunal complexes from the Pliocene to the Middle Pleistocene in France. Geologica Romana 37, 145–163.
- Palombo, M.R., Azanza, B., Alberdi, M.T., 2003. Italian mammal biochronology from Latest Miocene to Middle Pleistocene: a multivariate approach. Geologica Romana 36, 335–368.
- Palombo, M.R., Valli, A.M.F., Kostopoulos, D.S., Alberdi, M.T., Spassov, N., Vislobokova, I., 2006. Similarity relationships between the Pliocene to middle Pleistocene large mammal faunas of Southern Europe from Spain to the Balkans and the North Pontic region. In: Kahlke, R.D., Maul, L.C., Mazza, P.P.A. (Eds.), Late Neogene and Quaternary biodiversity and evolution: regional developments and interregional correlations. Courier Forschungsinstitut Senckenberg 256, pp. 329–347.
- Pandolfi, L., Petronio, C., 2011. *Stephanorhinus etruscus* (Falconer, 1868) from Pirro Nord (Apricena, Foggia, Southern Italy) with notes on the other late early pleistocene rhinoceros remains of Italy. Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia 117 (1) 173–187.
- Pavia, M., Zunino, M., Colorti, M., Angelone, C., Arzarello, M., Bagnus, C., Bellucci, L., Colombero, S., Marcolini, F., Peretto, C., Petronio, C., Petrucci, M., Pieruccini, P., Sardella, R., Tema, E., Villier, B., Pavia, G., 2012. Stratigraphical and palaeontological data from the Early Pleistocene Pirro 10 site of Pirro Nord (Puglia, south eastern Italy). Quaternary International 267, 40–55.
- Pfeiffer, T., 1999. *Alces latifrons* (Johnson 1874) (Cervidae, Mammalia) from Late Pleistocene sediments of the Upper Rhine Valley (West Germany). Neues Jahrbuch für Paläontologie Abhandlungen 211, 291–327.
- Prat, F., 1980. Les Équidés villafranchiens en France. Genre Equus. Centre National de la Recherche Scientifique. Centre régional de Publication de Bordeaux, Cahiers du Quaternaire, 2, 290 p.
- Rook, L., Martínez-Navarro, B., 2010. Villafranchian: The long story of a Plio-Pleistocene European large mammal biochronologic unit. Quaternary International 219, 134–144.
- Ros-Montoya, S., Madurell-Malapeira, J., Martínez-Navarro, B., Espigares, M.P., Palmqvist, P., 2012. Late Villafranchian *Mammuthus meridionalis* (Nesti, 1825) from the Iberian Peninsula: Dentognathic remains from Incarcal-I (Crespià, Girona) and Venta Micena (Orce, Granada). Quaternary International 276–277, 17–22.
- Samson, P., Radulesco, C., 1966. Sur la présence des girafidés dans le Villafranchien supérieur de Roumanie. Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie, Monatshefte 10, 588–594.
- Sher, A.V., 1971. Mlekopitayushchie i stratigraphia Pleistosena krainego severo-vostoka SSSR i severnoi Ameriki. Moskva (Nauka) (en russe, 310 p.).
- Sher, A.V., 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: Rudolf Habelt Römisch-Germanisches Zentralmuseum, Forschungsinstitut für Vor- und Frügeschichte, Monographien, Bonn, 40/1. pp. 101–180.
- Sickenberg, O., 1967. Die Unterpleistozane Fauna von Wolaks (Griech. - Mazedonien) I. eine neue Giraffe (*Macedoni-Macedonitherium martinii* nov. gen. spec.) aus dem Unteren Pleistozan von Griechenland. Annales Géologiques des Pyrénées Helléniques XVIII 314–330.
- Sickenberg, O., Tobien, H., 1971. New Neogene and Lower Quaternary vertebrate faunas in Turkey. Newsletters on Stratigraphy 1 (3) 51–61.
- Sickenberg, O., Becker-Platen, J.D., Benda, L., Berg, D., Engesser, B., Gaziry, W., Heissig, K., Hünermann, K.A., Sondaar, P.Y., Schmidt-Kittler, N., Staesche, K., Steffens, P., Tobien, H., 1975. Die Gliederung höheren Jungtertiärs und Altquartärs in der Türkei nach Vertebraten und ihre Bedeutung für die Internationale Neogen-Stratigraphie (Kanozoikum und Braunkohlen der Türkei, 17). Geologisches Jahrbuch (B) 15, 1–167.
- Spaan, A., 1992. A revision of the deer from Tegelen (province of Limburg, Netherlands). Scripta Geologica 98, 1–85.
- Steenisma, K.J., 1988. Plio-IPleistozane Grofsäugetiere (Mammalia) aus dem Becken von Kastoria/Grevenu, südlich von Neapolis - NW- Griechenland. (PhD thesis) University of Clausthal, 315 p.
- Sun, S., 1990. Denizli-Uşak Arasının Jeolojisi ve Linyit Olanakları (The Geology and Lignite Potential of Denizli-Uşak Region). Scientific Report N°9985, General Directorate of the Mineral Research and Exploration of Turkey (MTA), Ankara, 92 p.

- Titov, V.V., 2008. Late Pliocene large mammals from Northeastern Sea of Azov Region. Southern scientific centre RAS, Rostov-on-Don, 262 p.
- Toro-Moyano, I., Martínez-Navarro, B., Agustí, J., Souday, C., Bermúdez de Castro, J.M., Martínón-Torres, M., Fajardo, B., Duval, M., Falguères, C., Oms, O., Parés, J.M., Anadón, P., Julià, R., García-Aguilar, J.M., Moigne, A.M., Espigares, M.P., Ros-Montoya, S., Palmqvist, P., 2013. The oldest human fossil in Europe dated to ca. 1.4 Ma at Orce (Spain). *Journal of Human Evolution* 65, 1–9.
- Valli, A.M.F., 2001. Le gisement villafranchien moyen de Saint-Vallier (Drôme): nouvelles données paléontologiques (Cervidae, Bovinae) et taphonomiques. *Documents des Laboratoires de Géologie*, Lyon 153, 1–275.
- Valli, A.M.F., 2004. Les cervidés du gisement Pliocène supérieur (Villafranchien moyen) de Saint-Vallier (Drôme, France). *Geobios* 37, 191–232.
- Valli, A.M.F., Caron, J.B., Debard, E., Guérin, C., Pastre, J.F., Argant, J., 2006. Le gisement paléontologique villafranchien terminal de Peyrolles (Issoire, Puy-de-Dôme, France): résultats de nouvelles prospections. *Geodiversitas* 28 (2) 297–317.
- Viallet, A., Guipert, G., Alçıçek, M.C., 2012. *Homo erectus* still further west. Reconstruction of the Kocabas cranium (Denizli, Turkey). *Comptes Rendus Palevol* 11 (2–3) 89–95.
- Viallet, A., Guipert, G., Alçıçek, M.C., de Lumley, M.A., dans ce numéro. La calotte crânienne d'*Homo erectus* de Kocabas, Bassin de Denizli, Anatolie, Turquie. *L'Anthropologie* <http://dx.doi.org/10.1016/j.anthro.2014.01.003>
- Vekua, A.-K., 1986. The Lower Pleistocene Mammalian Fauna of Akhalkalaki (Southern Georgia, URSS). *Palaeontographia Italica* 74, 63–96.
- Vislobokova, I.A., 1986. Elks in the Pliocene of the USSR. *Quartärpaläontologie* 6, 239–242.
- Vos (de), J., Mol, D., 1997. De vonds van de maand: de vondst van een elandstang. *Cranium* 14 (2) 109–115.
- Vos (de), J., Made van der, J., Athanassiou, A., Lyras, G., Sondaar, P.Y., Dermitzakis, M.D., 2002. Preliminary note on the Plio-Pleistocene fauna from Vatera (Lesbos, Greece). *Annales Géologiques des Pays Helléniques*, Première série 39A, 37–70.
- Yakhimovich, N.N., 1965. Mammalian fossils from the Quaternary beds of the South Ural Mountains. In: *Antropogen Yuzhnogo Urala (Quaternary of the South Ural Mountains)*. Nauka, Moscow 229–238.
- Yigit, A., 1998. *Dursunlu (İlgın-Konya)'da Bulunan Pleistosen Döneme Ait Equuslar'ın Paleontolojik Analizi*. (M.S. Dissertation) Ankara University (in Turkish).