

LES COMMUNAUTÉS DE GRANDS MAMMIFÈRES DU PLÉISTOCÈNE INFÉRIEUR TERMINAL ET LE CONCEPT D'UN BIOCHRONE ÉPIVILLAFRANCHIEN



Ralf-Dietrich KAHLKE

RÉSUMÉ

Les communautés faunistiques européennes de la partie terminale du Pléistocène inférieur ne sont pas un mélange d'éléments « anciens » (Villafranchien) et « récents » (Galérien). L'assemblage fossile d'Untermassfeld (Thuringe, Allemagne), légèrement plus ancien qu'un million d'années, est un des complexes fauniques européens le plus complet connu à ce jour de la période comprise entre 1.2 et 0.9 Ma BP. Le grand nombre de restes de mammifères de cette localité enrichie notre connaissance sur les communautés faunistiques du Pléistocène inférieur européen. Les stades évolutifs de la plupart des taxons de grands mammifères de ce site diffèrent remarquablement de ceux du Villafranchien terminal et du Galérien. C'est sur cette particularité de la faune d'Untermassfeld que s'appuie l'idée d'une unité chronostratigraphique distincte, incluse entre les biochrones du Villafranchien et du Galérien. Cette unité a déjà été proposée et nommée « Epi-Villafranchien » par Bourdier, en 1961. Pour décrire l'Epi-Villafranchien, l'association *Bison menneri* / *Eucladoceros giulii* / *Cervus* s.l. *nestii vallonnetensis* / *Capreolus cusanooides* / *Stephanorhinus hundsheimensis* d'Untermassfeld (pouvant être appelée « association à *Bison menneri*-*Eucladoceros giulii* ») serait la plus représentative de ce biochrone. Ces espèces sont accompagnées par d'autres éléments fauniques épivillafranchiens de moindre signification stratigraphique : *Alces carnutorum*, *Panthera onca gombaszoegensis*, *Acinonyx pardinensis pleistocaenicus*, *Megantereon cultridens adroveri*, *Puma pardoides*, *Pachycrocuta brevirostris*, *Ursus* cf. *dolinensis*, *Canis* (*Xenocyon*) *lycaonoides* et *Canis mosbachensis*. Les communautés fauniques de l'Epi-Villafranchien se sont établies pendant une période d'instabilité climatique croissante.

Mots-clés : évolution des mammifères, Pléistocène, Villafranchien, Epivillafranchien, Galérien, Europe

ABSTRACT

LATE EARLY PLEISTOCENE EUROPEAN LARGE MAMMALS AND THE CONCEPT OF AN EPIVILLAFRANCIAN BIOCHRON

European late Early Pleistocene faunal assemblages do not appear as mixtures of "older" (Villafranchian) and "younger" (Galerian) elements. The Untermassfeld (Thuringia, Germany) fossil assemblage, which is slightly older than one million years, is one of the most complete European faunal complexes known so far from the time span between 1.2 and 0.9 Ma BP. The extensive fossil mammal remains from this locality fill the gap in our knowledge of the European late Early Pleistocene faunal communities. The evolutionary stages of most of the large mammal taxa from the site are markedly different from those of either late Villafranchian or Galerian communities. This largely independent character of the Untermassfeld fauna supports the idea of a separate chronostratigraphical unit wedged between the Villafranchian and the Galerian biochrons. This unit was proposed and named the "Epi-Villafranchian" by BOURDIER, already in 1961. Should the Epivillafranchian be resumed, Untermassfeld's *Bison menneri* / *Eucladoceros giulii* / *Cervus* s.l. *nestii vallonnetensis* / *Capreolus cusanooides* / *Stephanorhinus hundsheimensis* association (possibly identified as the "*Bison menneri*-*Eucladoceros giulii*-assemblage") would most suitably represent the biochron. Other accompanying Epivillafranchian faunal elements, although less significant stratigraphically, are *Alces carnutorum*, *Panthera onca gombaszoegensis*, *Acinonyx pardinensis pleistocaenicus*, *Megantereon cultridens adroveri*, *Puma pardoides*, *Pachycrocuta brevirostris*, *Ursus* cf. *dolinensis*, *Canis* (*Xenocyon*) *lycaonoides*, and *Canis mosbachensis*. The Epivillafranchian faunal communities lived during a period of increased climatic instability.

Keys-words: mammal evolution, Pleistocene, Villafranchian, Epivillafranchian, Galerian, Europe

1 - INTRODUCTION

Dans les années 1980, l'« évènement migratoire de la fin du Villafranchien » (« end-Villafranchian dispersal event ») était un modèle largement accepté pour refléter la transition entre les mammifères eurasiatiques du Villafranchien et ceux du Galérien (Cromérien) entre 1.0 et 0.9 Ma BP (Azzaroli, 1983 ; Azzaroli *et al.*, 1988). La transition Villafranchien-Galérien en Eurasie était perçue comme un brusque renouvellement faunique avec des

extinctions massives et des éléments fauniques plus modernes présentant de nouvelles adaptations, et qui montraient déjà les prémices des faunes de grands mammifères de la fin du Pléistocène du continent eurasiatique actuel. La faune du Villafranchien supérieur au Villafranchien terminal était considérée comme marquée par la présence de taxons de grands mammifères tel que : *Leptobos etruscus*, *L. vallisarni*, *Alces gallicus*, *Eucladoceros tetracerus*, *Hippopotamus amphibius antiquus*, *Equus bressanus*, formes évoluées de *Mammuthus meri-*

dionalis, *Canis* cf. *arnensis* et *Canis* (*Xenocyon*) ex gr. *falconeri*. Les espèces caractéristiques du Galérien étaient définies comme suit (Azzaroli *et al.* 1988), *Bison schoetensacki*, *Praeovibos priscus*, *Soergelia* sp., *Alces latifrons*, *Megaloceros savini*, *Praemegaceros verticornis*, *Cervus acoronatus*, *Equus altidens*, *E. suessenbornensis*, *E. verae*, *Homotherium latidens*, *Ursus deningeri*, *Canis* (*Xenocyon*) *lycaonoides* et *Canis mosbachensis*. Il était admis que d'autres espèces comme *Bos primigenius*, *Rangifer tarandus*, *Capreolus capreolus*, *Sus scrofa*, *Equus* sp. (type caballin), *Stephanorhinus hundsheimensis*, *S. kirchbergensis*, *Mammuthus trogontherii*, *Elephas antiquus*, *Panthera leo*, *P. pardus*, *Acinonyx intermedius* et *Crocota crocuta* avaient fait leur première apparition au Galérien, mais perduraient dans les périodes suivantes (nomenclature légèrement adaptée d'après H.-D. Kahlke, 1990; Fortelius *et al.*, 1993; Rook & Torre, 1996; R.-D. Kahlke, 1997b; Abbazzi, 2004; Bukhsianidze, 2005).

Par la suite, certains chercheurs remettent en cause le renouvellement faunique du Pléistocène inférieur sur une courte période et contredisent le concept d'un changement faunique plus ou moins abrupt entre le Villafranchien et le Galérien. Roebroeks & Kolfshoten (1995 : 303) ont estimé que la durée de ce processus devait être de plus de 500 kA. Finalement, Agusti & Moyà-Solà (1998) ont rejeté de façon générale la notion d'un «end-Villafranchian event» car ils ont mis en évidence que le renouvellement faunique du Pléistocène inférieur avait déjà débuté lors du magnétosubchrone d'Olduvai (C2n), avec les premières migrations d'éléments fauniques venant d'Asie ou de Béringie (e.g. *Allophaiomys pliocenicus*, *Lemmus*, *Ovibovini*) jusqu'en Europe.

D'après les premiers éléments de ces discussions, une redéfinition des unités biochronologiques du Villafranchien (Azzaroli *et al.*, 1988) et du Galérien (Sala *et al.*, 1992) ainsi qu'une division faunique plus précise du Pléistocène inférieur au Pléistocène moyen ancien étaient devenues nécessaires. Les modalités de solution par convention, seule alternative valable à ce problème, ont été décrites par Caloi & Palombo (1995 : 394ff.) : un remplacement de la limite supérieure du Villafranchien par la transition Matuyama/Brunhes [C1n (o)] ou un mouvement de la limite inférieure du Galérien dans la partie supérieure du Pléistocène inférieur (incluant le subchrone Jaramillo, C1r.1n), ou encore l'introduction d'un «Protogalérien» (avec plusieurs positions stratigraphiques concevables) entre ces deux unités.

A cause de la rareté des localités fossilifères datées entre 1,2 et 0,9 Ma BP en Europe et en Asie de l'ouest (compilation des sites : R.-D. Kahlke, 2001d) et étant donné que, jusqu'à maintenant ceci est basé sur un faible nombre de restes par site, la plupart des communautés fauniques paléarctiques occidentales de la partie terminale du Pléistocène inférieur ont été interprétées comme étant un simple mélange d'éléments «typiquement villafranchiens» et d'éléments «typiquement du Pléistocène moyen (Galérien)» (e.g. Azzaroli, 1995; Palombo, 2004). Cependant, l'analyse détaillée d'Untermassfeld (sud de la Thuringe, Allemagne centrale), première

découverte à grande échelle d'un complexe faunique de la province Paléarctique occidentale, datée de cette période, autour de 1.0 Ma BP, montre que de nombreux groupes de mammifères possèdent des stades évolutifs qui donnent un caractère très particulier à l'ensemble de cette faune. Une fouille couvrant 584 m², avec dans certains endroits une profondeur supérieure à 5.0 m, a été entreprise depuis 1978 (fig. 1). L'assemblage osseux d'Untermassfeld a livré quelque 14 000 restes de vertébrés correspondant à 44 espèces de mammifères (pour un total de 105 taxons, R.-D. Kahlke, 2006). Il apparaît donc totalement significatif pour combler notre manque de connaissance des communautés fauniques de la partie terminale du Pléistocène inférieur.



Fig. 1 : Fouilles d'Untermassfeld (Sud-Ouest de la fouille, 4.0-5.0 m sous la surface ; voir fig. 2).

Fig. 1: Excavation at Untermassfeld (SW-area 4.0-5.0 m below the surface; see fig. 2).

2 - UNTERMASFELD - CONTEXTE GÉOLOGIQUE ET PALÉOMAGNÉTIQUE

Directement sous le niveau de fouille, à la base du profil pléistocène d'Untermassfeld (fig. 2), se trouve une formation appelée «Jüngere Zersatzgrobschotter» (= Galets Grossiers Altérés Récents) sur 7-8 m, situés à environ 359 m au-dessus du niveau de la mer et à une hauteur relative de 69 m au-dessus du niveau actuel de plaine d'inondation de la rivière Werra. Selon la classification lithostratigraphique des terrasses de graviers de la moyenne vallée de la Werra (Ellenberg, 1968), les Galets Grossiers Altérés Récents, situés sous les couches fossilifères d'Untermassfeld, se sont accumulés pendant l'Eburonien. Au Waalien, les composés feldspathiques des galets, d'origine volcanique ou gréseuse, ont subi de

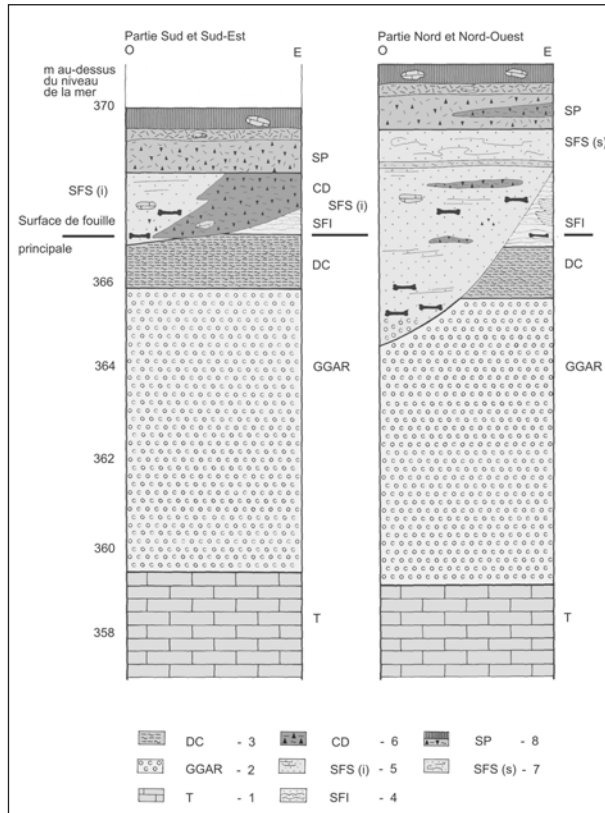


Fig. 2 : Untermassfeld. Log diagrammes de la fouille (sans les effets des mouvements néotectoniques).

1 - T: calcaire (Trias Moyen, Muschelkalk Inférieur); 2 - GGAR: Galets Grossiers Altérés Récents, 3 - DC: dépôts de crue; 4 - SFI: Sables Fluviatiles Inférieurs; 5 - SFS (i): Sables Fluviatiles Supérieurs (partie inférieure); 6 - CD: cône détritique grossier mis en place par coulée de boue; 7 - SFS (s): Sables Fluviatiles Supérieurs (partie supérieure); 8 - SP: série sédimentaire postérieure au Pléistocène Inférieur.

Fig. 2: Untermassfeld. Diagrammatic sections of the excavated area (neotectonic movements eliminated). 1 - T: limestone (Middle Triassic, Lower Muschelkalk); 2 - GGAR: "Younger Coarse Gravels"; 3 - DC: flood plain deposits; 4 - SFI: Lower Fluvial Sands; 5 - SFS (i): Upper Fluvial Sands (lower part); 6 - CD: coarse clastic mudflow fan; 7 - SFS (s): Upper Fluvial Sands (upper part); 8 - SP: series of post Lower Pleistocene cover sediments.

profondes altérations chimiques (Ellenberg & R.-D. Kahlke, 1997). Unger (*in* Unger & R.-D. Kahlke, 1995 : 204-206, fig. 4A) pense que ces dépôts de galets ne sont seulement terminés qu'au Ménapien. Dans ce cas, l'altération se serait produite plus tard, probablement au cours des phases à dominantes tempérées situées avant la partie du Bavélien à polarisation magnétique normale. Selon Zagwijn & Jong (1984), la base de Jaramillo se trouve dans l'interglaciaire de Bavel. Les dépôts de galets grossiers sont couverts par un lit macroscopique de sédiments argilo-limoneux, sans fossiles connus.

Les dépôts fluviatiles sont principalement constitués par une série multicolore de 2.5-8.0 m de puissance, alternance de sables à grains fins à moyens (fig. 2). Ces sables, appelés Sables Fluviatiles Inférieurs (« Untere Fluviale Sande »), montrent des caractéristiques lithologiques de dépôts de crue (Ellenberg & R.-D. Kahlke, 1997). Seule une minorité de fossiles d'Untermassfeld proviennent de la section supérieure de ces sables. Le lit principal des restes osseux se situe dans les sables appelés Sables Fluviatiles Supérieurs (« Obere Fluviale

Sande ») qui s'infiltrent par un chenal d'érosion dans les Sables Fluviatiles Inférieurs jusqu'à une profondeur de 4.0 m, de façon plus ou moins parallèle au cours actuel de la rivière Werra. Dans la partie sud de la surface de fouille, la section inférieure des Sables Fluviatiles Supérieurs, hautement fossilifère, s'entrecroise avec un cône détritique grossier mis en place par une coulée de boue. Cette accumulation a affecté les dépôts de la série fluviale proche du site. L'accumulation osseuse commence l'extrémité nord de ce cône.

La fouille d'Untermassfeld traverse une séquence de couches non altérées (du dépôt fossile de la plaine d'inondation aux Sables Fluviatiles Supérieurs) qui recouvrent les galets altérés (fig. 2). Les données géologiques décrites ci-dessus indiquent que l'accumulation rapide des sables fossilifères d'Untermassfeld (R.-D. Kahlke, 2001d; Kahlke & Gaudzinski, 2005) s'est déroulée durant la partie supérieure du Waalien, ou plus vraisemblablement durant le Bavélien ou encore au début du « Complexe Cromérien » (Cromérien s. l.).

La totalité de la séquence inférieure du site (des Galets Grossiers Altérés Récents au milieu de la section des Sables Fluviatiles Inférieurs) est de polarisation magnétique inverse, alors que la section supérieure des Sables Fluviatiles Inférieurs (dépôts de crue) et le chenal des Sables Fluviatiles Supérieurs pénétrant sont tous deux de polarisation magnétique normale (Wiegank, 1997). Par conséquent, la faune d'Untermassfeld peut être corrélée soit avec le début de la subzone de Jaramillo du Pléistocène inférieur soit avec le début de la magnétozone de Brunhes.

Les analyses comparatives détaillées des restes d'Untermassfeld (R.-D. Kahlke, 1997a, 2001a, 2001b avec la contribution de nombreux auteurs) avec l'ensemble des faunes fossiles d'Europe permettent un positionnement stratigraphique plus précis des sables fossilifères et des fossiles qu'ils contiennent.

3 - LES HERBIVORES

Un élément fréquent de la faune d'Untermassfeld est *Bison menneri* (fig. 3). Ce bovidé de corpulence légère, aux longues pattes, a remplacé le *Leptobos*, plus petit et plus gracile, qui est présent dans de nombreux sites villafranchiens (Les Ètouaires, Dusino, Villaroya, Saint-Vallier, Le Coupet, Tegelen, Olivola, Senèze, Peyrolles, Tasso, Farneta, etc.), et également, le groupe *Eobison* (Pirro Nord, Venta Micena) (Sher, 1997), tout du moins en Europe. De par la présence de *Bison menneri*, la faune d'Untermassfeld peut être datée au minimum de la partie terminale du Pléistocène inférieur car *B. voigtstedtensis*, un boviné assez similaire à *B. menneri*, est déjà présent au niveau de la transition Matuyama/Brunhes [C1n (o)] (Atapuerca ? TD3, TD6, TD8a; Soto 1987, Made 1999). Au cours du Pléistocène moyen (Durfort, Isernia la Pineta, Süssenborn, Mauer, Mosbach 2), *Bison schoetensacki*, de même gracilité, premier représentant du plus robuste *B. priscus* et le très grand (? priscoïde) *Bison* sp.



Fig. 3 : *Bison menneri*, crâne adulte [IQW 2003 / 28 250 (Mei. 27 412)], Untermassfeld. Echelle : 100 mm.

Fig. 3: *Bison menneri*, skull of an adult individual [IQW 2003/28 250 (Mei. 27 412)], Untermassfeld. Scale bar: 100 mm.

(Tiraspol), sont largement répandus en Europe (Sala, 1987; Brugal, 1995).

Un représentant primitif des chevreuils, *Capreolus cusanoides* (fig. 4), n'a pas encore été déterminé dans les associations fauniques plus anciennes qu'Untermassfeld, car les restes de *Capreolus*, et en général de l'ensemble des cervidés de taille comparable du Villafranchien moyen au Villafranchien terminal (Beremend 5, Villány 3, Matassino, Casa Frata, Valea Grăunceanului, Pirro Nord), sont insuffisants pour effectuer des comparaisons fiables. Le chevreuil d'Untermassfeld est morphologiquement et métriquement intermédiaire entre le *Procapreolus cusanus* du Ruscinien/Villafranchien inférieur et les formes de plus grandes tailles et plus modernes du Pléistocène moyen ancien (H.-D. Kahlke, 2001a). Le chevreuil du Pléistocène moyen ancien européen qui succède dans le temps à celui d'Untermassfeld est *C. suessenbornensis* (Voigtstedt, Süssenborn, Stránská Skála, Miesenheim 1, Würzburg-Schalksburg, Mosbach 2, Bilshausen, etc.) (Mäuser, 1987; E. Turner, 1990; Pfeiffer, 1998; H.-D. Kahlke, 2001a). Un chevreuil de plus petite taille, présent au Pléistocène moyen ancien de Mauer, est attribué à *C. priscus* (Pfeiffer, 1998).

L'élan d'Untermassfeld, *Alces carnutorum*, est plus grand qu'*A. gallicus* du Villafranchien moyen et supérieur (de Senèze par exemple). Bien que de hauteur comparable, il est de corpulence plus faible qu'*A. latifrons* du Galérien (H.-D. Kahlke, 1995, 1997). Ainsi, les restes d'Untermassfeld documentent un stade évolutif encore imparfaitement connu des élans, qui est intermédiaire entre celui d'*Alces gallicus* du Villafranchien et celui du plus récent *A. latifrons* (cf. Breda & Marchetti, 2005). Une co-existence sympatrique d'*A. carnutorum* et d'*A. latifrons* dans les faunes à *Miomys savini* du Pléistocène moyen ancien (e.g. Voigtstedt), ne peut pas être exclue et, cette co-existence est présente également plus



Fig. 4 : *Capreolus cusanoides* (holotype), bois de massacre gauche.

A noter l'aplatissement prononcé du bois [IQW 1993 / 24 320 (Mei. 23 849)], Untermassfeld. Échelle : 20 mm.

Fig. 4: *Capreolus cusanoides* (holotype), left antler beam attached to skull fragment; note the pronounced flattening of the whole beam [IQW 1993/24 320 (Mei. 23 849)], Untermassfeld. Scale bar: 20 mm.

tardivement en Europe occidentale (Vergranne) (Geraads, 1983; H.-D. Kahlke, 1990).

Le cervidé de taille équivalente à celle du daim, *Cervus s. l. nestii vallonnetensis* est un des derniers représentants du groupe *rhenanus / nestii* qui provient également d'une souche villafranchienne de la région méditerranéenne (*Pseudodama* sensu Azzaroli, 1992). Il diffère des formes présentes du Villafranchien moyen terminal au Villafranchien final (Olivola, Casa Frata, Pirro Nord) par son segment prémolaire comparativement plus court (H.-D. Kahlke, 1997). Les bois entiers d'individus adultes, récemment découvert, présentent trois andouillers terminaux et aucune palmure (fig. 5). Quelques restes d'un petit cervidé provenant d'Atapuerca (TD4, TD6, TD8a), chronologiquement près de la transition Matuyama/Brunhes, sont morphométriquement plus proche de *Cervus s. l. nestii vallonnetensis* que du daim du Pléistocène moyen (Made, 1999). Un des plus anciens cerfs européens, de type élaphe, a été découvert sous la transition Matuyama/Brunhes à Atapuerca (TD4, TD6; Made, 1999). Ce taxon n'est pas présent à Untermassfeld.

L'*Eucladoceros giulii* d'Untermassfeld, avec quelques autres spécimens européens, représente probablement la fin de la lignée des *Eucladoceros* qui trouve son origine au Villafranchien. Du Villafranchien supérieur au Villafranchien terminal (Selvella, Sainzelles, Pirro Nord), *Eucladoceros* a une tendance prononcée à augmenter de taille (H.-D. Kahlke, 1997). Cette tendance atteint son maximum avec *E. giulii* qui possède des métapodes

extraordinairement longs. Ses bois, seulement connus fragmentés, sont en forme de peigne avec de longs andouillers en formes de piques. Quelques mandibules, probablement d'individus mâles d'*E. giulii*, présentent une pachyostose. Brugal & Croitor (2004) attribuent cette espèce au cerf mégacérin du genre *Arvernoceros*. Made (1999) a décrit la présence d'*Eucladoceros giulii* à Apollonia 1, il reconnaît ensuite ce grand *Eucladoceros* également avant la transition Matuyama/ Brunhes (TD4, TD6) à Atapuerca. *Praemegaceros*, un élément caractéristique et largement répandu de la faune du Pléistocène moyen ancien d'Europe Centrale, est absent à Untermassfeld.

L'étude de la riche collection d'hippopotame, de très grande taille, d'Untermassfeld, *Hippopotamus amphibius antiquus*, montre qu'il est plus évolué, en particulier sur les caractères crâniens, que le spécimen type de Figline du Villafranchien supérieur (Valdarno supérieur) (R.-D. Kahlke, 2001a) et, moins évolué que le crâne provenant de la fin du Pléistocène inférieur de S. Oreste (Galérien au-dessus de la subzone de Jaramillo), et que le crâne de Maglianella (Galérien vers 0.7 Ma BP) (Mazza, 1991, R.-D. Kahlke, 2001c). Le crâne d'*Hippopotamus* provenant de Tor di Quinto, supposé d'âge Galérien, dont Mazza (1995 : 73) considère la provenance stratigraphique douteuse, est moins spécialisé que le spécimen d'Untermassfeld. Les spécimens d'Untermassfeld sont plus robustes et plus grands que ceux découverts au Pléistocène moyen ancien (Mosbach 2, Jockgrim, etc.) (R.-D. Kahlke, 1997b).



Fig. 5 : *Cervus s.l. nestii vallonnetensis*, fragment crânien avec ses deux bois [IQW 2003 / 28 185 (Mei. 27 347)], Untermassfeld. Echelle : 100 mm.
Fig. 5: *Cervus s.l. nestii vallonnetensis*, skull fragment with both antler beams [IQW 2003 / 28 185 (Mei. 27 347)], Untermassfeld. Scale bar: 100 mm.

Sus scrofa priscus, qui n'est présent à Untermassfeld que par des restes provenant de quelques individus, apparaîtrait pour la première fois en Europe à l'Epi-Villafranchien (Ceyssaguet; Guérin & Faure 1997), où il a remplacé le *Sus strozzi* du Villafranchien (Valdeganga 2, Le Coupet, Mugello, Tegelen, Olivola, Senèze, Quercia, Valdarno supérieur). Il persiste alors jusqu'au «Mindel/Riss» à Lunel Viel (Guérin & Faure, 1997).

Le *Stephanorhinus etruscus* (sensu H.-D. Kahlke, 2001b) d'Untermassfeld entre morphométriquement, dans les limites de variations des spécimens sud-européens du Villafranchien moyen supérieur au Villafranchien supérieur. Les extrémités du rhinocéros d'Untermassfeld sont légèrement plus allongées que celles de ces spécimens, cependant morphologiquement et métriquement similaires à ceux d'Olivola et de Pietrafitta. Une telle tendance est encore plus marquée dans les populations du Galérien (Pléistocène moyen ancien) de l'Europe centrale. La taille et les proportions du *Stephanorhinus* d'Untermassfeld sont caractéristiques d'un rhinocéros stratigraphiquement plus ancien que ceux découverts à Voigtstedt, Süssenborn et Hundsheim (H.-D. Kahlke, 2001b). Le groupe *Stephanorhinus etruscus* / *S. hundsheimensis* perdue en Europe jusqu'au Pléistocène moyen ancien (e.g., Mosbach 2) (Fortelius *et al.*, 1993).

Les caractères morphologiques et métriques des restes du cheval sténonien d'Untermassfeld (Musil, 2001a) ont permis de décrire une nouvelle espèce, *Equus wuesti*, comme un représentant plus récent de ceux existant du Villafranchien moyen à terminal (Chilhac, Olivola, Tasso, Farneta, Sainzelles, Pirro Nord, Venta Micena, etc.). Néanmoins, Forstén (1998) souligne la faible précision des espèces du genre *Equus* utilisées comme marqueur stratigraphique.

Les proboscidiens européens de la partie terminale du Pléistocène inférieur comprennent la forme évoluée de *Mammuthus meridionalis* (ssp.) ainsi que *M. trogontherii*. Les restes d'éléphantidés d'Untermassfeld ne peuvent pas être attribués à la forme typique du Villafranchien moyen à supérieur de *Mammuthus meridionalis meridionalis* (Tegelen, Olivola, Tasso, Dmanisi). Actuellement, Dubrovo (2001) attribue ce matériel à *Mammuthus trogontherii trogontherii* à cause du caractère «aserial» des os carpiens. Cependant, Lister (1996 : 207-208) a constaté que les derniers représentants de *M. meridionalis* ne possèdent pas tous un caractère «serial» des os carpiens. De plus, les quelques dents jugales présentes à Untermassfeld n'excluent pas la présence d'une forme évoluée de *Mammuthus meridionalis* (Lister *et al.*, 2005 : 54). Au regard de cette attribution des restes de *Mammuthus* d'Untermassfeld soit à une forme évoluée de *M. meridionalis* ou à un des premiers représentant de *M. trogontherii*, ces restes demeurent insuffisants pour conclure sur la position stratigraphique de la faune. La plus ancienne présence de *Mammuthus trogontherii* en Europe Centrale et Occidentale pourrait être celle de Dorn-Dürkheim 3 (800 Ka; Franzen *et al.*, 2000) et celle quelque peu plus récente du Beestonien anglais (Beeston cliff; Lister *et al.*, 2005). Cependant, des restes de populations tardives et très évoluées de *M. meridionalis*

sont également signalés à Dorn-Dürkheim 3 [comm. pers. de H. van Essen (Dieren)] et Voigtstedt (Dietrich, 1965). L'identité de ces spécimens d'éléphantidés est en cours de débat (résumé in Lister *et al.*, 2005). Un chevauchement des aires de répartition géographique entre les populations évoluées de *M. meridionalis* et celles des premiers *M. trogontherii* en Europe ne peut pas être exclu, car ces populations se déplacent parallèlement au changement du climat et de la végétation.

4 - LES CARNIVORES

L'extrême richesse en carnivores fait de l'assemblage d'Untermassfeld le plus significatif pour caractériser la transition faunique entre le Villafranchien et le Galérien en Europe. L'espèce de félin la plus commune à Untermassfeld est le Jaguar eurasiatique. Que ce soit d'un point de vue morphologique ou ostéométrique, il doit être attribué à la sous-espèce chronologique *Panthera onca gombaszoegensis* du post-Villafranchien/Pléistocène moyen ancien, et non pas au Jaguar de Toscane *P. onca toscana*, de plus faible corpulence, du Villafranchien moyen et supérieur, déterminée à Olivola, Perugia, Valdarno supérieur, etc. (Hemmer, 2001). *Panthera onca gombaszoegensis* caractérise le Pléistocène inférieur post-villafranchien ainsi que la majeure partie du Pléistocène moyen ancien d'Europe et du sud-ouest de l'Asie (Stránská Skála, Süssenborn, Westbury-sub-Mendip, Mosbach 2, Petralona, Hundsheim, Artenac, l'Escale, etc.; compilation et cartes des sites Hemmer *et al.*, 2003). En Europe du Nord-Ouest, des trouvailles supposées post-Elstérienne ont été découvertes à Swanscombe (A. Turner, 1999 : 178-179), et au sud-est de l'Europe à Vértesszölös 2 (Jánossy, 1986 : 83).

Le guépard de grande taille d'Untermassfeld diffère morphologiquement d'*A. pardinensis pardinensis* du Villafranchien européen (Les Étouaires, Montopoli, Villaroya, Saint-Vallier, Olivola, Casa Frata) de par ses caractères dentaires et la forme de la symphyse mandibulaire. Il doit, par conséquent, être attribué à *Acinonyx pardinensis pleistocaenicus*, qui, a seulement été décrit pour l'instant, au nord de la Chine (Hemmer 2001). Dans une perspective évolutive, le guépard d'Untermassfeld est au seuil d'une large zone de transition qui mène jusqu'à l'actuel *A. jubatus*. Actuellement, il n'est toujours pas certain que guépard de petite taille du Pléistocène moyen inférieur d'Hundsheim, décrit par Thenius (1954) comme *Acinonyx intermedius*, soit plus proche des premières populations d'*A. jubatus* (Hemmer, 2001 : 725).

La découverte d'un puma de l'Ancien Monde (*Puma pardoides* syn. *Viretailurus schaubi*) à Untermassfeld pose la question d'une possible origine du genre en Eurasie ou en Afrique. Pour l'instant, les fossiles de douze localités montrent la présence du puma en Eurasie du Villafranchien inférieur au Pléistocène moyen ancien (Hemmer *et al.*, 2004). Cette espèce a été remplacée plus tard dans sa niche écologique par le léopard (*Panthera pardus*), une panthère de taille similaire.

Les caractères combinés du lynx d'Untermassfeld (*Lynx issiodorensis* ssp. ex aff. *spelaeus*) apparaissent intermédiaires entre le lynx du Villafranchien supérieur (Tasso) du sud de l'Europe (*Lynx issiodorensis valdarnensis*) et celui du Pléistocène moyen à supérieur *Lynx spelaea* (Hemmer, 2001). Le lynx d'Untermassfeld est plus petit que ceux de Mauer et Mosbach 2 en Europe centrale, et appartient également encore au groupe des *issiodorensis* (Hemmer, 2001).

Avec celui découvert à Venta Micena, le *Megantereon cultridens adroveri* d'Untermassfeld, (Hemmer, 2001 ; voir également Sardella, 1998 pour les interprétations taxonomiques des restes de *Megantereon* de l'Ancien Monde), diffère des représentants villafranchiens de cette espèce (Saint-Vallier, Pardines, Olivola, Senèze, Figline). Le *Megantereon cultridens adroveri* d'Untermassfeld représente actuellement la dernière présence connue de ce félin en Europe. Il n'a pas été découvert, à ce jour, dans des dépôts du Galérien.

Selon Hemmer (2001) le félin à dent de sabre d'Untermassfeld, *Homotherium crenatidens*, qui inclut les morphotypes *crenatidens*- et *nestianum*- reflétant le dimorphisme sexuel, diffère de *H. latidens*, de plus petite taille, du Pléistocène moyen (Steinheim, Montmaurin, Grotte de la Baume, Artenac, etc.) (Kurtén, 1968 ; Beden *et al.*, 1984) de par la forme de ses canines et, également de par ses caractères post-crâniens (Hemmer, 2001).

Pachycrocuta brevirostris est fréquente de par ses restes fossiles ainsi que par ses accumulations osseuses et ses traces d'activités. Pour l'instant aucune différence morphologique n'a été observée sur l'ensemble de la période allant du Villafranchien supérieur au Pléistocène moyen ancien. En Europe, cette hyène a perduré au Pléistocène moyen ancien (e.g. Süssenborn) (A. Turner & Antón, 1996). Alors que *Pachycrocuta brevirostris* est abondamment documentée à Untermassfeld, *Chasmaporthetes lunensis*, *Pliocrocuta perrieri*, et/ou *Crocuta crocuta* ssp. sont absents. *Crocuta* arrive en Europe pendant la dernière partie du magnétochrone Matuyama (Garcia & Arsuaga, 1999) et co-existe avec *P. perrieri* pendant la majeure partie du Pléistocène moyen ancien (Turner, 1992).

L'ours d'Untermassfeld *Ursus* cf. *dolinensis* montre une série de caractères primitifs communs aux populations d'*U. etruscus* (Saint-Vallier, Kuruksai, Senèze, Tegelen, Olivola, Valdarno supérieur, Pietrafitta) (Mazza & Rustioni, 1992). Les plus grandes dimensions de la dentition, la taille corporelle générale (Musil, 2001b), ainsi qu'un début de réduction des prémolaires (Garcia 2004), indique qu'il appartient à un stade évolutif plus avancé qu'*U. etruscus*. D'après les conclusions préliminaires de Garcia (2004), *Ursus* cf. *dolinensis* d'Untermassfeld est proche des populations de la partie terminale du Pléistocène inférieur du Vallonnet et d'Atapuerca-Gran Dolina (TD4). Dans la lignée de l'ours des cavernes, il est par conséquent distinct de l'*U. deningeri* (Mosbach 2, Mauer, Scharzfeld, Petralona B, Westbury-sub-Mendip) du Pléistocène moyen ancien.

Le canidé de grande taille *Canis (Xenocyon) lycaonoides* d'Untermassfeld, ainsi que les spécimens de

Cueva Victoria et Venta Micena, diffèrent des formes typiques du Villafranchien supérieur [*C. (Xenocyon)* ex gr. *falconeri*] en montrant un entocône de la M_1 réduit ou absent ainsi que par d'autres éléments caractéristiques de la dentition (Sotnikova, 2001). La tendance à la réduction de l'entocône de la M_1 continue au cours du Pléistocène moyen. La forme variable du métacône de la M_1 , avec d'autres caractères dentaires, relie la population de *Canis (Xenocyon) lycaonoides* d'Untermassfeld avec des populations plus anciennes (Cueva Victoria, Venta Micena) plutôt qu'avec celles du Pléistocène moyen ancien de l'Europe (Stránská Skála, Konéprusy, Gombasek, Würzburg-Schalksberg, Mosbach 2, Vértesszölös 2, etc.) (Sotnikova, 2001).

Le *Canis mosbachensis* d'Untermassfeld (ou *C. lupus mosbachensis*) représente un stade évolutif distinct des canidés de taille moyenne. Les proportions du crâne, de la dentition, ainsi que quelques caractères morphologiques dentaires, le séparent des canidés de taille identique du Villafranchien moyen au Villafranchien terminal (Olivola, Tasso, Pirro Nord, Cueva Victoria, Venta Micena) (Sotnikova, 2001). Les rapports de la longueur des P^4 et des M^{1-2} , de même que la relation entre le radius et l'humérus, montrent que le loup d'Untermassfeld est plus primitif que celui du « Mindel supérieur » (Bonifay, 1971 : 350ff.) provenant de l'Escalé (Sotnikova, 2001).

5 - POSITION STRATIGRAPHIQUE DE L'ASSEMBLAGE FOSSILE D'UNTERMASFELD

Il ne fait aucun doute que de nombreux mammifères présents à Untermassfeld diffèrent des taxons villafranchiens de taille comparable. Certains d'entre eux (*Bison menneri*, *Cervus* s. l. *nestii vallonnetensis*, *Eucladoceros giulii*, *Ursus* cf. *dolinensis*, *Canis mosbachensis*) apparaissent après la fin du Villafranchien (Pirro Nord, Cueva Victoria, Venta Micena). D'après Masini *et al.* (1994), les dépôts fossilifères de polarité magnétique inverse de Pirro Nord sont plus anciens que le subchrone de Jaramillo. Ils sont corrélés provisoirement avec le Ménapien. Un âge similaire, vers 1.2 Ma BP, est également présumé pour Venta Micena en se basant sur les données fauniques (Moyà-Sola *et al.*, 1987 ; Agusti & Moyà-Solà, 1992). Les dates absolues obtenues par racémisation des acides aminés (Torres *et al.*, 1997) sont, ici, imprécises (591 ± 77 à 1511 ± 318 ka). Selon Agusti (1991), les fossiles découverts dans le remplissage du karst de Cueva Victoria sont légèrement plus anciens (probablement vers 1.3 Ma BP) que la communauté faunique de Venta Micena. Les grands mammifères indiquent donc, un âge maximum inférieur à 1.2 Ma BP pour la faune d'Untermassfeld.

La présence de nombreux mammifères d'Untermassfeld s'étend au-delà de la transition Matuyama/Brunhes, jusque dans le Pléistocène moyen ancien (fig. 6). Cependant, certains d'entre eux, spécialement *Bison menneri*, *Capreolus cusanoides*, *Eucladoceros giulii*, et le groupe

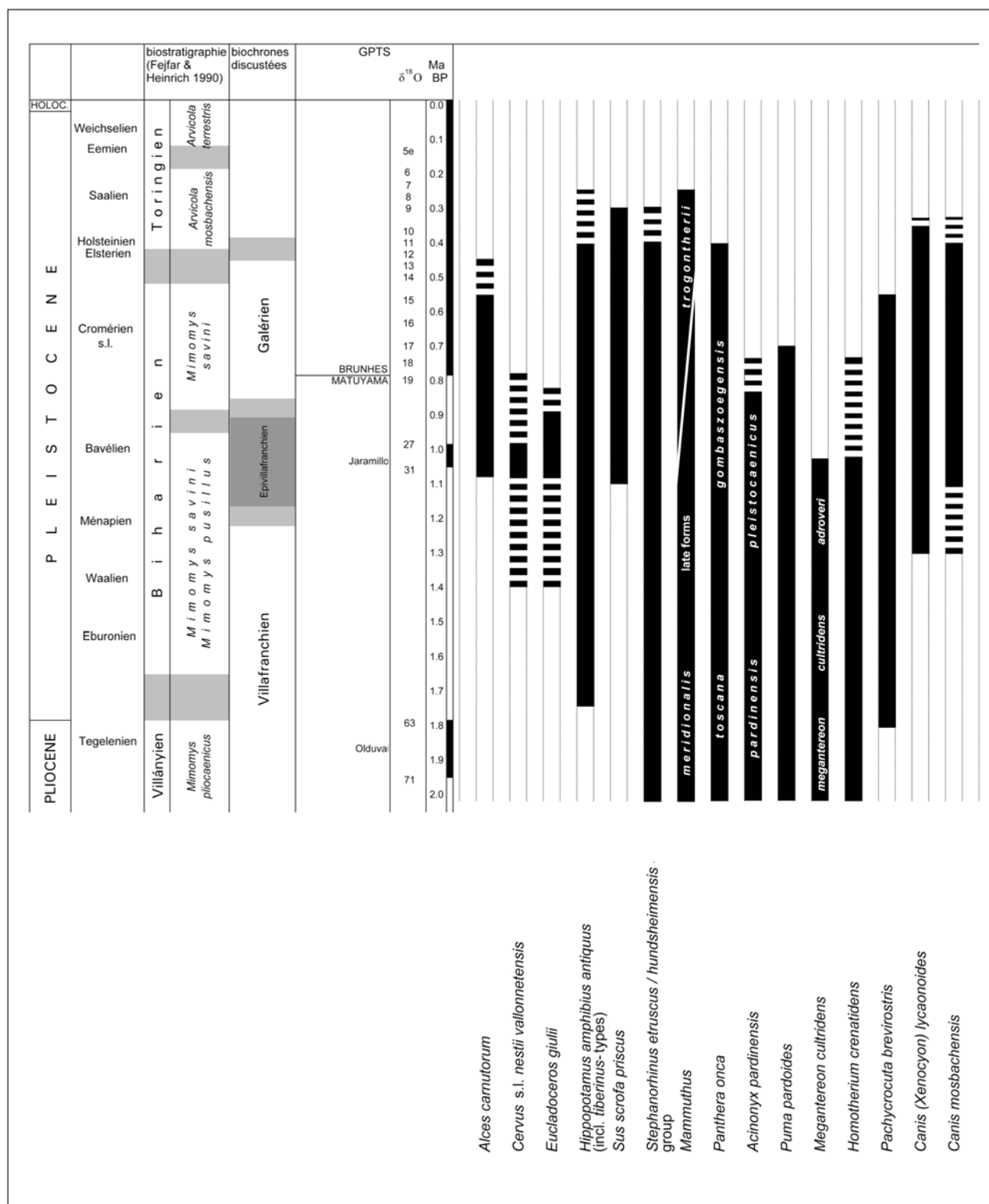


Fig. 6 : Échelle biostratigraphique des espèces de grands mammifères, éléments caractéristiques de la faune de la partie terminale du Pléistocène inférieur de l'Europe et position stratigraphique du biochrone de l'Epi-Villafranchien.

Les espèces décrites d'Untermassfeld sont prises en compte seulement si ces restes sont également présents dans d'autres sites européens avec un contexte stratigraphique fiable.

Fig. 6: Biostratigraphic ranges of larger mammal species, forming typical elements of European late Lower Pleistocene faunas and stratigraphic position of the Epi-Villafranchian biochron. Species descriptions based on material from Untermassfeld were only taken into account if their remains also occur at other European sites with reliable stratigraphic context.

Stephanorhinus etruscus / *S. hundsheimensis*, permettent une séparation chronologique claire de la communauté de fossile de grands mammifères d'Untermassfeld avec celle du Pléistocène moyen ancien européen juste au-delà de la transition Matuyama/Brunhes (à *Mimomys*

savini; voir Koenigswald & Kolfschoten, 1996). En Europe occidentale et centrale (West Runton, Voigtstedt, Süßenborn, Konéprusy, etc.) chacune des espèces mentionnées a déjà été remplacée par un taxon plus évolué (plusieurs espèces de *Bison*, *Capreolus suessen-*

bornensis, *Megaloceros savini*, *Praemegaceros verticornis*, populations de la forme la plus évoluée de *Stephanorhinus hundsheimensis*) pendant la phase initiale du magnétochrone de Brunhes.

Les communautés de grands herbivores similaires à celles du début du chrone de Brunhes peuvent également être suivies directement avant la transition Matuyama/ Brunhes, en Europe Centrale jusqu'au moins, l'est de la Transcaucasie. A Dorn-Dürkheim 3 (à *Mimomys savini*), par exemple, la présence de *Mammuthus trogontherii*, *Bison schoetensacki*, *Capreolus suessenbornensis*, *Alces latifrons*, *Praemegaceros verticornis*, et également « *Cervus* » *reichenau* et *C. acoronatus* (Franzen et al. 2000) est évidente. Cependant, la majorité des restes dentaires d'éléphantidé est attribuable à *M. meridionalis* ssp. [comm. pers. de H. van Essen (Dieren)]. La faune d'Akhalkalaki (Georgie du Sud) (liste faunique révisée dans Hemmer et al., 2001) est corrélée chronologiquement avec celle de Dorn-Dürkheim 3. *Praemegaceros verticornis*, *Stephanorhinus etruscus/hundsheimensis* et *Equus suessenbornensis* sont présents dans ces deux sites. Une nouvelle campagne de fouille dans la partie supérieure de l'horizon fossilifère d'Akhalkalaki a livré de nouveaux restes de vertébrés. Cette section est de polarité magnétique inverse (Tappe et al., 2002), ce qui implique que les restes fauniques mentionnés plus haut sont également attribuables à la dernière période du magnétochrone de Matuyama.

La longue période qui sépare Untermassfeld de la transition Matuyama/Brunhes est également confirmée par les résultats des recherches sur les restes de mammifères d'Atapuerca (Trinchera Dolina succession, TD) (résumé par Cuenca Bescós et al., 2004), où la transition Matuyama/Brunhes a été indubitablement reconnue dans TD 7 (Parés & Pérez-González 1999). Les restes de bison de ? TD 3 et TD 6 sont plus évolués que le *Bison menneri* d'Untermassfeld. En se basant sur les micro-mammifères, Maul (2001 : 874) conclut qu'Atapuerca TD 5 est plus récent qu'Untermassfeld.

D'autres preuves paléontologiques, qui argumentent l'hypothèse que la faune d'Untermassfeld se situe avant la transition Matuyama/Brunhes, proviennent des hippopotames. Le crâne d'*Hippopotamus amphibius antiquus* d'Untermassfeld (R.-D. Kahlke, 2001c) est plus primitif que le crâne de S. Oreste, que Mazza (1991) place entre Jaramillo et la transition Matuyama/Brunhes.

La possibilité de dater l'âge minimum d'Untermassfeld est encore limitée par l'absence, particulièrement en Europe centrale, de grands assemblages situés dans un intervalle de temps de polarité magnétique inverse entre Jaramillo et la transition Matuyama/Brunhes. Les comparaisons avec les nouvelles découvertes de la Trinchera Dolina, la partie la plus profonde de la Sima del Elefante d'Atapuerca, Barranco León 5, Incarcal, les horizons les plus profonds de Stránská Skála, Akhalkalaki au sud de la Géorgie, et avec la faune du Sud du Tadjikistan de Lahuti 2 (compilation des sites avec liste faunique et références in R.-D. Kahlke, 2001d) peut néanmoins être utile.

La transition Matuyama/Brunhes est datée aux alentours de 780 ka BP (Berggren et al., 1995 ; Shackleton, 1995). Les datations combinées U-séries/ESR ont donné des valeurs en l'âge absolu d'Atapuerca TD 6 (avant la transition Matuyama/Brunhes) de 780 à 886 ka BP (Falguères et al., 1999). La différence d'âge entre Atapuerca TD 6 et TD 5, ainsi que l'intervalle qui, d'après des preuves paléontologiques, sépare ces deux niveaux d'Atapuerca d'Untermassfeld, impliquent qu'un âge minimum de 0.9 Ma peut être approximativement donné à ce dernier site.

L'intervalle de temps situé entre < 1.2 et 0.9 Ma BP, attribué à l'assemblage fossile d'Untermassfeld sur la base des comparaisons effectuées à ce jour, permet un positionnement litho-magnétostratigraphique plus précis du site. Les grands mammifères du site excluent que le passage d'une polarité magnétique inverse à normale observé dans les Sables Fluviaux inférieurs soit corrélé avec la transition Matuyama/Brunhes [C1n (o)]. La transition magnétique qui se trouve juste sous le niveau paléontologique des Sables Fluviaux Inférieurs correspond probablement à la base de la polarité de la subzone Jaramillo [C1r1n (o)] du Pléistocène inférieur. Selon Berggren et al. (1995) et Shackleton (1995 : 243), le subchrone Jaramillo commence à 1.07 Ma BP. Les restes fauniques d'Untermassfeld peuvent donc, être légèrement plus anciens qu'un million d'années. Shackleton (1995) place le stade isotopique marin tempéré (MIS) 31-27 dans la subzone de Jaramillo. Étant donné les caractéristiques lithologiques et magnétiques des Sables Fluviaux contenant les restes paléontologiques d'Untermassfeld, la date la plus probable à laquelle le « fossil lagerstätte » s'est formé est corrélé avec le stade isotopique MIS 31, qui correspond à un intervalle tempéré qui chevauche la base de Jaramillo. Gibbard et al. (1998 : 246) ont corrélé le MIS 31 avec le début du Bavélien (pour des corrélations supplémentaires voir R.-D. Kahlke, 2001d).

6 - LE CONCEPT D'UN BIOCHRONE ÉPI-VILLAFRANCHIEN

Comme il a été déjà exposé, les découvertes effectuées à Untermassfeld documentent un stade évolutif de la faune encore imparfaitement connu en Eurasie, mais distinct des associations de mammifères présentes au Villafranchien supérieur et du Pléistocène inférieur terminal au Pléistocène moyen ancien (Galérien). Grâce à ce caractère très particulier, la faune de grands mammifères d'Untermassfeld – le complexe de mammifères le plus complet connu à ce jour en Europe, mais également sur l'ensemble de la province Paléarctique occidentale, entre 1.2 et 0.9 Ma BP – supporte l'idée qu'une nouvelle unité chronostratigraphique doit être comprise entre les biochrones du Villafranchien (Azzaroli et al., 1988) et du Galérien (Sala et al., 1992). En 1961 déjà, Bourdier a proposé une nouvelle unité formelle, qu'il nomme « Epi-Villafranchien », basée sur les sections géologiques de deux sites français Durfort et Saint-Cosme (Bourdier,

1961 : 245-249). Il a méticuleusement discuté leurs contenus pollinique et malacologique qui révèlent des informations diagnostiques temporelles pour ces deux sections. Il a également reporté la présence de quelques restes de vertébrés. Bourdier a créé ce que nous appelons aujourd'hui un biochrone. Mais, il n'a pas appuyé sa proposition par un nombre de fossile assez convaincant et donc, ceci ne fut suivi que par une minorité de paléontologue des vertébrés. Depuis les années 1990, lorsque l'assemblage fossile d'Untermassfeld s'est enrichi, l'Epi-Villafranchien a regagné quelques considérations (e.g., Unger & R.-D. Kahlke, 1995; R.-D. Kahlke, 1999, 2000, 2001d, 2002; Hemmer, 2001, ce volume).

Si l'Epi-Villafranchien peut être résumé à un biochrone *sensu* Lindsay (1990 : 5-6; suivant Hedberg, 1976) et Steininger & Piller (1999), l'utilisation de ce terme doit se baser sur une définition améliorée. Le nombre important des données paléontologiques pour chaque taxon de grands mammifères discutées plus haut, est proposé comme devant être pris en considération. Plus particulièrement l'association *Bison menneri* / *Eucladoceros giulii* / *Cervus s.l. nestii vallonnetensis* / *Capreolus cusanoideus* / *Stephanorhinus hundsheimensis* (fig. 3-5), qui peut être appelée 'association à *Bison menneri*-*Eucladoceros giulii*', fournira une base appropriée pour améliorer la définition du biochrone de l'Epi-Villafranchien («*Bison menneri*-*Eucladoceros giulii*-assemblage chron»). Les taxons cités de l'assemblage d'Untermassfeld ont été largement décrits et figurés par Sher (1997) et H.-D. Kahlke (1997, 2001a, 2001b). En Europe (et également dans une grande partie de l'Asie), les éléments typiques de ce biochrone, bien que moins significatifs stratigraphiquement, sont *Alces carnutorum*, *Panthera onca gombaszoegensis*, *Acinonyx pardinensis pleistocaenicus*, *Megantereon cultridens adroveri*, *Puma pardoides*, *Pachycrocuta brevirostris*, *Ursus* cf. *dolnensis*, *Canis (Xenocyon) lycaonoides*, et *Canis mosbachensis*. Pendant cet intervalle de temps correspondant à l'Epi-Villafranchien, certains d'entre eux montrent des stades évolutifs significatifs. L'assemblage fossile d'Untermassfeld, qui rétablit le biochrone de Bourdier, peut être considéré comme une référence pour les faunes de grands mammifères de l'Epi-Villafranchien.

7 - LE CONTEXTE CLIMATIQUE

Le renouvellement faunique de l'Epi-Villafranchien, mieux connu maintenant grâce à Untermassfeld, nécessite d'être observé à une échelle plus globale. Azzaroli (1995 : 312ff.) a déjà montré, que malgré plusieurs stades tempérés marqués, les indications d'une tendance généralement fraîche et d'un accroissement des conditions climatiques continentales sont présentes sur l'ensemble de l'Eurasie entre 1.2 et 0.9 Ma BP. Les analyses des dépôts de loess et des séquences polliniques, en particulier, suggèrent plutôt des changements importants des conditions écologiques régionales. A cette période, l'Afrique subtropicale est également caractérisée par des changements significatifs de la variabilité du climat (deMenocal

& Bloemendal, 1995). Le site 677 (MIS 36-22) de l'Océan Drilling Program (ODP) montre l'accroissement de l'amplitude des valeurs de $\delta^{18}\text{O}$, même si le lieu de sondage est situé proche de l'équateur dans l'est de l'océan Pacifique (Shackleton, 1995). Des changements similaires ont été observés dans le site ODP 659 en Afrique du nord-ouest et dans le site 607 de la partie centrale de l'océan Atlantique subarctique (Tiedemann *et al.*, 1994 : fig. 3). En général, l'intervalle de temps de 1.2-0.9 Ma qui est une phase tardive, de périodicité de 41 ka dans l'enregistrement climatique global, montre une fluctuation remarquable des valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ comparée à l'enregistrement du magnétochrone de Matuyama (cf. Raymo & Nisancioglu, 2003 : Fig. 1; Lisiecki & Raymo, 2005 : Fig. 4). L'Epi-Villafranchien se caractérise par une augmentation de l'instabilité climatique qui a finalement créé les prémices écologiques pour la migration des premiers hominidés en Europe. Un renouvellement faunique, qui mène jusqu'aux grands mammifères du Pléistocène moyen ancien (Galérien), a commencé à la toute fin du Pléistocène inférieur terminal entre 0.9 et 0.8 Ma BP.

REMERCIEMENTS

Pour les discussions, instructions et le support professionnel sur des aspects spécifiques, je suis reconnaissant à Dr N. Garcia (Madrid), H. v. Essen (Dieren), Prof. Dr H. Hemmer (Mayence), Dr F. Lacombat (Weimar), Prof. D. A. M. Lister (Londres), Dr L. C. Maul (Weimar) et Prof. Dr F. F. Steininger (Frankfort a. M.). Je tiens également à remercier les correcteurs Dr P. Auguste et Dr Argant pour les remarques et conseils qui ont amélioré ce travail. Des remerciements spéciaux sont adressés à Dr P. Mazza (Florence) pour ses remarques constructives sur une version antérieure de ce travail. T. Korn et G. Utschig (Weimar) ont participé à l'élaboration des photographies et de l'édition des figures. Les fouilles d'Untermassfeld sont financées par l'Institut de Recherche Senckenberg, par le Freistaat Thüringen (Allemagne) et la ville de Meiningen.

Traduction : F. Lacombat.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABBAZZI L., 2004** - Remarks on the validity of the generic name *Praemegaceros* Portis 1920, and an overview on *Praemegaceros* species in Italy. *Rendiconti Lincei Scienze Fisiche e Naturali*, Serie 9, **15** (2), 115-132.
- AGUSTI J. 1991** - The *Allophaiomys* Complex in Southern Europe. *Geobios*, **25** (1), 133-144.
- AGUSTI J., & MOYÀ-SOLÀ S., 1992** - Mammalian dispersal events in the Spanish Pleistocene. In W. von Koenigswald & L. Werdelin (eds.), *Mammalian Migration and Dispersal Events in the European Quaternary*. Courier Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt a. M., **153**, 69-77.
- AGUSTI J., & MOYÀ-SOLÀ S., 1998** - The Early Pleistocene mammal turnover in Spain: evidence against an "End-Villafranchian" event. In T. van Kolfschoten & P.L. Gibbard (eds.), *The Dawn of the Quaternary. Proceedings of the SEQS-EuroMam symposium 1996*. Mededelingen Nederlands Instituut voor Toegepaste Geowetenschappen TNO, Haarlem, **60**, 513-519.

- AZZAROLI A., 1983** - Quaternary mammals and the "end-Villafranchian" dispersal event – a turning point in the history of Eurasia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **44**, 117-139.
- AZZAROLI A., 1992** - The cervid genus *Pseudodama* n. g. in the Villafranchian of Tuscany. *Palaeontographia Italica*, **79**, 1-14.
- AZZAROLI A., 1995** - The "Elephant-Equus" and the "End-Villafranchian" Events in Eurasia. In E. S. Vrba, G.H. Denton, T.C. Partridge & L.H. Burckle (eds.), *Paleoclimate and Evolution, with Emphasis on Human Origins*. Yale University Press, New Haven, London, 311-318.
- AZZAROLI A., GIULI C. de, FICCARELLI G., & TORRE, D., 1988** - Late Pliocene to early mid-Pleistocene mammals in Eurasia: faunal succession and dispersal events. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **66**, 77-100.
- BEDEN M., BONIS L. de, BRUNET M., & TOURNEPICHE J.-F. (1984)** - Première découverte d'un félin machairodonte dans le Pléistocène moyen des Charentes. *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, **298**, II (6), 241-244.
- BERGGREN W.A., KENT D.V., SWISHER C.C., & AUBRY M.-P., 1995** - A Revised Cenozoic Geochronology and Chronostratigraphy. In W.A. Berggren, D.V. Kent, M.-P. Aubry & J. Hardenbol (eds.), *Geochronology, Time Scales and Global Stratigraphic Correlation*. Society of Sedimentary Geology Special Publications, Tulsa, **54**, 131-212.
- BONIFAY M.-F., 1971** - Carnivores quaternaires du Sud-Est de la France. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Nouvelle Série, Série C, Sciences de la Terre*, **21** (2), 43-377.
- BOURDIER F., 1961** - *Le Bassin du Rhône au Quaternaire. Géologie et préhistoire. Tome I. Texte*. Centre National de la Recherche Scientifique, Paris, 364 p.
- BREDA M., & MARCHETTI M., 2005** - Systematical and biochronological review of Plio-Pleistocene Alceini (Cervidae; Mammalia) from Eurasia. *Quaternary Science Reviews*, **24** (5-6), 775-805.
- BRUGAL J.-P., 1995** - Le bison (Bovidae, Artiodactyla) du Pléistocène moyen ancien de Durfort (Gard, France). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, 4ème série*, **16** (C 2-4), 349-381.
- BRUGAL J.-P., & CROITOR R., 2004** - New insights concerning Lower Pleistocene cervids and bovids in Europe: dispersal and correlation. In L.C. Maul, & R.-D. Kahlke (eds.), *Late Neogene and Quaternary biodiversity and evolution: Regional developments and interregional correlations. Conference Volume. 18th International Senckenberg Conference. VI International Palaeontological Colloquium in Weimar. Weimar (Germany), 25th - 30th April, 2004*. Terra Nostra, Berlin, **2004** (2), 84-85.
- BUKHSIANDIZE M., 2005** - *The Fossil Bovidae of Dmanisi*. Thèse de Doctorat, Università degli Studi di Ferrara, Dipartimento delle Risorse Naturali e Culturali, Ferrara, 192 p.
- CALOI L., & PALOMBO M. R., 1995** - Late Early Pleistocene mammal faunas of Italy: Biochronological problems. *Il Quaternario*, **8** (2), 391-402.
- CUENCA BESCÓS G., GARCIA N., & MADE J. van der, 2004** - Fossil mammals of the Lower to Middle Pleistocene site of Trinchera Dolina, Atapuerca (Burgos, Spain). In E. Baquedano & S. Rubio Jara (eds.), *Zona Arqueológica, Miscelánea en homenaje a Emiliano Aguirre, Volumen II, Paleontología*. Museo Arqueológico Regional Madrid, Alcalá de Henares, 140-149.
- De MENOCA P. B., & BLOEMENDAL J., 1995** - Plio-Pleistocene Climatic Variability in Subtropical Africa and the Paleoenvironment of Hominid Evolution: A Combined Data-Model Approach. In E.S. Vrba, G.H. Denton, T.C. Partridge & L.H. Burckle (eds.), *Paleoclimate and Evolution, with Emphasis on Human Origins*. Yale University Press, New Haven, London, 262-288.
- DIETRICH W. O., 1965** - Fossile Elefantenzähne von Voigtstedt in Thüringen. *Paläontologische Abhandlungen A, Paläozoologie*, **2** (2/3), 521-536 + pls. XXXII-XXXV.
- DUBROVO I. A., 2001** - Remains of Elephantidae from the Lower Pleistocene site of Untermaßfeld. In R.-D. Kahlke (ed.), *Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen), Teil 2*. Monographien des Römisch-Germanischen Zentralmuseums Mainz, Bonn, **40** (2), 589-605 + pls. 95-101.
- ELLENBERG J., 1968** - *Die geologisch-geomorphologische Entwicklung des südwest-thüringischen Werragebietes im Pliozän und Quartär*. Thèse de Doctorat, Friedrich-Schiller-Universität, Jena, 188 p.
- ELLENBERG J., & KAHLKE R.-D., 1997** - Die quartärgeologische Entwicklung des mittleren Werratal und der Bau der unterpleistozänen Komplexfundstelle Untermaßfeld. In R.-D. Kahlke (ed.), *Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen), Teil 1*. Monographien des Römisch-Germanischen Zentralmuseums Mainz, Bonn, **40** (1), 29-62 + pls. 1-18.
- FALGUÈRES C., BAHAIN J.-J., YOKOYAMA Y., ARSUAGA J. L., BERMÚDEZ DE CASTRO J. M., CARBONELL E., BISCHOFF J.-L., & DOLO J.-M., 1999** - Earliest humans in Europe: the age of TD6 Gran Dolina, Atapuerca, Spain. *Journal of Human Evolution*, **37** (3/4), 343-352.
- FEJFAR O., & HEINRICH W.-D., 1990** - Muroid Rodent Biochronology of the Neogene and Quaternary in Europe. In E.H. Lindsay, V. Fahlbusch, & P. Mein (eds.), *European Neogene Mammal Chronology*. NATO ASI Series A, Life Sciences, Plenum Press, New York, London, **180**, 91-117.
- FORSTÉN A., 1998** - *Equus* species as stratigraphic markers. Reality or wishful thinking? *Quaternary Science Reviews*, **17**, 1097-1100.
- FORTELIUS M., MAZZA P., & SALA B., 1993** - *Stephanorhinus* (Mammalia: Rhinocerotidae) of the western European Pleistocene, with a revision of *S. etruscus* (Falconer, 1868). *Palaeontographia Italica*, **80**, 63-155.
- FRANZEN J. L., GLIOZZI E., JELLINEK T., SCHOLGER R., & WEIDENFELLER M., 2000** - Die spätaltpleistozäne Fossilagerstätte Dorn-Dürkheim 3 und ihre Bedeutung für die Rekonstruktion der Entwicklung des rheinischen Flußsystems. *Senckenbergiana lethaea*, **80** (1), 305-353.
- GARCIA N., 2004** - New results on the remains of Ursidae from Untermaßfeld: comparisons with *Ursus dolinensis* from Atapuerca and other Early and Middle Pleistocene sites. In L.C. Maul, & R.-D. Kahlke (eds.), *Late Neogene and Quaternary biodiversity and evolution: Regional developments and interregional correlations*. Conference Volume. 18th International Senckenberg Conference. VI International Palaeontological Colloquium in Weimar. Weimar (Germany), 25th - 30th April, 2004. Terra Nostra, Berlin, **2004** (2), 112-113.
- GARCIA N., & ARSUAGA J.-L. 1999** - Carnivores from the Early Pleistocene hominid-bearing Trinchera Dolina 6 (Sierra de Atapuerca, Spain). *Journal of Human Evolution*, **37** (3/4), 415-430.
- GERAADS D., 1983** - Artiodactyles (Mammalia) du Pléistocène de Vergranne (Doubs). In M. Campy (dir.), *L'Aven de Vergranne (Doubs). Un site du pléistocène moyen à Hominidé*. Annales Scientifiques de l'Université de Besançon, 4 Série, Besançon, **5**, 69-81.
- GIBBARD P.L., ZALASIEWICZ J.A., & MATHERS S.J., 1998** - Stratigraphy of the marine Plio-Pleistocene crag deposits of East Anglia. In T. van Kolfschoten & P.L. Gibbard (eds.), *The Dawn of the Quaternary. Proceedings of the SEQS-EuroMam symposium 1996*. Mededelingen Nederlands Instituut voor Toegepaste Geowetenschappen TNO, Haarlem, **60**, 239-262.
- GUÉRIN C., & FAURE M., 1997** - The Wild Boar (*Sus scrofa priscus*) from the Post-Villafranchian Lower Pleistocene of Untermaßfeld. In R.-D. Kahlke (ed.), *Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen), Teil 1*. Monographien des Römisch-Germanischen Zentralmuseums Mainz, Bonn, **40** (1), 375-383 + pls. 63-67.
- HEDBERG H.D. (ed.), 1976** - *International Stratigraphic Guide*. John Wiley & Sons, New York, 200 p.
- HEMMER H., 2001** - Die Feliden aus dem Epivillafranchium von Untermaßfeld. In R.-D. Kahlke (ed.), *Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen), Teil 3*. Monographien des Römisch-Germanischen Zentralmuseums Mainz, Bonn, **40** (3), 699-782 + pls. 132-143.
- HEMMER H., KAHLKE R.-D., & KELLER T., 2003** - *Panthera onca gombaszoegensis* (KRETZOL, 1938) from the Early Middle Pleistocene Mosbach Sands (Wiesbaden, Hessen, Germany) - A contribution to the knowledge of the variability and history of the dispersal of the jaguar. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **229** (1), 31-60.
- HEMMER H., KAHLKE R.-D., & VEKUA A. K., 2001** - The Jaguar - *Panthera onca gombaszoegensis* (KRETZOL, 1938) (Carnivora: Felidae) in the late Lower Pleistocene of Akhalkalaki (South Georgia; Transcaucasia) and its evolutionary and ecological significance. *Géobios*, **34** (4), 475-486.
- HEMMER H., KAHLKE R.-D., & VEKUA A.K., 2004** - The Old World puma - *Puma pardoides* (OWEN, 1846) (Carnivora: Felidae) - in the Lower Villafranchian (Upper Pliocene) of Kvabebi (East Georgia, Transcaucasia) and its evolutionary and biogeographical significance. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **233** (2), 197-231.
- JÁNOSSY D., 1986** - *Pleistocene vertebrate faunas of Hungary*. Akadémiai Kiadó, Budapest, 208 p.
- KAHLKE H.-D., 1990** - On the Evolution, Distribution and Taxonomy of Fossil Elk/Moose. *Quartärpaläontologie*, **8**, 83-106.
- KAHLKE H.-D., 1995** - Ein fossiler Elch-Fund aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld in Thüringen (Mitteldeutschland). *Quartär*, **45/46**, 227-235.
- KAHLKE H.-D., 1997** - Die Cerviden-Reste aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld. In R.-D. Kahlke (ed.), *Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen), Teil 1*. Monographien des Römisch-Germanischen Zentralmuseums Mainz, Bonn, **40** (1), 181-275 + pls. 34-44.

- KAHLKE H.-D., 2001a** - Neufunde von Cerviden-Resten aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld. In R.-D. Kahlke (ed.), *Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen), Teil 2*. Monographien des Römisch-Germanischen Zentralmuseums Mainz, Bonn, **40** (2), 461-482 + pls. 72-76.
- KAHLKE H.-D., 2001b** - Die Rhinocerotiden-Reste aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld. In R.-D. Kahlke (ed.), *Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen), Teil 2*. Monographien des Römisch-Germanischen Zentralmuseums Mainz, Bonn, **40** (2), 501-555 + pls. 77-91.
- KAHLKE R.-D. (ed.), 1997a** - *Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen)*. Teil 1. Monographien des Römisch-Germanischen Zentralmuseums Mainz, Bonn, **40** (1), I-VI + 1-418 + pls. 1-67.
- KAHLKE R.-D., 1997b** - Die Hippopotamus-Reste aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld. In R.-D. Kahlke (ed.), *Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen), Teil 1*. Monographien des Römisch-Germanischen Zentralmuseums Mainz, Bonn, **40** (1), 277-374 + pls. 45-62.
- KAHLKE R.-D., 1999** - *The History of the Origin, Evolution and Dispersal of the Late Pleistocene Mammuthus-Coelodonta Faunal Complex in Eurasia (Large Mammals)*. Fenske, Rapid City, 219 p.
- KAHLKE R.-D., 2000** - The Early Pleistocene (EpiVillafranchian) Faunal Site of Untermaßfeld (Thuringia, Central Germany) - Synthesis of new results. In D. Lordkipanidze, M. Otte & O. Bar-Yosef (eds.), *Early Humans at the Gates of Europe. Proceedings of the first international symposium. Dmanisi, Tbilisi (Georgia), Septembre 1998*. Etudes et Recherches Archéologiques de l'Université de Liège, Liège **92**, 123-138.
- KAHLKE R.-D. (ed.), 2001a**, - *Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen)*. Teil 2. Monographien des Römisch-Germanischen Zentralmuseums Mainz, Bonn, **40** (2), I-VIII + 419-698 + pls. 68-131 + suppl. 1.
- KAHLKE R.-D. (ed.), 2001b** - *Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen)*. Teil 3. Monographien des Römisch-Germanischen Zentralmuseums Mainz, Bonn, **40** (3), I-VI + 699-1030 + pls. 132-151 + suppl. 1-15.
- KAHLKE R.-D., 2001c** - Schädelreste von Hippopotamus aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld. In R.-D. Kahlke (ed.), *Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen), Teil 2*. Monographien des Römisch-Germanischen Zentralmuseums Mainz, Bonn, **40** (2), 483-500 + pls. 77-78.
- KAHLKE R.-D., 2001d** - Die unterpleistozäne Komplexfundstelle Untermaßfeld - Zusammenfassung des Kenntnisstandes sowie synthetische Betrachtungen zu Genesemodell, Paläoökologie und Stratigraphie. In R.-D. Kahlke (ed.), *Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen), Teil 3*. Monographien des Römisch-Germanischen Zentralmuseums Mainz, Bonn, **40** (3), 931-1030 + suppl. 1-15.
- KAHLKE R.-D., 2002** - The late Lower Pleistocene (EpiVillafranchian) faunal site of Untermaßfeld. In R.A. Meyrick & D.C. Schreve (eds.), *The Quaternary of Central Germany (Thuringia & Surroundings), Field Guide*. Quaternary Research Association, London, 97-114.
- KAHLKE, R.-D., 2006** - *Untermaßfeld. A late Early Pleistocene (EpiVillafranchian) fossil site near Meiningen (Thuringia, Germany) and its position in the development of the European mammal fauna*. BAR International Series, **1578**, Oxford, 141 p. + 15 foldouts.
- KAHLKE R.-D., & GAUDZINSKI S., 2005** - The blessing of a great flood: differentiation of mortality patterns in the large mammal record of the Lower Pleistocene fluvial site of Untermaßfeld (Germany) and its relevance for the interpretation of faunal assemblages from archaeological sites. *Journal of Archaeological Science*, **32**, 1202-1222.
- KOENIGSWALD W. von, & KOLFSCHOTEN T. van, 1996** - The *Miomys-Arvicola* boundary and the enamel thickness quotient (SDQ) of *Arvicola* as stratigraphic markers in the Middle Pleistocene. In C. Turner (ed.), *The early Middle Pleistocene in Europe, Proceedings of the SEQS Cromer Symposium Norwich / United Kingdom, 3 - 7 September 1990*. Balkema, Rotterdam, Brookfield, 211-226.
- KURTÉN B., 1968** - *Pleistocene Mammals of Europe*. Weidenfeld & Nicolson, London, 317 p.
- LINDSAY, E. H., 1990** - The setting. In E.H. Lindsay, V. Fahlbusch & P. Mein (eds.), *European Neogene Mammal Chronology*. NATO ASI Series A, Life Sciences, Plenum Press, New York, London, **180**, 1-14.
- LISIECKI L. E., & RAYMO M. E., 2005** - A Pliocene-Pleistocene stack of 57 globally distributed benthic $\delta^{18}\text{O}$ records. *Paleoceanography*, **20**, PA1003, doi:10.1029/2004PA001071.
- LISTER A. M., 1996** - Evolution and taxonomy of Eurasian mammoths. In J. Shoshani, & P. Tassy (eds.), *The Proboscidea. Evolution and Palaeoecology of Elephants and Their Relatives*, Oxford University Press, Oxford etc., 203-213.
- LISTER A. M., SHER, A.V., ESSEN H. van, & WEI G., 2005** - The pattern and process of mammoth evolution in Eurasia. *Quaternary International*, **126-128**, 49-64.
- MADE J. van der, 1999** - Ungulates from Atapuerca TD6. *Journal of Human Evolution*, **37** (3/4), 389-413.
- MASINI F., FICCARELLI G., & TORRE D., 1994** - Late Villafranchian and the Earliest Galerian mammal faunas from some intermontane basins of north-central Italy. *Memorie della Società Geologica Italiana*, **48**, 381-389.
- MAUL L., 2001** - Die Kleinsäugerreste (Insectivora, Lagomorpha, Rodentia) aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld. In R.-D. Kahlke (ed.), *Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen), Teil 3*. Monographien des Römisch-Germanischen Zentralmuseums Mainz, Bonn, **40** (3), 783-887 + pls. 144-145.
- MÄUSER M., 1987** - Geologische und paläontologische Untersuchungen an der altpleistozänen Säugetier-Fundstelle Würzburg-Schalksburg. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen A*, **11**, 1-78.
- MAZZA P., 1991** - Interrelations between Pleistocene hippopotami of Europe and Africa. *Bollettino della Società Paleontologia Italiana*, **30** (2), 153-186.
- MAZZA P., 1995** - New evidence on the Pleistocene hippopotamuses of Western Europe. *Geologica Romana*, **31**, 61-241.
- MAZZA P., & RUSTIONI M. 1992** - Morphometric revision of the Eurasian species *Ursus etruscus* Cuvier. *Palaeontographia Italica*, **79**, 101-146.
- MOYÀ-SOLÀ S., AGUSTI J., GIBERT J., & VERA J.A. (eds.), 1987** - *Geologia y Paleontologia del Pleistoceno inferior de Venta Micena*. Paleontologia i Evolució, Memòria especial, **1**, Sabadell, 295 p.
- MUSIL R., 2001a** - Die Equiden-Reste aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld. In R.-D. Kahlke (ed.), *Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen), Teil 2*. Monographien des Römisch-Germanischen Zentralmuseums Mainz, Bonn, **40** (2), 557-587 + pls. 92-94.
- MUSIL R., 2001b** - Die Ursiden-Reste aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld. In R.-D. Kahlke (ed.), *Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen), Teil 2*. Monographien des Römisch-Germanischen Zentralmuseums Mainz, Bonn, **40** (2), 633-658 + pls. 114-120.
- PALOMBO M. R., 2004** - The evolution of herbivore and carnivore guilds in Italy from the late Neogene to the late Pleistocene. In L.C. Maul & R.-D. Kahlke (eds.), *Late Neogene and Quaternary biodiversity and evolution: Regional developments and interregional correlations*. Conference Volume. 18th International Senckenberg Conference. VI International Palaeontological Colloquium in Weimar. Weimar (Germany), 25th - 30th April, 2004. Terra Nostra, Berlin, **2004** (2): 98-99.
- PARÉS J.M., & PÉREZ-GONZÁLEZ A., 1999** - Magnetostratigraphy and stratigraphy at Gran Dolina section, Atapuerca (Burgos, Spain). *Journal of Human Evolution*, **37** (3/4), 325-342.
- PFEIFFER T., 1998** - *Capreolus suessenbornensis* KAHLKE 1956 (Cervidae, Mammalia) aus den Mosbach-Sanden (Wiesbaden-Biebrich) mit einem Beitrag zur Stellung der Rehe im System pleistozäner und holozäner Cerviden. *Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv*, **36**, 47-76.
- RAYMO M. E., & NISANCIOLU K., 2003** - The 41 kyr world: Milankovitch's other unsolved mystery. *Paleoceanography*, **18**, 1011, doi:10.1029/2002PA000791.
- ROEBROEKS W., & KOLFSCHOTEN T. van, 1995** - The earliest occupation of Europe: a reappraisal of artefactual and chronological evidence. In W. Roebroeks & T. van Kolfschoten, (eds.), *The Earliest Occupation of Europe. Proceedings of the European Science Foundation Workshop at Tautavel (France), 1993*. University of Leiden, Leiden, 297-315.
- ROOK L., & TORRE D., 1996** - The latest Villafranchian - early Galerian small dogs of the Mediterranean area. In A. Nadachowski & L. Werdelin (eds.), *Neogene and Quaternary Mammals of the Palaearctic. Papers in mammal palaeontology honoring Kazimierz Kowalski*. Acta zoologica cracoviensia, Kraków, **39** (1), 427-434.
- SALA B., 1987** - *Bison schoetensacki* Freud. from Isernia la Pineta (early Mid-Pleistocene - Italy) and revision of the European species of bison. *Palaeontographia Italica*, **74**, 113-170.
- SALA B., MASINI F., FICCARELLI G., ROOK L., & TORRE D., 1992** - Mammal dispersal events in the Middle and Late Pleistocene of Italy and Western Europe. In W. von Koenigswald & L. Werdelin (eds.), *Mammalian Migration and Dispersal Events in the European Quaternary*. Frankfurt a. M., Courier Forschungsinstitut Senckenberg, **153**, 59-68.

- SARDELLA, R., 1998** - The Plio-Pleistocene Old World dirk-toothed cat *Megantereon* ex gr. *cultridens* (Mammalia, Felidae, Machairodontinae), with comments on taxonomy, origin and evolution. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **207** (1), 1-36.
- SHACKLETON N. J., 1995** - New Data on the Evolution of Pliocene Climatic Variability. In E.S. Vrba, G.H. Denton, T.C. Partridge & L.H. Burckle (eds.), *Paleoclimate and Evolution, with Emphasis on Human Origins*. Yale University Press, New Haven, London, 242-248.
- SHERA.V., 1997** - An Early Quaternary Bison population from Untermaßfeld: *Bison menneri* sp. nov. In R.-D. Kahlke (ed.), *Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen), Teil 1*. Monographien des Römisch-Germanischen Zentralmuseums Mainz, Bonn, **40** (1), 101-180 + pls. 22-33.
- SOTNIKOVA M.V., 2001** - Remains of Canidae from the Lower Pleistocene site of Untermaßfeld. In R.-D. Kahlke (ed.), *Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen), Teil 2*. Monographien des Römisch-Germanischen Zentralmuseums Mainz, Bonn, **40** (2), 607-632 + pls. 102-113.
- SOTO E., 1987** - Grandes herbívoros del Pleistoceno medio de la Trincherera del Ferrocarril de Atapuerca (Burgos, España). In E. Aguirre, E. Carbonell & J.M. Bermudez de Castro (eds.), *El hombre fósil de Ibeas y el Pleistoceno de la Sierra de Atapuerca*. Junta de Castilla y Leon, Valladolid, 92-116.
- STEININGER F.F., & PILLER W.E. (eds.), 1999** - Empfehlungen (Richtlinien) zur Handhabung der stratigraphischen Nomenklatur. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **209**, 1-19.
- TAPPEN M., ADLER D.S., FERRING C.R., GABUNIA M., VEKUA A., & SWISHER III C.C., 2002** - Akhalkalaki: The Taphonomy of An Early Pleistocene Locality in the Republic of Georgia. *Journal of Archaeological Science*, **29**, 1367-1391.
- THENIUS E., 1954** - Gepardreste aus dem Altquartär von Hundsheim in Niederösterreich. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, **1954**, 225-238.
- TIEDEMANN R., SARNTHEIN M., & SHACKLETON N.J., 1994** - Astronomic timescale for the Pliocene Atlantic $\delta^{18}\text{O}$ and dust flux records of Ocean Drilling Program site 659. *Paleoceanography*, **9** (4), 619-638.
- TORRES T., LLAMAS J. F., CANOIRA L., GARCÍA-ALONSO P., GARCÍA-CORTÉS A., & MANSILLA H., 1997** - Amino acid chronology of the Lower Pleistocene deposits of Venta Micena (Orce, Granada, Andalusia, Spain). *Organic Geochemistry*, **26** (1/2), 85-97.
- TURNER A., 1992** - Villafranchian-Galerian larger carnivores of Europe: dispersions and extinctions. In W. von Koenigswald, & L. Werdelin (eds.), *Mammalian Migration and Dispersal Events in the European Quaternary*. Courier Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt a. M., **153**, 153-160.
- TURNER A., 1999** - Larger carnivores (Mammalia, Carnivora) from Westbury Cave. In P. Andrews, J. Cook, A. Curren & C. Stringer (eds.), *Westbury Cave. The Natural History Museum Excavations 1976-1984*. Western Academic & Specialist Press, Bristol, 175-193.
- TURNER A., & ANTÓN M., 1996** - The Giant Hyaena, *Pachycrocuta brevirostris* (Mammalia, Carnivora, Hyaenidae). *Géobios*, **29** (4), 455-468.
- TURNER E., 1990** - Middle and Late Pleistocene Macrofaunas of the Neuwied Basin Region (Rhineland-Palatinate) of West Germany. *Jahrbuch des Römisch-Germanischen Zentralmuseums Mainz*, **37**, 135-403 + pls. 15-32.
- UNGER K. P., & KAHLKE R.-D., 1995** - Thüringen. In L. Benda (ed.), *Das Quartär Deutschlands*. Gebrüder Borntraeger, Berlin, Stuttgart, 199-219.
- WIEGANK F., 1997** - Paläomagnetische Charakteristik des Unterpleistozäns von Untermaßfeld. In R.-D. Kahlke (ed.), *Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen), Teil 1*. Monographien des Römisch-Germanischen Zentralmuseums Mainz, Bonn, **40** (1), 63-69.
- ZAGWIJN W. H., & JONG J. de, 1984** - Die Interglaziale von Bavel und Leerdam und ihre stratigraphische Stellung im niederländischen Früh-Pleistozän. *Mededelingen Rijks Geologische Dienst*, **37** (3, S. J. Dijkstra Memorial Volume), 155-169.