



PALEO

Revue d'archéologie préhistorique

13 | 2001

Varia

Étude préliminaire des cerfs du gisement pléistocène inférieur de Ceysaguet (Haute-Loire)

Preliminary data on fossil deer from inferior Pleistocene of Ceysaguet (Haute-Loire)

Roman Croitor et Marie-Francoise Bonifay



Édition électronique

URL : <http://journals.openedition.org/paleo/1011>

DOI : 10.4000/paleo.1011

ISSN : 2101-0420

Éditeur

SAMRA

Édition imprimée

Date de publication : 14 décembre 2001

Pagination : 129-144

ISSN : 1145-3370

Référence électronique

Roman Croitor et Marie-Francoise Bonifay, « Étude préliminaire des cerfs du gisement pléistocène inférieur de Ceysaguet (Haute-Loire) », *PALEO* [En ligne], 13 | 2001, mis en ligne le 26 mai 2010, consulté le 07 juillet 2020. URL : <http://journals.openedition.org/paleo/1011> ; DOI : <https://doi.org/10.4000/paleo.1011>

Ce document a été généré automatiquement le 7 juillet 2020.



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

Étude préliminaire des cerfs du gisement pléistocène inférieur de Ceyssaguet (Haute-Loire)

Preliminary data on fossil deer from inferior Pleistocene of Ceyssaguet (Haute-Loire)

Roman Croitor et Marie-Francoise Bonifay

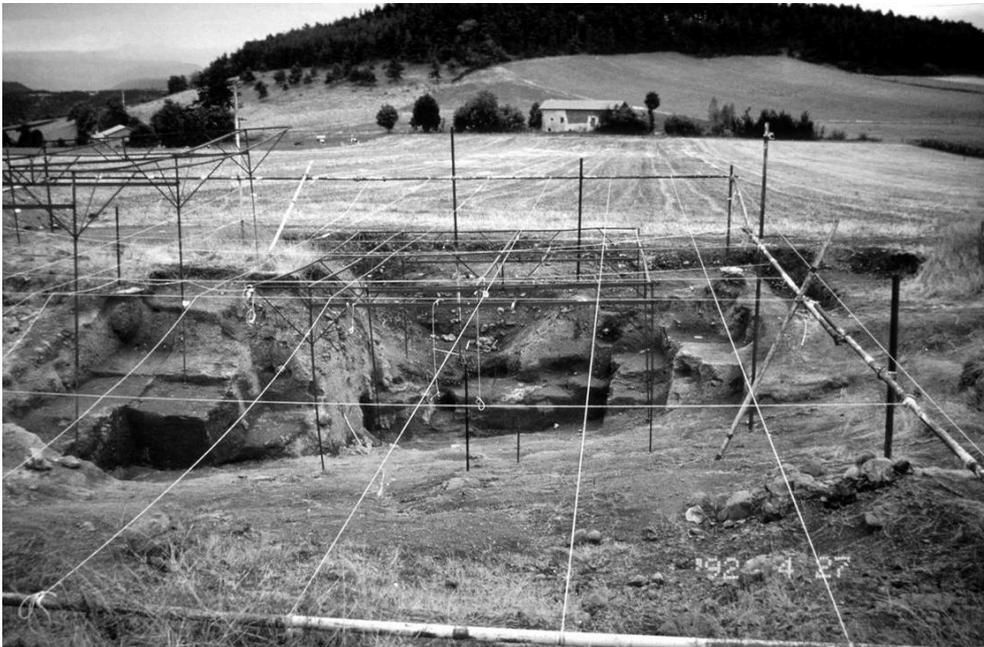
- 1 Le site de Ceyssaguet (Haute Loire) est anciennement connu par des ramassages de surface et les fossiles recueillis font partie des collections du Musée National d'Histoire Naturelle (Paris) ; le gisement est cité pour la première fois dans des travaux parus à la fin du siècle dernier (M. Boule, 1889) et l'étude ne porte que sur trois demi-mandibules de *Canis*.
- 2 Les fouilles entreprises sous la responsabilité de l'un d'entre nous (MF. B.) entre 1982 et 1997, ont permis d'exhumer une masse importante de fossiles (plus de 15000), tous répertoriés avec leurs coordonnées et systématiquement portés sur plan. En fait, le gisement de Ceyssaguet est actuellement un des très rares sites ayant livré des faunes villafranchiennes terminales qui ait été fouillé de façon moderne (MF. Bonifay, 1991). Depuis fin 1997, les faunes sont à l'étude et peu à peu apparaît une image de plus en plus nette de l'environnement contemporain liée à une meilleure connaissance des différents groupes.

Aperçu sur la géologie et la chronologie du site

- 3 En Europe, les sites villafranchiens sont groupés principalement sur les régions sud : Italie, Espagne, sud de la Russie, plus exceptionnellement et ponctuellement sud de l'Angleterre et de la Hollande. Les faunes contemporaines du déclin de cet ensemble biostratigraphique sont rares : en Italie, où les paléontologues les ont initialement reconnues, il n'y a jamais eu de fouilles systématiques et en Espagne, seuls un ou deux niveaux correspondent à cette période (MF. Bonifay, 1995) .

- 4 Le gisement de Ceysaguet (fig. 1) est situé dans le Massif central français sur la pente extérieure d'un volcan dont la dernière explosion a été datée par Potassium/Argon de 1.3 Ma par le Laboratoire de Tephrochronologie de la Faculté des Sciences de Clermont-Ferrand ; cet âge absolu le situe à la fin de l'épisode biostratigraphique des faunes villafranchiennes qui sont connues en Velay depuis 2.4 Ma. Pour des raisons stratigraphiques - les faunes n'étant pas déposées directement sur le basalte daté - on peut estimer l'âge des niveaux fossilifères à 1.2 Ma. L'association animale représentée est une association villafranchienne que l'on pouvait croire, jusqu'à cette étude, relativement pauvre en espèces d'Artiodactyles.
- 5 Le sédiment des niveaux fossilifères est un loess dégradé dont le dépôt s'est effectué dans un sillon peu à peu élargi en gorge par l'eau s'échappant du lac de cratère.

Figure 1 - Le site de Ceysaguet : les loess en cours de fouilles.
 Figure 1 - The site of Ceysaguet: excavations in loessic sediment.



- 6 Les loess sont des sédiments très particuliers caractéristiques de climats assez froids mais surtout secs et venteux, dont l'origine se trouve dans les grandes plaines sans végétation du nord de l'Europe. Ils se sont déposés sur le flanc du volcan après la rupture de pente formée par le sommet du cratère actuellement érodé.
- 7 Ceysaguet est le seul site européen, avec certains niveaux de Saint Vallier (Drôme) d'âge plus ancien, à fournir des faunes villafranchiennes contemporaines d'un environnement loessique.
- 8 L'association villafranchienne représentée à Ceysaguet est riche en espèces mais elle dominée par deux populations, celle des Cervidés et celle des Chevaux.
- 9 Les Carnivores comme les restes d'éléphants sont rares ; les premiers sont qualitativement bien représentés puisque la majorité des espèces villafranchiennes sont présentes : le loup archaïque (*Canis etruscus*), un Renard, l'Hyène (*Crocota perrieri*), le Lynx (*Lynx issiodorensis*), le Guépard (*Acinonyx*), un Machairodonte et deux Ours dont l'un est *Ursus etruscus* : ces restes peu abondants, sont en cours d'étude.

- 10 La plupart des vestiges d'Éléphants appartiennent à l'éléphant méridional mais il est vraisemblable qu'il y ait aussi des restes de *Loxodonta* (N. Aouadi et MF. Bonifay, 1998).
- 11 Les Chevaux sont plus abondants dans la partie supérieure des loess où ils sont accompagnés par des restes de *Rhinoceros (Dicerorhinus etruscus)* ; les études récentes ont mis en évidence la présence de deux espèces d'Equidés : *Equus stenonis* et *Equus bressanus* (N. Aouadi, 1999).
- 12 La population de Cervidés que l'on pouvait penser pauvre en espèces se révèle après étude, beaucoup plus diversifiée que cela n'apparaissait à la fouille. L'étude préliminaire présentée ici montre qu'elle est en réalité composée de quatre espèces qui se regroupent en deux catégories : celle des cerfs de grande taille et celle des cerfs de taille moyenne. Globalement, les restes de Cervidés sont plus nombreux dans la partie inférieure des loess où ils se présentent très souvent en connexion anatomique.
- 13 Enfin, il faut souligner que ces faunes villafranchiennes ont l'intérêt d'être contemporaines des premiers peuplements humains européens. Dans le cas de Ceysaguet, la fouille met en évidence deux niveaux taphonomiquement très différents :
 - le niveau supérieur des loess livre des ossements fracturés, cassés, pratiquement jamais en connexion anatomique et dont la représentation numérique correspond à un tri (M.F. Bonifay, 1986)
 - le niveau inférieur séparé du précédent par un sol très altéré, mince et mal visible, est de toute évidence d'origine naturelle avec une grande partie des ossements en connexion anatomique et une très nette dominance des Cervidés.
- 14 L'opposition entre l'organisation taphonomique des parties supérieure et inférieure des loess a l'intérêt d'avoir été mise en évidence dans un même sédiment (ici le loess) ; ceci permet d'annuler les biais dus à une conservation différentielle initiée par une sédimentation différente et donne une certaine unité à l'étude du site.
- 15 Il est évident que les niveaux supérieurs présentent un grand intérêt taphonomique : on peut remarquer que les os longs présentent des fractures dites "sur os frais" en milieu de diaphyse avec conservation des épiphyses (exemple des tibias de Chevaux : F. Baratta, 1998) et que la représentation du squelette est déséquilibrée (manque de vertèbres et de phalanges, abondance de bois de chute de cerfs non rongés), ce qui correspond bien à ce que l'on peut trouver sur un site de prédation. Le travail en cours consiste à identifier le prédateur.

Étude systématique des Cervidés

1 - Données sur la systématique des Cerfs de grande taille

- 16 Les Cervidés de grande taille des genres *Eucladoceros* et *Praemegaceros* appartiennent à des lignées qui se développent en Europe durant le Villafranchien et le Galérien (Azzarolli et Mazza, 1992, 1993). Ce groupe est bien connu car il a fourni de nombreux fossiles correspondant à différentes espèces présentant des formes de transition.
- 17 Cependant, la systématique des Cerfs de grande taille est plutôt confuse en partie parce que les descriptions anatomiques des genres et des espèces sont incomplètes et d'autre part à cause des nombreuses synonymies tant générique que spécifique. C'est la raison pour laquelle quelques questions de nomenclature et de systématique sont discutées

dans ce travail afin d'aider à clarifier la position systématique des cerfs découverts à Ceyssaguet.

- 18 Une première précision doit être apportée au niveau du nom générique.

Le genre *Praemegaceros*

- 19 L'espèce type, *Megacerooides algericus* Lydekker, 1890 est considérée comme une branche spécialisée du groupe *verticornis* qui a survécu isolée au Pléistocène tardif en Afrique du Nord. Plus tard, Azzarolli (1979) défend le point de vue d'Ambrosetti (1967) lorsqu'il considère comme correct le nom de genre *Megacerooides* créé par Lydekker pour le “*verticornis* group”.
- 20 Puis Azzarolli et Mazza (1993) suggèrent que *M. algericus* est une espèce de taille réduite car ils mettent en évidence la disproportion entre les fortes meules et un merrain plus frêle, ce qui rappelle *M. dawkinsi*. Le front aplati et même convexe du Cerf africain est considéré ici comme un caractère important qui s'oppose au front concave du genre *Megaloceros*.
- 21 Hadjiouis (1990) revoit la position systématique de *Megacerooides algericus* et met en évidence sa ressemblance morphologique avec *Sinomegaceros pachiosteus* d'Asie. Un caractère très important est la morphologie de la mandibule et de la dentition : outre la présence d'un cingulum puissant sur les molaires supérieures, une faible longueur des prémolaires inférieures, un museau court et brachyodonte rapprochent le cerf algérien de *Megaloceros giganteus*. Ainsi la morphologie dentaire et certaines proportions crâniennes suggèrent que le cerf d'Algérie est phylogénétiquement proche et de *Megaloceros giganteus* et des *Sinomegaceros* asiatiques.
- 22 En 1956, Kahlke qui travaillait sur les cerfs géants quaternaires d'Allemagne proposa le nouveau nom générique d'*Orthogonoceros* pour l'espèce-type *Cervus verticornis* Dawkins ; il le remplaça par la suite par le nom de genre *Praemegaceros* créé auparavant en 1920 par Portis (Kahlke, 1965).
- 23 Enfin, Radulesco et Samson (1967), puis Lister (1993) proposent que le nom de genre *Praemegaceros* ne corresponde qu'aux cerfs géants du groupe “*verticornis*”. C'est cette dernière option que nous suivons dans ce travail.

Le genre *Eucladoceros*

- 24 Le problème principal de la systématique du genre *Eucladoceros* est qu'il comporte une longue liste d'espèces (plus de 14) qui ne sont pas clairement définies. Ainsi, bien que le nombre de fossiles de ce groupe soit plutôt important, il manque les descriptions morphologiques du crâne et des dentitions, les espèces d'*Eucladoceros* se distinguent pour la plupart par des caractères apomorphes dans la morphologie des bois.
- 25 Heintz (1970) reconnaît sept espèces correspondant à ce genre : outre *Eucladoceros boulei* asiatique, six espèces européennes : *E. sedgwicki*, *E. ctenoides*, *E. dicranios*, *E. tegulensis*, *E. senezensis* *E. tetraceros*. Vislobokova (1990) rapporte à ce genre *Cervus ernesti* Fritsch 1884 et *Psecupsoceros orientalis* Radulesco et Samson 1967. Dans de nombreux cas la fragmentation du matériel empêche la vérification des critères spécifiques.
- 26 De Vos *et al.* (1995) après révision du genre ne reconnaissent que trois espèces : *E. dicranios* aux andouillers dichotomiques, *E. ctenoides* et *E. tetraceros* aux bois à courbure

simple. Pour ces deux derniers taxons qui ne se distinguent que par le degré de courbure des andouillers ou la distance entre les andouillers, les variations peuvent très bien être d'ordre intraspécifique et *E. tetraceros* peut alors être considéré comme une unité systématique de rang sous spécifique d'*Eucladoceros ctenoides*.

- 27 La nouvelle espèce *E. giulii* récemment créée par Kahlke (1997) est un autre Cerf problématique allemand : le spécimen décrit par l'auteur présente une courbure simple des bois ce qui permet de penser qu'il pourra peut-être par la suite être considéré comme un synonyme d'*E.ctenoides*.
- 28 La conclusion définitive ne pourra être proposée qu'après révision de tout le matériel d'*Eucladoceros* du groupe *ctenoides- tetraceros* . Dans le travail qui suit nous utiliserons la dénomination *Eucladoceros ctenoides* Nesti 1841 pour les Cerfs présentant une construction de bois à courbure simple.

2 - Description anatomique des Cerfs de grande taille de Ceysaguet

- 29 A Ceysaguet, le plus grand nombre de restes de cerfs appartient à *E. ctenoides*. Cette espèce est représentée par tout le squelette : crâne, bois, mandibules et restes postcrâniens. Quelques os des membres ont été trouvés *in situ* en connexion anatomique.
- 30 Il est intéressant de constater que les bois trouvés sont des bois de chute ce qui permet de penser qu'*E. ctenoides* n'était présent sur le site qu'à la période de perte des bois (printemps) ; d'autre part, la grande quantité de restes d'*Eucladoceros* trouvés tend à prouver qu'il s'agissait d'une espèce grégaire.

2.1 - Genre *Eucladoceros* Falconer | *Eucladoceros ctenoides* Nesti, 1841

- 31 Synonymies :

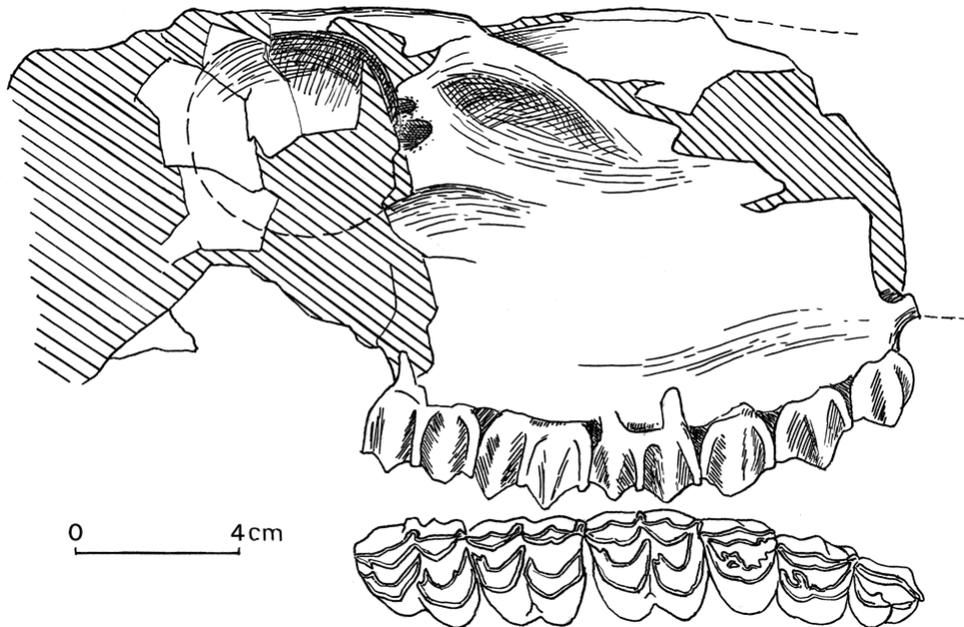
Eucladoceros giuli sp.nov. Kahlke, 1997 (p.225, tab. 40, fig. 1 - 6)

- 32 Matériel étudié dans le cadre de l'étude préliminaire :

Autre : fémur gauche (12581), tibia gauche (2/3, 10876)

- 33 **Le crâne** 2 - 7217 appartient à un jeune adulte mâle avec une dentition complète et de longs et fins pédicules. En avant des pédicules, les os frontaux sont larges et concaves ; la suture frontale forme une ride osseuse nette qui commence au niveau du milieu des arcades. Quelques différences morphologiques peuvent être relevées sur le crâne de Ceysaguet par rapport à celui de l'espèce-type *Eucladoceros dicranios* : contrairement au spécimen italien, le crâne étudié est plus long et plus étroit au niveau des arcades zygomatiques, il en est de même du neurocrâne. La divergence entre l'axe longitudinal du neurocrâne et celui de la face est plus courte, ce qui entraîne une boîte crânienne sans flexion, caractère considéré comme primitif par Vislobokova (1990). La rangée dentaire est comparativement plus longue ; le foramen ovale est grand : son plus grand diamètre est de 19.6 mm, le diamètre transverse mesure 14.8 mm.
- 34 Le crâne de femelle (2 - 10590) partiellement conservé présente des fosses préorbitaires petites et peu profondes (fig. 2).

Figure 2 - Crâne d'*Eucladoceros ctenoides* femelle (2 - 10590).
 Figure 2 - Cranium of female *Eucladoceros ctenoides* (2 - 10590).



- 35 **Les bois** : La construction générale des bois est typique du groupe *Eucladoceros*. Perche et andouillers sont comprimés latéralement. Le nombre d'andouillers est supérieur à six et les andouillers terminaux sont souvent munis de pointes surnuméraires (2 - 1442). Tous les andouillers sont à peu près situés dans le même plan. En comparant la population de Cerfs de Ceysseguet avec les holotypes d'*Eucladoceros tetraceros* et *E. ctenoides*, on peut observer une différence morphologique mineure sur le premier segment de perche qui est comprimé latéralement sur les bois de Ceysseguet ; chez *E. tetraceros* cette portion de bois est arrondie et chez *E. ctenoides* elle est comprimée dorso-ventralement, ce qui rappelle d'ailleurs la morphologie des *Praemegaceros* primitifs (fig. 3 et 4).

Figure 3 - Bois de chute d'*Eucladoceros ctenoides* (2 - 3331).
 Figure 3 - Shed antler of *Eucladoceros ctenoides* (2 - 3331).



Figure 4 - Bois de chute in situ d'*Eucladoceros ctenoides* (2 - 1442).
 Figure 4 - Shed antler in situ of *Eucladoceros ctenoides* (2 - 1442).



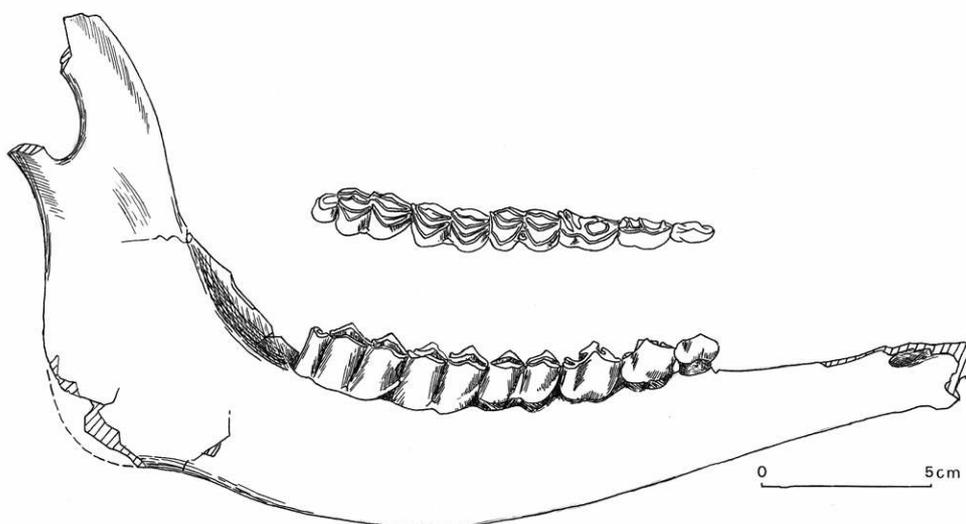
- 36 Le second andouiller est inséré en position médiane chez *E. ctenoides* ce qui rapproche cette espèce des grands Cerfs primitifs *Praemegaceros obscurus*. Les andouillers de la partie distale du bois sont pointés vers l'arrière chez *E. tetraceros*, alors qu'ils sont courbés plutôt vers l'avant chez le Cerf de Ceysaguet. Heintz (1970) et de Vos *et al.*

(1995) ont donné une valeur systématique à la distance entre les andouillers, or celle-ci apparaît plutôt variable chez l'*Eucladoceros* de Ceysse, ce qui suggère que ce caractère n'a pas de réelle valeur.

- 37 **Les dents** : Les molaires supérieures n'ont pas de cingulum, quoique l'entostylide soit bien développé. L'extrémité postérieure du protocone de la M2 et de la M3 possèdent un îlot d'émail supplémentaire et l'extrémité postérieure de l'hypocone de toutes les molaires se bifurque en forme d'éperon (fig.2).
- 38 Les prémolaires supérieures présentent un repli sur la face interne de l'hypocone ce qui fait que les prémolaires usées présentent un îlot d'émail isolé.
- 39 La mandibule est caractérisée par une branche horizontale basse et frêle si on la compare à celle de *P. obscurus* d'Italie (Azzaroli et Mazza, 1992) ; la branche montante forme avec la branche horizontale un angle de 110° et le processus angulaire est bien développé. La morphologie de la P4 est variable ce qui rend la distinction *E. ctenoides* - *P. obscurus* difficile. Cependant les prémolaires de l'*Eucladoceros* de Ceysse (fig.5) sont relativement plus courtes que celles de *P. obscurus*.

Figure 5 - Demi-mandibule droite d'*Eucladoceros ctenoides* (2 - 8435) : faces latérale et occlusale de la P4.

Figure 5 - Right ramus of mandible of *Eucladoceros ctenoides* (2 - 8435): lateral view and occlusal view of P4.



2.2 - Genre *Praemegaceros* Portis | *Praemegaceros obscurus* Azzaroli, 1953

40 Synonymies :

Megaceroides obscurus (Azzaroli) Abbazzi 1995 (p. 224)

41 Matériel étudié dans le cadre de l'étude préliminaire

base de bois de chute droit (2 - 9405),

dentition supérieure P3 - M3 (2 - 3947/ 5654),

molaires supérieures M1 - M2 (2 - 11437, 2 - 10086)

mandibules (2 - 13773, 2 - 4622, 2 - 10597)

un tibia gauche (2 - 12069), un fémur gauche (2 - 10986)

- 42 **Le bois** (2 - 9405) est très robuste ; à partir de la meule la perche, légèrement comprimée dorso-ventralement entre le premier et le second andouiller, est tournée

vers l'arrière droit . Le premier andouiller (le "spurious tine" selon la nomenclature d'Azzaroli et Mazza, 1993) est inséré très près de la meule, il est pointé vers l'avant mais plus haut il forme un angle droit avec la perche. La base du second andouiller ("outer tine" , Azzaroli et Mazza, 1993) inséré en position médiane, se dirige aussi en position médiane. Les premier et second andouillers sont reliés par des costulations qui donnent à la perche une section transversale irrégulière qui devient subtriangulaire au dessus du second andouiller (fig.6).

Figure 6- Bois de chute de *Praemegaceros obscurus* (2 - 9405) : faces latérales externe (a) et interne (b).

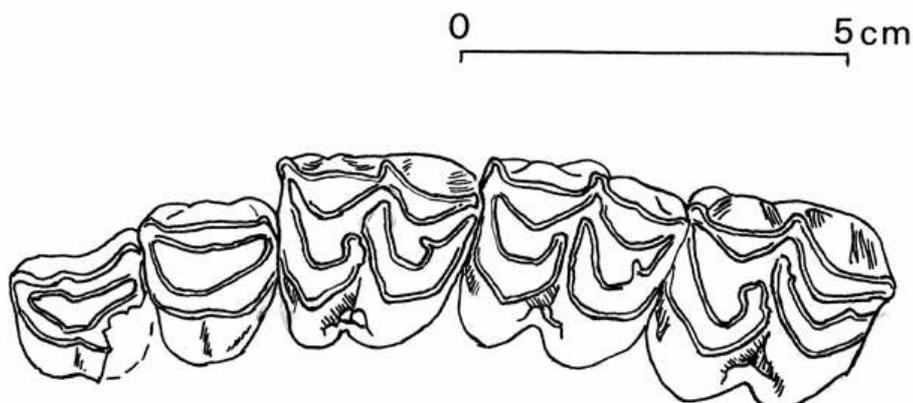
Figure 6 - Shed antler of *Praemegaceros obscurus* (2 - 9405): exterior lateral view (a) and interior lateral view (b).



- 43 **Les dents** : contrairement à *E. ctenoides*, les prémolaires supérieures de *P. obscurus* ne présentent pas de pli d'émail sur l'hypocone et seul un pli protoconal faible est visible sur la M3 (fig.7). Les rebords labiaux du métacone et du paracone des molaires supérieures sont moins accentués que chez les *Eucladoceros*. L'éperon hypoconal des molaires supérieures est bien développé.

Figure 7 - Vue occlusale de la dentition supérieure P3 - M3 (2 - 3747/5654) de *Praemegaceros obscurus*.

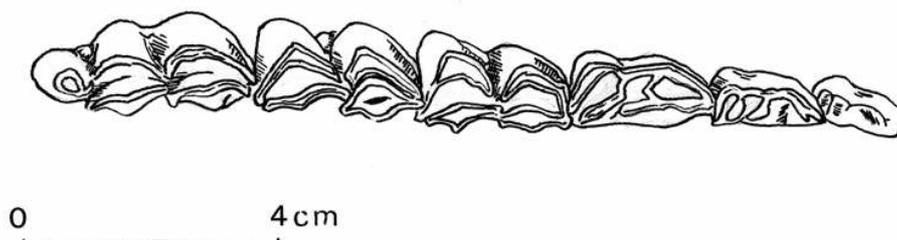
Figure 7 - Occlusion view of upper dentition P3 - M3 (2 - 3747 /5654) of *Praemegaceros obscurus*



- 44 Les éléments relatifs à la mandibule sont rares et plutôt fragmentaires. La P4 est caractérisée par un degré de molarisation avancé : le métaconide s'étend vers l'avant et se connecte avec le paraconide fermant ainsi une vallée antérieure (fig. 8). A Ceysaguet, la série des prémolaires est relativement plus longue que celle d'*E. ctenoides* ce qui est un caractère primitif encore présent chez *P. obscurus*.

Figure 8 - Vue occlusale de la dentition inférieure de *Praemegaceros obscurus* (2 - 10597).

Figure 8 - Occlusion view of lower dentition of *Praemegaceros obscurus* (2 - 10597).



- 45 **Les restes postcraniens** : *P. obscurus* et *E. ctenoides* sont phylogénétiquement proches (Abbazzi, 1995) et la distinction des deux formes est dans certains cas difficile, ce qui fait que très peu d'ossements sont attribués à *P. obscurus* sur des critères morphologiques. On peut cependant observer qu'en dehors de la grande taille, le fémur de *P. obscurus* présente une tête courte et sphérique tandis qu'elle est étendue transversalement chez *E. ctenoides* (fig.9). Le col du fémur est plutôt large chez *P. obscurus* par rapport à *E. ctenoides*. Le petit trochanter est aigu et s'étend médialement chez *P. obscurus* alors que le même, chez *E. ctenoides*, forme un angle obtus et se présente de façon plus proéminente en vue caudale. L'épiphyse distale du fémur possède une dépression bien développée entre le condyle latéral et la lèvre médiane de la trochlée, ce qui n'existe pas chez *E. ctenoides* (fig.10).

Figure 9 - Comparaison des fémurs de *Praemegaceros obscurus* (2 - 10986 = a) et *Eucladoceros ctenoides* (2 - 12581 =b) : importance relative de la longueur de la tête fémorale.
 Figure 9 - Comparison of femora of *Praemegaceros obscurus* (2 - 10986= a) and *Eucladoceros ctenoides* (2 - 12581=b): importance of length of caput femoris.

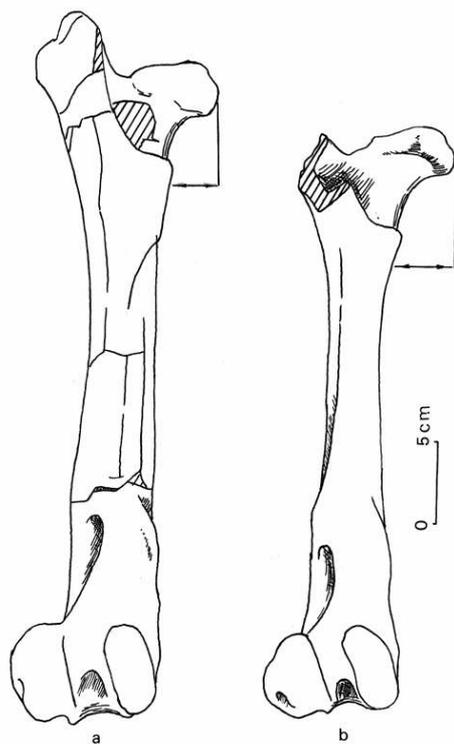
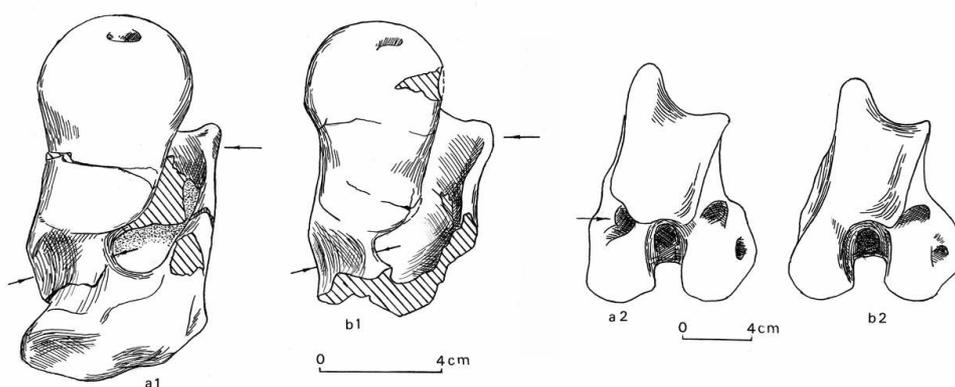


Figure 10 - Comparaison des fémurs de *Praemegaceros obscurus* (2 - 10986 = a) et *Eucladoceros ctenoides* (2 - 12581 =b).
 Figure 10 - Comparison of femora of *Praemegaceros obscurus* (2 - 10986= a) and *Eucladoceros ctenoides* (2 - 12581=b).



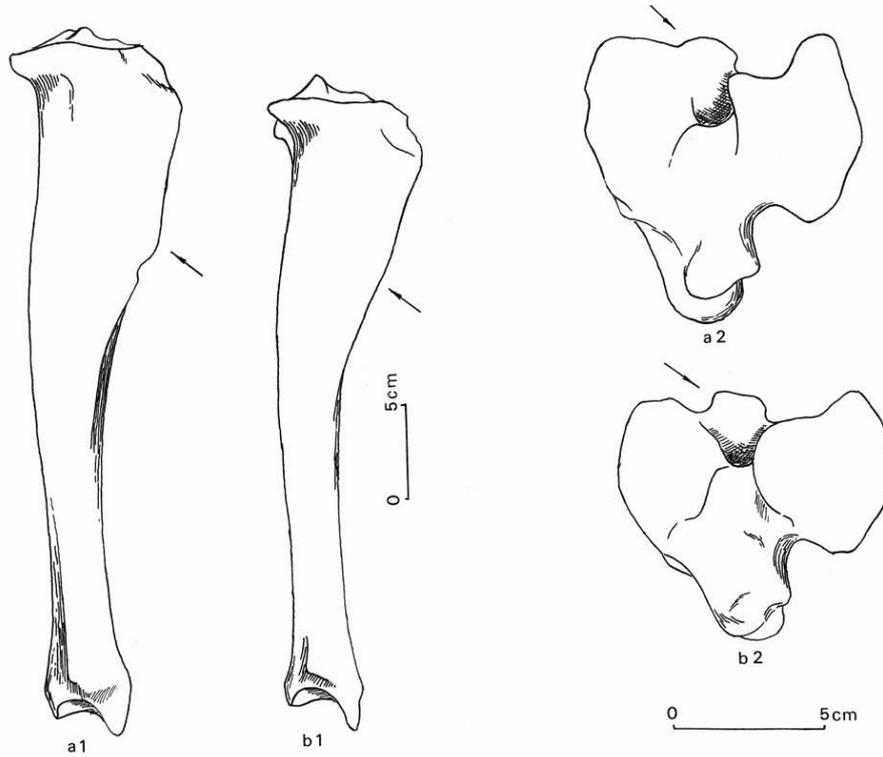
- Importance relative du trochanter minor (a1 - b1)
- importance relative de la fossette située entre le condyle latéral et la lèvre médiale de la trochlée (a2 - b2).
- relative importance of trochanter minor (a1 - b1)
- relative importance of the deeping between lateral condylus and medial lip of the trochlea (a2 - b2).

- 46 Sur le tibia, l'aire intercondylaire caudale de l'épiphyse proximale d'*E. ctenoides* forme une palette postérieure bien développée et séparée par une profonde échancrure du condyle médial. Chez *P. obscurus*, cette même palette est comparativement plus faible et

l'échancure entre palette et condyle médial peu profonde. La ligne extérieure de la *crista tibiae* est proche d'un triangle chez *E. ctenoides*, tandis qu'elle est trapézoïdale chez *P. obscurus* (fig. 11).

Figure 11 - Comparaison des tibias de *Praemegaceros obscurus* (2 - 12069 = a) et *Eucladoceros ctenoides* (2 - 10876 = b).

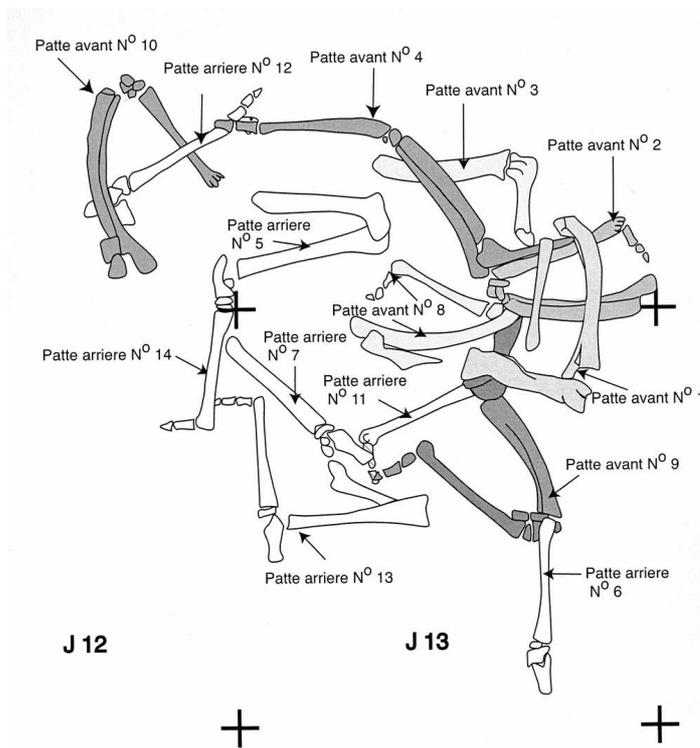
Figure 11 - Comparison of tibiae of *Praemegaceros obscurus* (2 - 12069 = a) and *Eucladoceros ctenoides* (2 - 10876 = b).



- différence de profil de la crête tibiale (a1 - b1),
- forme de l'aire intercondylocaudale (a2 - b2).
- difference of the profil of *crista tibiae*
- shape of the caudal intercondylus area.

47 On peut ainsi rapporter les pattes en connexion de la figure 12 à *E. ctenoides*.

Figure 12 - Pattes en connexion d'*Eucladoceros ctenoides*.
 Figure 12 - Articulated bones of *Eucladoceros ctenoides*.



Pattes avant N. 1 : du numéro 2 - 8224 à 2 - 8232 ,
 N.2 : 2 - 8242 à 2 - 8256,
 N.3 : 2 - 8257 à 2 - 8258,
 N.4 : 2 - 8261 à 2 - 8277,
 N.8 : 2 - 8320 à 2 - 8339,
 N.9 : 2 - 8366 à 2 - 8383,
 N.10 : 2 - 8407 à 2 - 8413.
 Pattes arrière N.5 : du numéro 2 - 8287 à 2 - 8289,
 N.6 : 2 - 8292 à 2 - 8306,
 N.7 : 2 - 8309 à 2 - 8316,
 N.11 : 2 - 8415 à 2 - 8425,
 N.12 : 2 - 8150 à 2 - 8164,
 N.13 : 2 - 8169 à 2 - 8188,
 N.14 : 2 - 8346 à 2 - 8654.

forelimb N. 1: from number 2 - 8224 to 2 - 8232 ,
N.2: 2 - 8242 to 2 - 8256,
N.3: 2 - 8257 to 2 - 8258,
N.4: 2 - 8261 to 2 - 8277,
N.8: 2 - 8320 to 2 - 8339,
N.9: 2 - 8366 to 2 - 8383,
N.10: 2 - 8407 to 2 - 8413.

hindlimb N.5: from number 2 - 8287 to 2 - 8289,
N.6: 2 - 8292 to 2 - 8306,
N.7: 2 - 8309 to 2 - 8316,
N.11: 2 - 8415 to 2 - 8425,
N.12: 2 - 8150 to 2 - 8164,
N.13: 2 - 8169 to 2 - 8188,
N.14: 2 - 8346 to 2 - 8654.

3 - Données sur la systématique des Cerfs de petite taille ("Dama-like deer")

- 48 Heintz (1970) a reconnu dans le Plio-Pléistocène inférieur de France, trois espèces qui composent une lignée : *Cervus pardinensis* Croizet et Jobert 1828, *Cervus philisi* Schaub 1941 et *Cervus perolensis* Azzaroli 1952. Par la suite *C. philisi* a été mis en synonymie avec *Cervus rhenanus* par certains auteurs comme Azzaroli (1992) ou de Vos *et al.* (1995). *Cervus perolensis* est une espèce problématique sans définition originale et récemment de Vos *et al.* (1995) ont supposé que *C. perolensis* pouvait être un synonyme de *C. rhenanus*.
- 49 Bœuf *et al.* (1992) ont décrit une autre espèce *Cervus ichnoceros* trouvé dans le site de Chilhac (Villafranchien du Massif Central) ; le matériel qui comporte des crânes et des bois bien préservés n'a pas fait l'objet d'une description complète et De Vos *et al.* (1995) ont inclus cette forme dans la liste des synonymes de *Cervus rhenanus*.
- 50 La différence entre *C. pardinensis* et *C. rhenanus* porte seulement sur la morphologie dentaire : *C. pardinensis* possède un cingulum bien développé sur les molaires supérieures alors qu'il est réduit chez *C. rhenanus*. Heintz (1970) a ramené arbitrairement les Cerfs villafranchiens de taille moyenne au groupe *Cervus sensu lato*. Plus tard, Azzaroli (1992) a introduit cette forme dans le nouveau genre *Pseudodama* avec *Dama nestii*, *D. nestii eurygonos*, *Pseudodama lyra* et *Pseudodama farnetensis*.
- 51 Les travaux ultérieurs sur la systématique des *Dama-like deer* n'ont pas simplifié la question : Pfeifer (1997) a rapporté le genre créé par Azzaroli à un sous-genre du genre *Dama*, tandis que Di Stefano et Petronio (1997) ont créé un nouveau genre *Euraxis* suggérant qu'il existe une relation basée sur la proportion des membres entre les Cerfs européens et l'actuel *Axis* asiatique. Récemment, la description du genre *Euraxis* a été critiquée par Van der Made (1999). L'attribution de *Pseudodama* à un sous-genre du genre *Dama* suggérée par Pfeifer est douteuse, car elle est basée sur la morphologie des os postcrâniens qui paraissent ne pas avoir une attribution spécifique sûre ; de plus le squelette appendiculaire est particulièrement influencé par des facteurs paleoenvironnementaux et biomécaniques durant la locomotion ce qui lui enlève une partie de son intérêt systématique.
- 52 De nombreux auteurs réfèrent les Cerfs de ce groupe à un genre et à un stock phylogénétique unique, la position systématique de ces Cerfs n'est donc pas simple car très probablement il s'est développé dans les faunes villafranchiennes plusieurs lignées évolutives indépendantes incluant le groupe *Dama*, la lignée *Pseudodama* avec les espèces *Dama nestii nestii* Azzaroli 1947 et une lignée éteinte incluant *Cervus pardinensis* et *Cervus rhenanus* (Croitor, sous presse).
- 53 La morphologie crânienne des Cerfs de petite taille de Ceysseguet suggère que *C. rhenanus* et son ancêtre *C. pardinensis*, forment une lignée indépendante et doivent être intégrés à un autre genre. Dietrich (1938) avait érigé en nouveau sous genre *Cervus* (*Metacervoceros*), l'espèce type *Cervus pardinensis* Croizet et Jobert ; Samson *et al.* (1970) ont élevé le sous genre de Dietrich au rang de genre et c'est ce point de vue qui sera suivi dans ce travail.
- 54 Les restes se rapportant au genre *Dama* sont abondants dans les régions méditerranéennes au Pléistocène ancien. Cette branche phylétique est caractérisée par une morphologie évoluée du crâne et de la dentition. La boîte crânienne est très courte

et arrondie, les pédicules sont courts et en position intérieure, les orbites et les ouvertures ethmoïdales sont larges, la P4 présente un niveau de molarisation élevé.

- 55 Parmi les plus anciennes espèces d'Europe se trouve *Dama eurygonos* du Villafranchien moyen terminal d'Italie.
- 56 De Lumley *et al.* (1998) ont décrit une nouvelle forme de Cerf de petite taille "*Cervus (s.l.) nestii vallonnetensis*" n. ssp. provenant du gisement du Vallonnet (Alpes Maritimes) : la base de bois de chute désignée comme holotype est caractérisée par un premier andouiller très robuste inséré près de la meule et formant un angle très obtus avec la perche. La morphologie de ce spécimen est visiblement différente du spécimen type de *Pseudodama nestii* ce qui permet de référer le Cerf du Vallonnet au genre *Dama* ; de plus "*C. nestii vallonnetensis*" paraît conspécifique avec *Dama nestii eurygonos* du villafranchien tardif de Capena en Italie (Petronio, 1979) et représenter en fait un stade phylogénétique avancé du *Dama eurygonos* du Val d'Arno supérieur d'Italie. Les données incomplètes sur la morphologie du Daim du Vallonnet ne permettent pas de conclure définitivement, mais nous pensons qu'il est raisonnable d'utiliser le nom sous spécifique *vallonnetensis* au niveau spécifique pour désigner le Daim appartenant aux faunes villafranchiennes terminales d'Europe (= *Dama vallonnetensis*).
- 57 Les deux fragments d'Untermassfeld attribués par Lumley *et al.* à *C. nestii vallonnetensis* (de Lumley *et al.* 1998, p. 480, fig. 15) appartiennent à *Eucladoceros* (fragment de bois de chute) et à *Metacervoceros rhenanus* (bois de massacre).
- 58 Actuellement les relations phylogénétiques de cette espèce avec *Dama clactoniana* et *Dama sp.* du Pléistocène moyen de Tiraspol ne sont pas claires.
- 59 Le matériel de Ceysaguet attribuable au genre de *Dama* est trop pauvre pour nous permettre de lui donner une attribution spécifique certaine.

4 - Description anatomique des Cerfs de petite taille de Ceysaguet

4.1 - Genre *Metacervoceros* Dietrich 1938 | *Metacervoceros rhenanus* Dubois, 1904

- 60 Synonymies :

Cervus rhenanus sp.nov. Dubois 1904 (p. 219, fig.2)
Cervus philisi sp.nov. Schaub 1941 (p. 264, pl. 17)
 "Cervus" *perolensis* sp.nov. Bout et Azzaroli 1952 (p. 51, fig. 8)
Pseudodama rhenanus (Dubois) in Azzaroli 1992 (p.4)
Pseudodama perolensis Azzaroli 1992 (p.4)
Cervus ichnoceros sp.nov. Bœuf *et al.* 1992 (p. 166)
Dama (Pseudodama) rhenanus (Dubois) in Pfeifer 1997 (p. 38)

- 61 A Ceysaguet, les restes de *Metacervoceros rhenanus* correspondent à des individus d'âge différent. Peu d'ossements ont été trouvés en connexion anatomique. Environ neuf bois sur vingt six sont des bois de massacre avec leur pédicule (35 %), dix bois de chute sur dix sept sont rongés (environ 60 %) alors que seulement deux spécimens portant le pédicule (sur neuf) sont rongés. Il est possible que les bois de massacre appartiennent à des individus morts en hiver et qu'ils aient été recouverts par la neige ce qui les a mis hors d'atteinte des Rongeurs.
- 62 Matériel étudié dans le cadre de l'étude préliminaire :
- crânes complets avec les bois (2 - 2318 , 2 - 11217 et 2 - 15194),
 bois de chute (2 -10564),
 bois de massacre (2 - 12292),

maxillaire droit avec rangée dentaire (2 - 8398, 2 - 14603, 2 - 2176),
maxillaire gauche (2 - 14393),
branche mandibulaire gauche avec P3 - M3 (2 - 2385),
radio-cubitus droit (2 - 10942).

Description :

- 63 **La morphologie crânienne** de *M. rhenanus* est assez particulière et diffère considérablement de celle des Cerfs de taille comparable comme *Dama*, *Cervus*, *Axis* et *Pseudodama*. Les pédicules sont longs, comprimés dorso-ventralement et tournés vers l'arrière. Les orbites sont de taille normale et leur bord antérieur atteint le niveau de la M2, la région orbito-frontale du crâne est courte en comparaison avec celle des Cerfs du groupe *Cervus-Axis*, tandis que la boîte crânienne est plus longue que chez le genre *Dama*. Les os nasaux sont longs et atteignent la ligne de connexion du bord antérieur des orbites ; les fosses préorbitaires sont très larges et profondes. L'ouverture de l'ethmoïde est de taille normale. Les pariétaux et les frontaux sont convexes tandis que la surface des frontaux au dessus des orbites est concave (fig. 13 et 14).

Figure 13 - Crâne in situ de *Metacervocerus rhenanus* (2 - 15194).

Figure 13 - Cranium in situ of *Metacervocerus rhenanus* (2 - 15194).

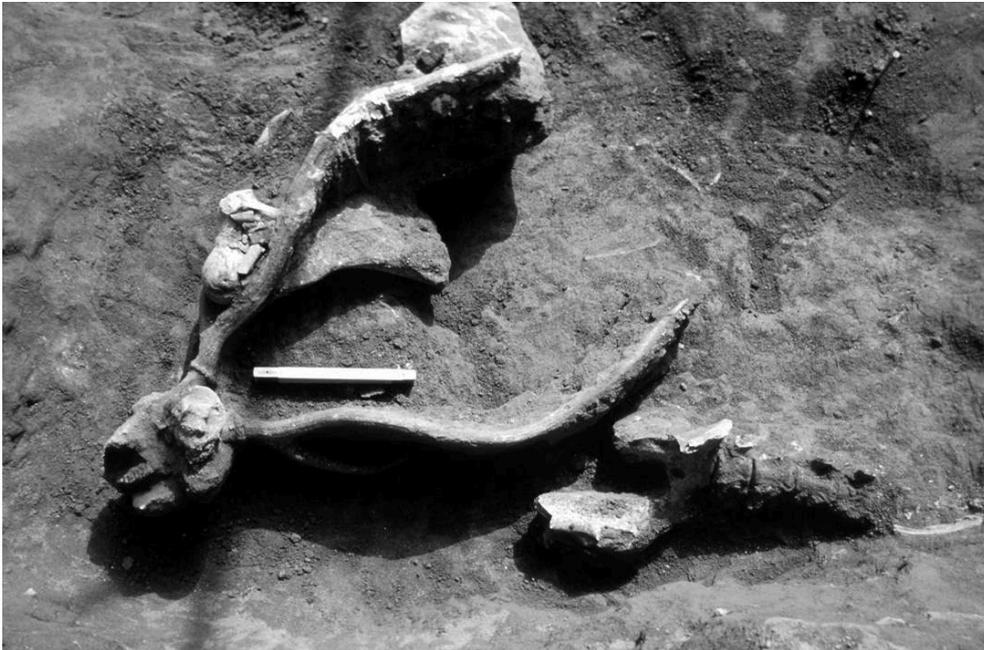
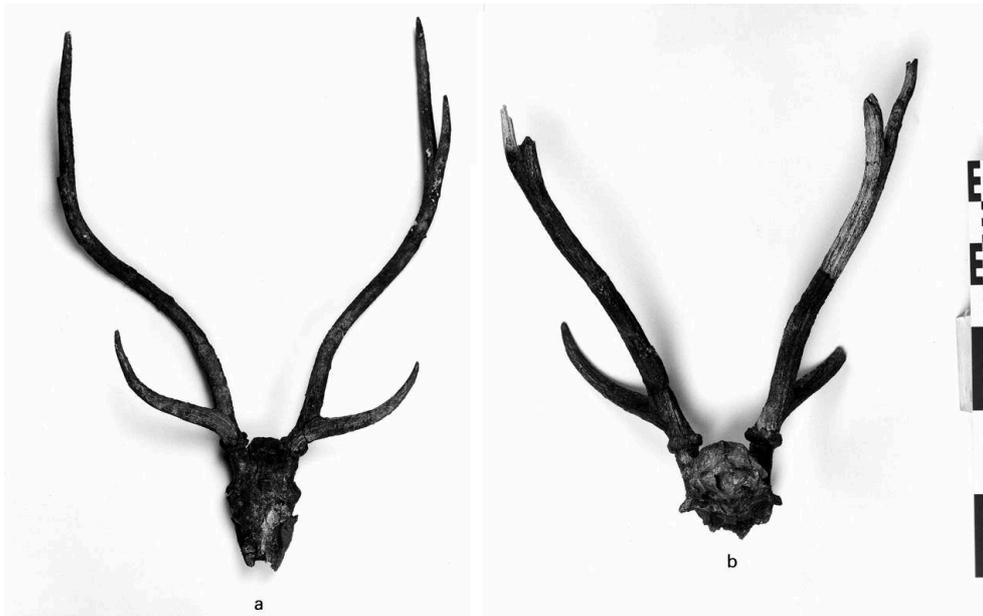


Figure 14 - Crâne de *Metacervocerus rhenanus*.
 Figure 14 - Cranium of *Metacervocerus rhenanus*.



2 - 2318 : face antérieure
 2 - 11217: face postérieure.
 2 - 2318: anterior view
 2 - 11217: posterior view.

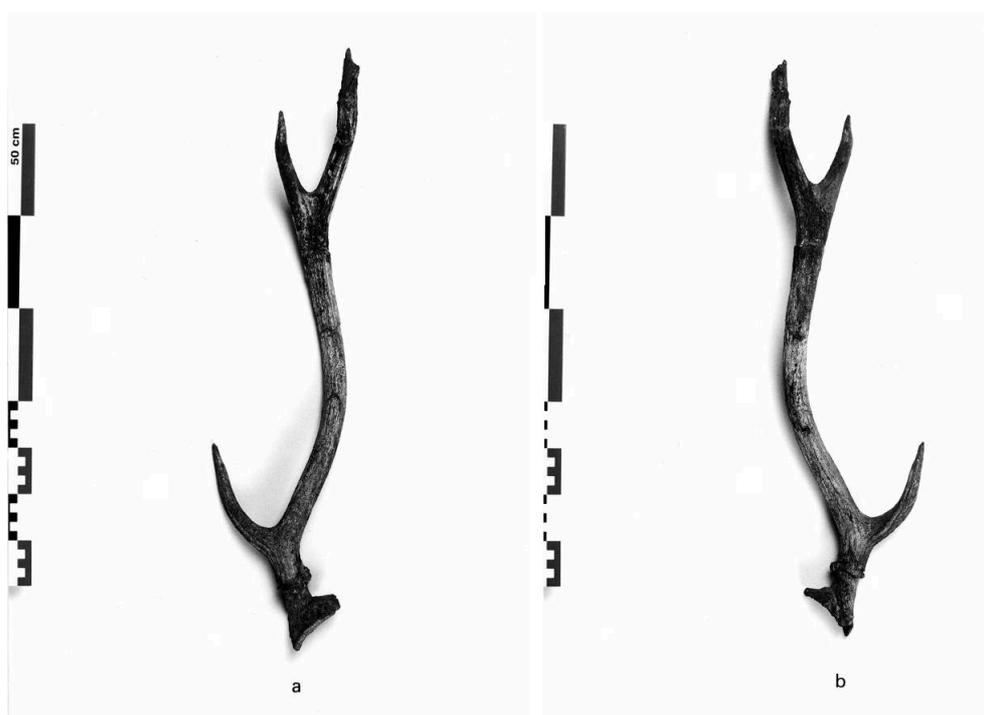
- 64 Les caractères crâniens de *M. rhenanus* comme : le neurocrâne long, la brièveté de la région orbito-frontale ainsi que l'allongement des pédicules et leur inclinaison vers l'arrière, sont considérés comme plésiomorphiques et ils peuvent être observés sur *Cervavitus* du Miocène tardif (Vislobokova, 1990).
- 65 **Les bois** à trois pointes sont lyrés avec une section circulaire. Le premier andouiller est situé à une certaine distance de la meule et son angle de bifurcation varie de 60 à 100°. La surface des bois est perlée et costulée. La bifurcation distale formée par le second andouiller, qui est inséré du côté antérieur de la perche, est orientée dans un plan parasagittal (fig. 15 et 16).

Figure 15 - Bois de chute (2 - 10564) de *Metacervocerus rhenanus*.
Figure 15 - Shed antler (2 - 10564) of *Metacervocerus rhenanus*.



a : face externe
b : face interne.
a : exterior view
b : interior view.

Figure 16 - Bois de massacre (2 - 12292) de *Metacervocerus rhenanus*
 Figure 16 - Pedicle antler (2 - 10564) of *Metacervocerus rhenanus*.

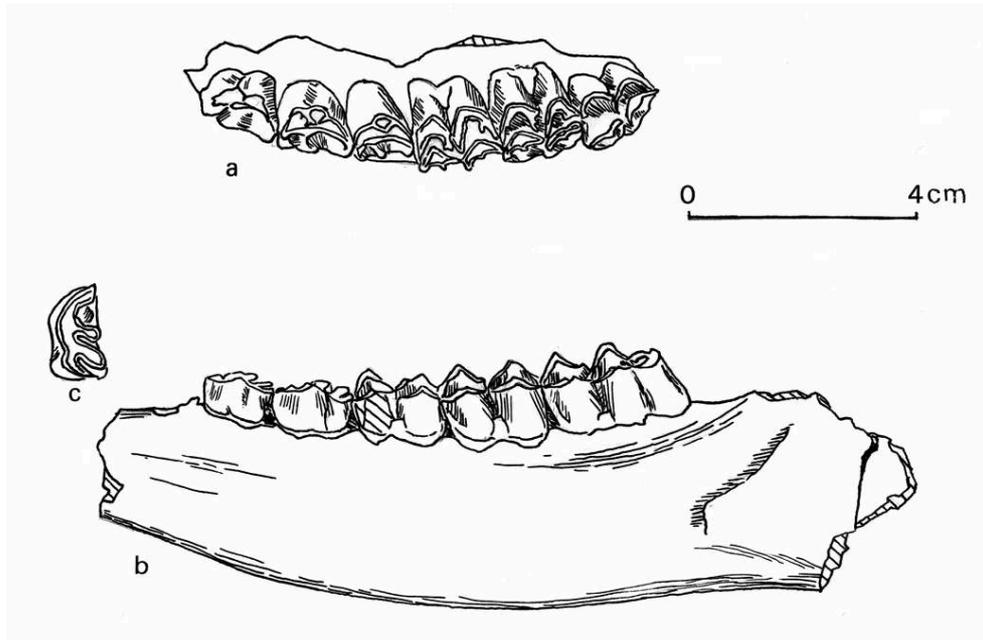


a : face externe
 b : face interne.
 a: exterior view
 b: interior view.

- 66 Contrairement aux genres *Cervus* et *Axis*, *Metacervoceros* possède une zone orbitofrontale courte, des orbites situés au dessus de la rangée des dents supérieures qui s'étendent au delà du bord postérieur des os nasaux, des molaires supérieures avec un cingulum plus ou moins développé. *Metacervoceros* se distingue du genre *Dama* par des pédicules longs et dirigés vers l'arrière, un neurocrane long, des ouvertures ethmoidales petites et un premier andouiller situé haut sur la perche et formant un angle aigu avec celle-ci. Les caractères énumérés ci dessus ont une valeur générique (Vislobokova, 1990).
- 67 **Les dents supérieures** ont un cingulum effacé, un pli protoconal et un éperon. Les parastyles et mesostyles sont bien accentués et proéminents ; les costulations sur la face labiale du paracone et du métacone sont très prononcées. La face interne de l'hypocone des prémolaires supérieures est très plissotée (fig. 17) ; l'angle formé par les parois linguale et labiale des molaires supérieures mesuré entre le côté labial du paracone et le côté lingual du protocone de M1 est de 27° ; ce caractère est constant sur tous les exemplaires de *M. rhenanus* de Ceysaguet et présente un intérêt systématique important. Le pli *paleaomeryx* manque aux molaires inférieures. La molarisation de la P4 est tout à fait primitive, cependant quelquefois le lobe postérieur du métaconide est connecté avec l'entoconide.

Figure 17 - Dents supérieures de *Metacervoceros rhenanus* (2 - 8398 = a) en vue occlusive, Branche mandibulaire gauche de *Metacervoceros rhenanus* (2 -2385 = b) en vue latérale et détail de la P4 (c).

Figure 17 - Upper dentition of *Metacervoceros rhenanus* (2 - 8398= a): occlusion view, lateral view of left mandible ramus of *Metacervoceros rhenanus* (2 -2385= b) and detail of P4 (c).



4.2 - Genre *Dama* | *Dama* sp.

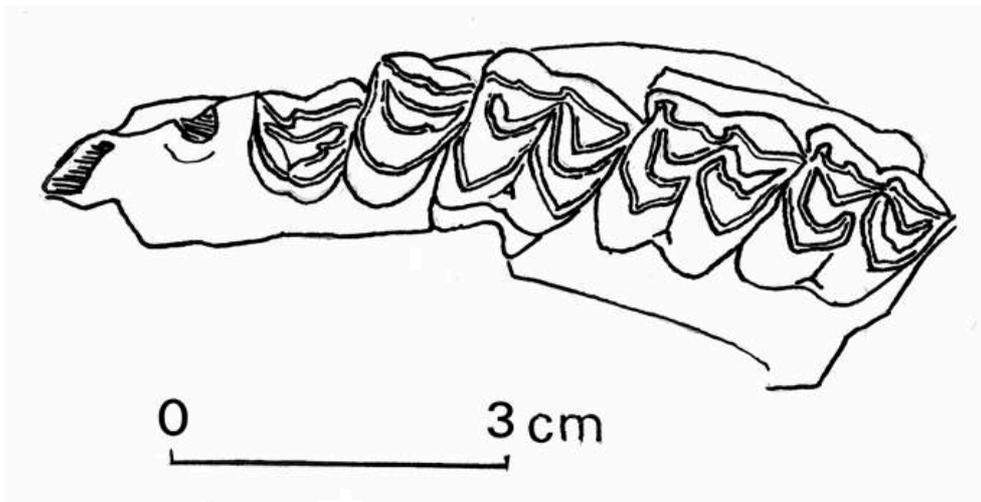
68 Matériel étudié dans le cadre de l'étude préliminaire :

- un maxillaire droit avec P3 - M3 (2 - 11010) ,
- un radiocubitus gauche (2 - 10332) .

Description :

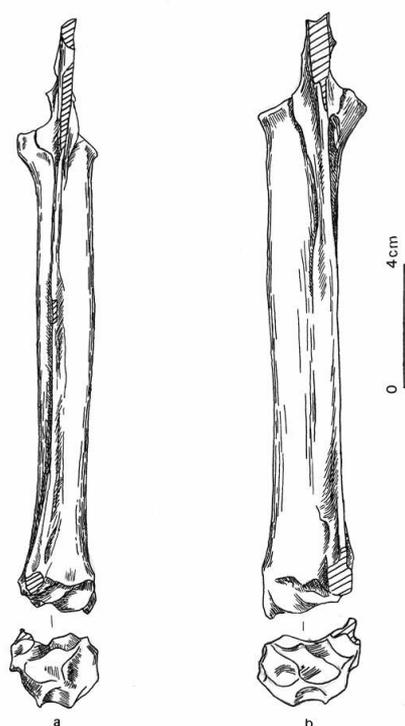
69 **La dentition supérieure** est comparativement de petite taille (fig.18). La longueur des molaires supérieures est de 44.6 mm, alors que chez *Metacervoceros rhenanus* de Ceysaguet cette valeur varie de 49.5 à 51.5 mm. Le cingulum des molaires est réduit et l'ectostylide est très petit. Contrairement à *M. rhenanus*, l'hypocone n'a pas d'éperon, la morphologie du protocone est simple sans pli d'émail surnuméraire et, sur la face labiale des dent supérieures, le pilier des cônes et le bourrelet basilaire sont plus faibles. L'angle entre les parois labiale et linguale de la première molaire supérieure est de 35°. Cette valeur est très proche de celle de *Dama eurygonos* du Villafranchien d'Italie chez qui cet angle varie entre 37 et 38°.

Figure 18 - Dents supérieures de *Dama* sp. (2 - 11010).
 Figure 18 - Upper dentition of *Dama* sp. (2 - 11010).



- 70 **Le radiocubitus** complet provient d'un cerf de petite taille qui présente des différences morphologiques avec les éléments homologues rapportés à *M. rhenanus*. La diaphyse du radius et extrémité distale sont plus étroites ; la profondeur de la cavité articulaire de l'articulation de la partie latérale de extrémité proximale est plus réduite ce qui suggère une surface articulaire moins développée. Le processus coronoïde de l'articulation proximale est pointu et plus élevé que celui du radius de *M. rhenanus*. La situation du cubitus est très particulière, diffère de ce que l'on observe chez les Cerfs villafranchiens de petite taille et rapproche les éléments étudiés du *Dama dama* actuel : la diaphyse du cubitus est en position plus médiane par rapport à celle du radius et forme avec celle-ci un angle droit ce qui donne à l'os une construction symétrique très caractéristique. Chez *M. rhenanus*, la diaphyse du cubitus est inclinée latéralement et forme un angle aigu avec la face plantaire du radius (fig.19).

Figure 19 - Comparaison du radiocubitus de *Dama* sp. (2 - 10332 = a) et de *Metacervocerus rhenanus* (2 - 10262 = b).
 Figure 19 - Comparison of radiocubitus of *Dama* sp. (2 - 10332= a) and *Metacervocerus rhenanus* (2 - 10942= b).



- 71 Le matériel réduit trouvé à Ceysaguet ne comporte ni restes crâniens ni bois, aussi n'est-il pas possible d'effectuer de comparaisons directes avec *Dama eurygonos* ou avec le Daim du Vallonnnet, d'où l'appellation *Dama cf. vallonnetensis*.

Conclusions

- 72 L'association d'un *Eucladoceros* aux bois simples et d'un d'un Cerf de petite taille aux bois à 3 pointes se retrouve sous des noms différents dans d'autres sites du Pléistocène ancien d'Europe de l'Ouest. Nous pouvons citer :
- de nombreux restes d'*Euctenoceros tetraceros* et d'autres moins nombreux de "*Cervus*" *perolensis* ont été décrits dans la faune du Creux de Peyrolles (Bout, Azzaroli, 1952) ,
 - de même *Eucladoceros ctenoides* et *Cervus rhenanus* font partie de la faune de d'Oosterschelde en Hollande (de Vos *et al.* , 1995) ,
 - *Eucladoceros giulii* et "*Cervus nestii vallonnetensis*" se rencontrent à Untermassfeld en Allemagne (Kahlke, 1997).
- 73 Il paraît logique de penser que nous nous trouvons devant les mêmes formes de Cerfs qu'à Ceysaguet : *Eucladoceros ctenoides* et *Metacervoceros rhenanus*.
- 74 Le schéma général de la distribution géographique de ces Cerfs provenant de sites fossilifères connus et correspondant aux faunes villafranchiennes terminales d'Europe montre que la distribution d'*E. ctenoides* et *M. rhenanus* correspond à la zone tempérée d'Europe de l'Ouest (fig. 20 et 22).

Figure 20 - Aspect global de la distribution d' *Eucladoceros ctenoides* en Europe à la fin du Pléistocène inférieur.

Figure 20 - Global european distribution of Eucladoceros ctenoides during late inferior Pleistocene.

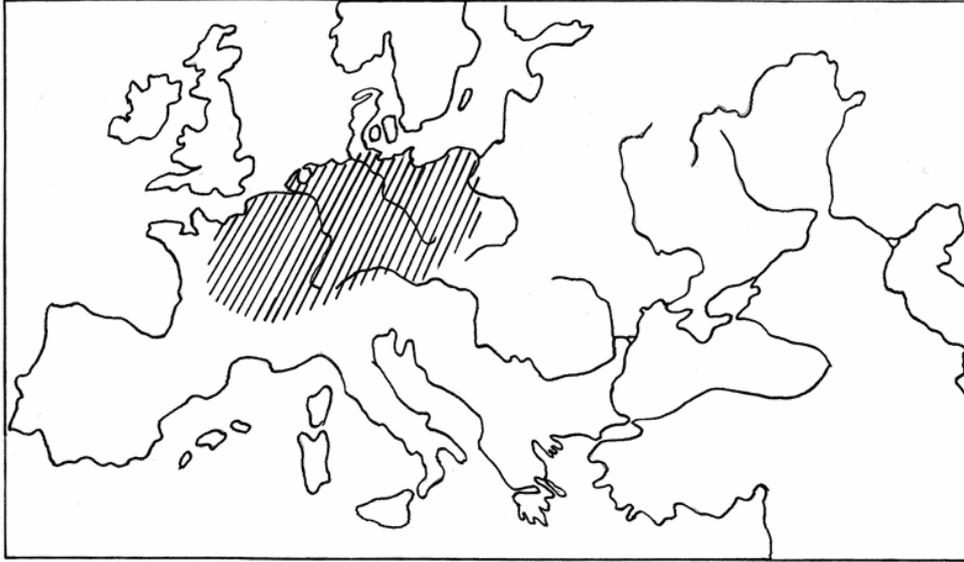


Figure 21 - Aspect global de la distribution de *Praemegaceros obscurus* en Europe à la fin du Pléistocène inférieur.

Figure 21 - Global european distribution of Praemegaceros obscurus during late inferior Pleistocene.



Figure 22 - Aspect global de la distribution de *Metacervoceros rhenanus* en Europe à la fin du Pléistocène inférieur.

Figure 22 - Global european distribution of *Metacervoceros rhenanus* during late inferior Pleistocene.

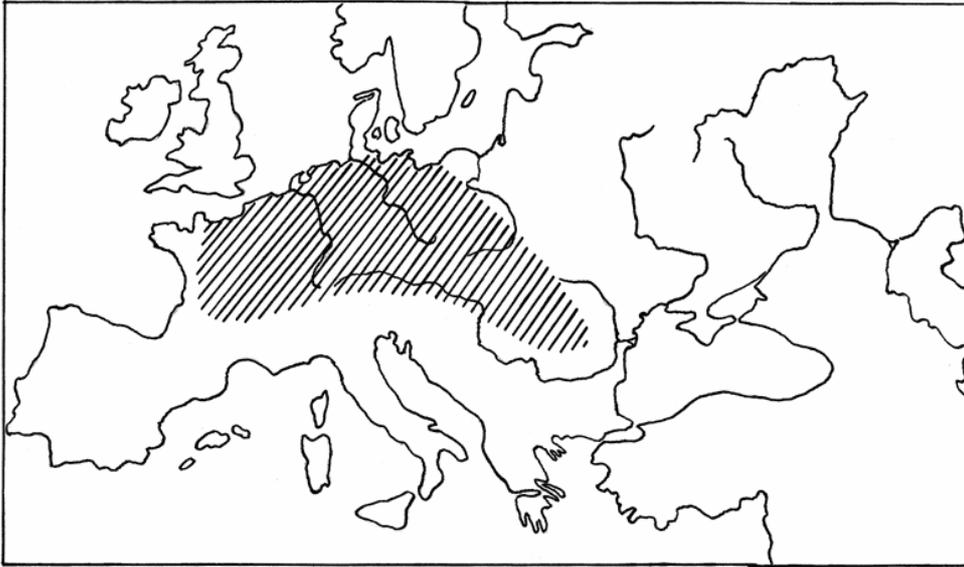


Figure 23 - Aspect global de la distribution de *Dama* sp. en Europe à la fin du Pléistocène inférieur.

Figure 23 - Global european distribution of *Dama* sp. during late inferior Pleistocene.



75 Contrairement aux deux espèces ci-dessus, la distribution de *Praemegaceros obscurus* correspond plutôt, à la même période, aux régions périphériques d'Europe ; on le rencontre dans les faunes de Pietrafitta et Cava Liberatori en Italie centrale (Azzaroli et Mazza, 1993 - Abbazzi, 1995) , la formation du Cromer forest -bed en Angleterre (Azzaroli, 1953 - Lister, 1993), la faune d'Odessa terminal de Salcia en Moldavie (Abbazzi et al. 1999) et à Rotbav-Silvestru en Roumanie (Radulescu et Samson, 1967).

76 De nombreux restes de la faune tamiénienne de Semibalki, mer d'Azov, appartiennent sûrement à *P. obscurus* : ils ont été décrits par Baigusheva comme *Eucladoceros aff. orientalis* et *P. verticornis* (Baigusheva, 2000). *P. obscurus* est associé dans les faunes

mentionnées ci-dessus à des cervidés de paysages ouverts comme l'Elan primitif de Semibalki et de Salcia et *Dama farnetensis* (= *Dama eurygonos*) de Cava liberatori (fig.21).

- 77 La présence d'un Daim archaïque, *Dama cf. vallonnetensis* dans la faune de Ceysaguet n'est pas surprenante. Des formes de daims primitifs de type *eurygonos/ vallonnetensis* avec des andouillers simples sans palmation sont connues dans le Pleistocène inférieur d'Italie (Azzaroli, 1947 - Petronio, 1979) et dans le sud de la Moldavie (non publié). De Lumley *et al.* (1998) a décrit *Dama vallonnetensis* associé à un grand Cerf désigné comme "*Praemegaceros*" s. l. n.sp. au Vallonnet.
- 78 On peut donc penser que le Daim villafranchien habitait principalement les régions européennes à climat sec et chaud (fig. 23).
- 79 Les données bibliographiques relatives à *E. ctenoides* et *M. rhenanus* permettent de penser que ces deux espèces de Cervidés peuplaient à la fin de l'histoire des faunes villafranchiennes les régions d'Europe de l'Ouest. *P. obscurus* est connu seulement à la périphérie dans les régions nord-ouest, sud et sud-est de l'Europe, tandis que le Daim archaïque, *Dama* de type *vallonnetensis*, habitait préférentiellement les zones sud de l'Europe ; Il ne fait pas de doute que la distribution des Cerfs villafranchiens était conditionnée par des facteurs éco-géographiques ce qui permet de caractériser les zones climatiques villafranchiennes.
- 80 L'étude des Cerfs de Ceysaguet permet déjà d'avancer que le site se situe dans une zone de confluence entre les cortèges fauniques ouest-européens adaptés à un climat tempéré et ceux des zones sud-européennes inféodés à des conditions plus sèches et plus chaudes.

Remerciements

Ce travail a été rendu possible grâce au Ministère de la Culture (DRAC Auvergne) et à EGIDE qui ont pris en charge les voyages et les frais de séjour de R. C. en France.

R.C. remercie particulièrement M. Georges Diener (Ambassade de France en Moldavie) pour avoir rendu possible son stage à la MMSH d'Aix-en-Provence, les membres de l'UMR 6636 pour leur aide et le Professeur Torre qui lui a facilité l'accès aux collections du Museum de Paléontologie et de Géologie de l'Université de Florence.

Les auteurs tiennent à remercier Françoise Delpech pour sa relecture attentive du manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

ABBAZZI L. 1995 - *Megaceroïdes obscurus* from the Val di Chiana (Cava Liberatori, Tuscany, Central Italy, f.u., early Pleistocene). Remarks on the early evolution and systematical of *Megaceroïdes*. *Boll. Società Paleont. Ital.*, 34 (Z), p. 223-234. Modena.

ABBAZZI L., CROITOR R., DAVID A. 1999 - *Megaceroïdes obscurus* (Azzaroli, 1953) (*Mammalia, Cervidae*) from early Pleistocene sites of Eastern Moldova. *Acta zool. cracov.*, 42 (3), p. 377 -392. Krakow.

AMBROSETTI P. 1967 - Cromerian fauna of the Rome area. *Quaternaria*, 9, p. 267 - 284. Rome.

- AOUADI N. 1999 - Etude préliminaire des restes crâniens de chevaux villafranchiens (Ceys­sa­guet, Haute-Loire). *Bull. Mus. Antropol. Prehist. Monaco*, 40, p. 23 - 43. Monaco.
- AOUADI N., BONIFAY M.F. 1998 - Etudes paléontologique et taphonomique des restes de Proboscidiens (Ceys­sa­guet, Haute-Loire) *Bull. Musée Anthropol. préh. Monaco*, 39, p. 17 - 27. Monaco.
- AZZAROLI A. 1947 - I cervi fossili della Toscana. *Paleontographia Italica*, XLIII, p. 46-81. Pisa.
- AZZAROLI A. 1953 - The deer of the Weybourn Crag and Forest Bed of Norfolk. *Bull. Brit.Mus. (Nat.Hist.), Geol.*, 2, 1, p. 1 - 96, London.
- AZZAROLI A. 1979 - Critical remarks on some giant deer (genus *Megaceros* Owen) from the Pleistocene of Europe. *Paleontografia Italica*, 71 (n.ser. v.XLI), p. 5-16. Pisa.
- AZZAROLI A. 1992. The cervid genus *Pseudodama* n.g in the Villafranchian of Tuscany. *Paleontographia Italica*, 79, p. 1-41, Pisa
- AZZAROLI A., MAZZA P. 1992 - The Cervid genus *Eucladoceros* in the early Pleistocene of Tuscany. *Paleontographia Italica*, 79, p. 43-100 . Pisa
- AZZAROLI A., MAZZA P. 1993 - Large early Pléhistocene deer from Pietrafitta lignite mine, Central Italy . *Paleontographia Italica*, 80, p. 1-24. Pisa.
- BAIGUSHEVA V. S. 2000 - New data on Tamanian faunal assemblage from the excavations near village Semibalki (Priazovie). (en russe). *Istoriko-archeologicheskije issledovania v Azove i na Nizhnem Donu v 1998 g.*, 16, p. 27—57. Azov.
- BARRATA F. 1998 - *Fracturations et traces au très ancien Paléolithique : étude des tibias de chevaux du gisement de Ceys­sa­guet (Haute Loire)*. Mémoire de Maîtrise de Préhistoire, Université de Provence, Aix-Marseille I.
- BONIFAY M.F. 1986 - Intérêt des études taphonomiques au Pléistocène ancien : Soleihac et Ceys­sa­guet (Blanzac, Haute -Loire) . *Bull. Mus. Hist. Nat.*, Paris, 4° série, 8, section C, 2 , p. 269 - 281.Paris.
- BONIFAY M.F. 1991 - Ceys­sa­guet (Lavoute-sur-Loire). *Bilan scientifique, 1991*. D.R.A. Auvergne, Ministère de la Culture Ed., 3, p. 32.Clermont-Ferrand.
- BONIFAY M.F. 1995 - Apport des grandes faunes villafranchiennes du massif central français dans le cadre général du Plio-Pléistocène. 117° cong. nat. soc. sav. « *Vivre en moyenne montagne* », p. 55 - 64. Editions CTHS. Paris.
- BŒUF, O., GERAADS, D. ET GUTH, C. 1992 - Cervidés Villafranchiens de Blassac-la-Girondie (Haute-Loire, France). *Annales de Paléontologie*, 78 (3), p. 159-187. Paris.
- BOULE M. 1889 - Les prédécesseurs de nos canidés. *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences*, Janvier 1889. Paris.
- BOUT, P., AZZAROLI A. 1952 - Stratigraphie et Faune du creux de Peyrolles près Perrier (Puy de-Dôme). *Annales de Paléontologie*, 38, p. 3-22. Paris.
- DAWKINS W. B. 1878 - Contribution to the history of the European Miocene and Pliocene strata. *Quat. J. Geol. Soc. London*, 34, 134, p. 402 - 420. London.
- DEPERET Ch., MAYET L. 1910 - Le gisement de Senèze et sa faune paleomammalogique. Assoc. Fr. Avanc. Sc., C.R. 39° session Toulouse, *Notes et Mémoires*, II, p. 261 - 263. Paris.
- DIETRICH W. O. 1938 - Zur Kenntnis der Oberpliocaenen echten Hirsche. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft*, 90 (5), p. 261-267. Berlin.

- DE VOS J., MOL D., J. REUMER W.F. 1995 - Early Pleistocene Cervidae (*Mammalia Artyodactyla*) from the Oosterschelde (the Netherlands), with a revision of the cervid genus *Eucladoceros* Falconer, 1868. *Deinsea*, 2, p. 21 - 95. Rotterdam.
- DI STEFANO G., PETRONIO C. 1997 - Origin and relationships among Dama-like cervids in Europe. *N.Jb.Geol. Palaeont. Abh.*, 207, p. 37 - 55. Stuttgart.
- DUBOIS E. 1904 - On an equivalent of the Cromer Forest-bed in the Netherlands. *Kon.Akad.Wetensch.Proc.Sect.Sci.*, 7, 3, p. 214 - 222. Amsterdam.
- HADJIOUIS D. 1990 - *Megaceroides algericus* (Lydekker, 1890), du gisement des Phacochoeres (Alger, Algérie). Etude critique de la position systématique de *Megaceroides*. *Quatemaire*, 3-4, p. 247—258. Paris.
- HEINTZ E. 1970 - Les Cervidés Villafranchiens de France et d'Espagne. *Memoires du Museum national d'histoire naturelle*, (C) 22, p. 1-303. Paris.
- KAHLKE H.-D. 1956- Die Cervidenreste aus den Altpleistozänen Ilmkiesen von Süssenborn bei Weimar. *Akademien Verlag*, p. 1 -3. Berlin.
- KAHLKE H.-D. 1965 - Die Cerviden-Reste aus dem Tonen von Voigtstedt in Thüringen. *Palaontologische Abhandlungen.*, A, 2, Heft 2/3, p. 381 -431, Berlin.
- KAHLKE H.-D. 1997 - Die Cerviden-Reste aus dem Unterpleistozän von Untermassfeld in : *Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen)*. Monographien des Römisch Germanischen Zentralmuseums Mainz, 40 (1), p. 181—275. Mainz.
- LISTER A. M. 1993 - The stratigraphical significance of deer species in the Cromer Forest-bed Formation. *Journal of Quaternary Sciences*, 8 (2), p. 95 - 108. Chichester.
- LUMLEY DE, H., H.D. KAHLKE, A.-M. MOIGNE, P.-E. MOULLÉ 1988- Les faunes de grands mammifères de la grotte du Vallonet, Roquebrune-Cap-Martin. *L'Anthropologie*, 92, (2), p. 465-496, Paris.
- PETRONIO C. 1979 - *Dama nestii eurygonos* Azz. di Capena (Roma). *Geologica Romana*, 18, p. 105-125, Roma.
- PFEIFER TH. - 1997 - *Dama (Pseudodama) reichenau* (Kahlke, 1996) (*Artiodactyla : Cervidae, Cervini*) aus den Mosbach-Sanden (Wiesbaden-Viebrich). *Mainzer naturwiss. Archiv*, 35, p. 31-59, Mainz.
- RADULESCO C., SAMSON P. 1967 - Sur un nouveau cerf mégacérin du Pléistocène moyen de la dépression de Brasov (Roumanie). *Geologica Romana* 6, p. 317-344, Roma.
- SAMSON P., RADULESCO C., KISGYÖRGY Z. 1970 - Nouvelles données sur la faune de mammifères du Villafranchien inférieur de Capeni-Virghis (dépression de Brasov, Roumanie). *Eiszeitalter u. Gegenwart*, 22, p. 64 -88. Öhringen.
- SAVI F., SISMONDA A. 1841 - Sez. Geol. Min. Paleont. Atti Terz. Riun. Sci. Ital. , p. 107 - 193, Firenze.
- SCHAUB S. 1941 - Die kleine Hirschart aus dem Oberpliocen von Senèze (Hte Loire). *Eclog. Geol. Helv.*, 34, 2, p. 264 - 271, Basel.
- VAN der MADE J. 1999 - On *Euraxis*, on the rules of the ICZN, on methodology. *N. Jb. Geol. Palaeont. Mh.*, (11), p. 676—678, Stuttgart.
- VISLOBOKOVA I.A. 1990 - Fossil deer of Eurasia (en russe). *Transactions of the Paleontological Institute*, 240, p. 1-206, Moscow.

RÉSUMÉS

Le gisement de Ceys­sa­guet (Haute-Loire) a livré de nombreux fossiles dont un grand nombre de restes de Cervidés ; ceux -ci se répartissent en quatre espèces, deux de grande taille (*Eucladoceros ctenoides*, *Praemegaceros obscurus*) et deux de taille moyenne (*Metacervoceros rhenanus*, *Dama cf vallonnetensis*).

De nombreux problèmes de systématique et de synonymie sont discutés afin de comprendre la position systématique des Cerfs de Ceys­sa­guet.

L'occasion de cette étude, les auteurs replacent ces quatre espèces de Cervidés dans l'histoire des cervidés villafranchiens d'Europe et analysent leur distribution géographique.

The fossiliferous site Ceys­sa­guet (Haute-Loire) has yielded many fossils which belong to two large-sized deer (*Eucladoceros ctenoides*, *Praemegaceros obscurus*) and two medium-sized deer (*Metacervoceros rhenanus*, *Dama cf vallonnetensis*). Numerous problems of systematics and synonymy of medium and large-sized Villafranchian deer are discussed in order to reveal the systematical position of the deer of Ceys­sa­guet.

An attempt is made to find a place for these four deer species in the history of Villafranchian deer of Europe and to analyse their geographical distribution.

INDEX

Mots-clés : Cervidés, faunes villafranchiennes, gisement de Ceys­sa­guet, Massif central français, Pléistocène inférieur

Keywords : Cervids, Ceys­sa­guet site, french central Massif, inferior Pleistocene, villafranchian faunas

AUTEURS

ROMAN CROITOR

Departement of Paleozoology - Institute of Zoology - Academiei str. 1 - 2028 Kishinau - Moldavie

MARIE-FRANCOISE BONIFAY

U.M.R. 6636 - MMSH - 5, rue du Château de l'Horloge - BP 647 - Aix-en-Provence Cedex 2