



Paléontologie systématique (Vertébrés)

Ammotragus europaeus : une nouvelle espèce de Caprini
(Bovidae, Mammalia) du Pléistocène inférieur à la grotte
du Vallonnet (France)

Pierre-Élie Moullé ^{a,*}, Anna Echassoux ^b, Bienvenido Martinez-Navarro ^c

^a Musée de préhistoire régionale, rue Lorédan-Larchey, 06500 Menton, France

^b Laboratoire départemental de préhistoire du Lazaret, parc de la villa « La Côte », 33 bis, bd Franck-Pilatte, 06300 Nice, France

^c ICREA, Grup d'Autoecologia Humana, Àrea de Prehistòria, Un. Ass. CSIC, Universitat Rovira i Virgili, Pl. Imperial Tarraco, 43005 Tarragona, Espagne

Reçu le 5 avril 2004 ; accepté après révision le 20 septembre 2004

Présenté par Henry de Lumley

Résumé

Une nouvelle espèce d'*Ammotragus* est décrite à partir de fossiles provenant de l'ensemble III de la grotte du Vallonnet (Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes, France). Ces fossiles étaient auparavant attribués au genre *Ovis*, mais le ré-examen de la collection dentaire du gisement ainsi que la première étude d'un fragment crânien montrant les compartiments moyens droit et gauche des sinus frontaux caudaux, les pariétaux, les temporaux et le basisphénoïde, ont permis de mettre en évidence des différences anatomiques claires avec les genres de la tribu des Caprini : *Ovis*, *Capra*, *Hemitragus*, et de la tribu des Ovibovini : *Soergelia*. À l'opposé, des similitudes sont observées avec le genre *Ammotragus*, connu jusqu'alors seulement en Afrique du Nord. L'ensemble III du Vallonnet est contemporain de l'épisode paléomagnétique de Jaramillo et a un âge de 1 Ma. Des dents similaires à celles de l'*Ammotragus* du Vallonnet ont été découvertes dans le site de Fuente Nueva-3 (Orce, Andalousie, Espagne). **Pour citer cet article** : P.-É. Moullé et al., C. R. Palevol 3 (2004).

© 2004 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Abstract

***Ammotragus europaeus*: a new species of Caprini (Bovidae, Mammalia) from the Early Pleistocene site of Vallonnet (France).** A new species of the genus *Ammotragus* is described from the assemblage III of Vallonnet cave (Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes, France). These remains were interpreted as *Ovis*, but the re-study of the dental collection from the site and a first study of a partial braincase with the basal internal region of the horn-core pedicels, the parietals, the temporals, and the basisphenoid bones, show anatomical differences with the Caprini genera *Ovis*, *Capra*, and *Hemitragus* and the Ovibovini genus *Soergelia*. At the opposite, anatomical similarities of the Vallonnet material to the extant North-African Caprini genus

* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : mpmenton@ac-nice.fr (P.-É. Moullé).

Ammotragus are observed. The age of Vallonnet cave is dated by palaeomagnetic techniques at about 1.0 Ma. Teeth remains similar to the Vallonnet species have been found at Fuente Nueva-3 (Orce, Andalusia, Spain). **To cite this article: P.-É. Moullé et al., C. R. Palevol 3 (2004).**

© 2004 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Mots clés : Caprini ; nouvelle espèce ; grotte du Vallonnet ; Pléistocène inférieur ; France

Keywords: Caprini; new species; Vallonnet cave; Early Pleistocene; France

Abridged English version

Introduction

The site of the Vallonnet cave has yielded a characteristic epi-Villafranchian fauna of the late Early Pleistocene [7]. The site is dated to the Jaramillo normal palaeomagnetic chron [6]. The fossil specimens described here were first attributed to *Ovis* sp. [9].

Description of the new species

Family : Bovidae Gray, 1821

Sub-family: Caprinae Gill, 1872

Tribe : Caprini Simpson, 1945

Genus : *Ammotragus* Blyth, 1840

Species : *Ammotragus europaeus* sp. nov.

Holotype: skull fragment Val B7 377 (Fig. 1) with internal right and left frontal sinus, a part of right and left parietal and temporal bones, and the basisphenoid.

Measurements of the specimen (mm): breadth, 107; length, 104; height: 104.

Biometric data: traversal diameter of the right frontal sinus, 69.0 (around 140 mm for the breadth of the skull); external biparietal breadth, 95.6; internal biparietal breadth, 81.5; distance between the medial sides of the temporal articular facets, 68.5.

Paratypes:

- Val B9 BJ13 751: horizontal branch of a left hemimandible with P3–M3 [9 (figs. 8 and 9, p. 304, and fig. 10, p. 305)];
- Val C8 B2 1864, Val A8 AI19 654: left upper M2–M3 [9 (fig. 3 and 4, p. 294, and fig. 5, p. 295)];
- Val A6 B2 6509: distal end of a right metatarsal [9 (fig. 15, p. 313)].

Derivatio nominis: It indicates the presence of a fossil species in Europe, which belongs to a genus that was only known in North Africa.

Holotype and paratypes are stored in the ‘Musée de Préhistoire régionale’, Menton, France.

Locality: Vallonnet cave, Roquebrune-Cap-Martin (Alpes-Maritimes, France).

Stratigraphy: level III, contemporaneous to the Jaramillo normal palaeomagnetic chron.

Diagnosis: large-sized Caprini. Skull (Fig. 1): it has a convex dorsal parietal wall, and the limit between the upper and the lateral parietal walls is marked by a soft curve with a thin crest similar to that in the skull of *Ammotragus lervia*. The temporal articular facet is round as it is in *A. lervia*. The parieto-frontal angle is perpendicular, similar as in *A. lervia*. Teeth (Fig. 2, Table 1): premolars larger than in *A. lervia*. Molars robust with large labio-lingual diameter. There is an enamel island in-between the fossettes of the upper molars (this characteristic is also present in *A. lervia* and absent in fossil and extant *Ovis ammon*). The M³ metastyle is mesio-distally not developed. The M³ distal wall is less concave than in *A. lervia*, which is also less concave than in fossil and extant *Ovis ammon*. The lower molars show well-developed Caprini fold, and mesostylid is present in the apical region of the crown. The general anatomy of the Vallonnet dental specimens suggests that this bovid corresponds to a robust and primitive new species of the genus *Ammotragus*. The scarce postcranial skeleton of this species recorded in Vallonnet corresponds to a form little bit larger than the extant *Ammotragus lervia*.

Discussion

Ammotragus europaeus occurs in the second half of the Early Pleistocene of southern Europe. It is recorded in Vallonnet and also in Fuente Nueva-3 (Orce, Andalusia, Spain, approx. 1.2 Ma [8,11]). This new species represents an interesting biochronological data. In the Caprinae sub-family, a brachyodont Ovibovini of the genus *Soergelia* (*S. minor* and *S. brigittae*) occurs in the first half of the Early Pleistocene at Dmanisi (Georgia) [10], Apollonia (Greece) [5], and Venta Micena

(Orce, Spain) [10]. This form is replaced during the second half of the Early Pleistocene by the Caprini *Ammotragus europaeus* in the Mediterranean Europe. In central Europe, another species of *Soergelia*, *S. elisabethae* [12,4], with more hypsodont teeth and larger than *S. minor* or *S. brigittae*, occurs during the colder climate recorded at the beginning of the Middle Pleistocene. At this time, the genus *Ovis* also reaches Europe [1] (Fig. 3).

1. Introduction

La grotte du Vallonnet (Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes, France) livre une faune de la seconde moitié du Pléistocène inférieur, dite « épivillafranchienne », associée à une industrie lithique archaïque [6,7,9]. Ces découvertes proviennent de l'ensemble stratigraphique III, qui est contemporain de l'épisode paléomagnétique de Jaramillo [3,6].

Le matériel qui a permis la détermination du Caprini *Ammotragus europaeus* n. sp. décrit ici était auparavant attribué à *Ovis* sp. [9].

2. Description de la nouvelle espèce

Famille : Bovidae Gray, 1821

Sous-famille : Caprinae Gill, 1872

Tribu : Caprini Simpson, 1945

Genre : *Ammotragus* Blyth, 1840

Espèce : *Ammotragus europaeus* sp. nov.

Holotype : fragment de crâne Val B7 377 (Fig. 1). Il conserve les compartiments moyens droit et gauche des sinus frontaux caudaux (sans la paroi externe des frontaux), une partie des pariétaux et temporaux droit et gauche, et le corps du basisphénoïde.

Mesures maximales du fragment (en mm) : transversale, 107 ; longitudinale, 104 ; verticale (du basisphénoïde au point le plus haut de la jonction des compartiments moyens des sinus frontaux caudaux), 104.

Données biométriques : diamètre transverse du compartiment moyen du sinus frontal caudal droit, 69,0 (ce qui permet d'évaluer à environ 140 mm la largeur du crâne aux bords externes de ces sinus) ; largeur bipariétale externe, 95,6 ; largeur bipariétale endocrânienne maximale, 81,5 ; distance entre les bords médiaux des tubercules articulaires de l'os temporal : 68,5.

Paratypes

- Val B9 BJ13 751 : branche horizontale de mandibule gauche avec P₃–M₃ [9 (Figs. 8,9, p. 304, et fig. 10, p. 305)] ;
- Val C8 B2 1864–Val A8 AI19 654 : série supérieure gauche M²–M³ [9 (Figs. 3, 4, p. 294, et Fig. 5, p. 295)] ;
- Val A6 B2 6509 : extrémité distale de métatarsien droit [9 (Fig. 15, p. 313)] ;
- Val A8 AI16 592 : phalange intermédiaire postérieure [9 (Figs. 11,12, p. 309)].

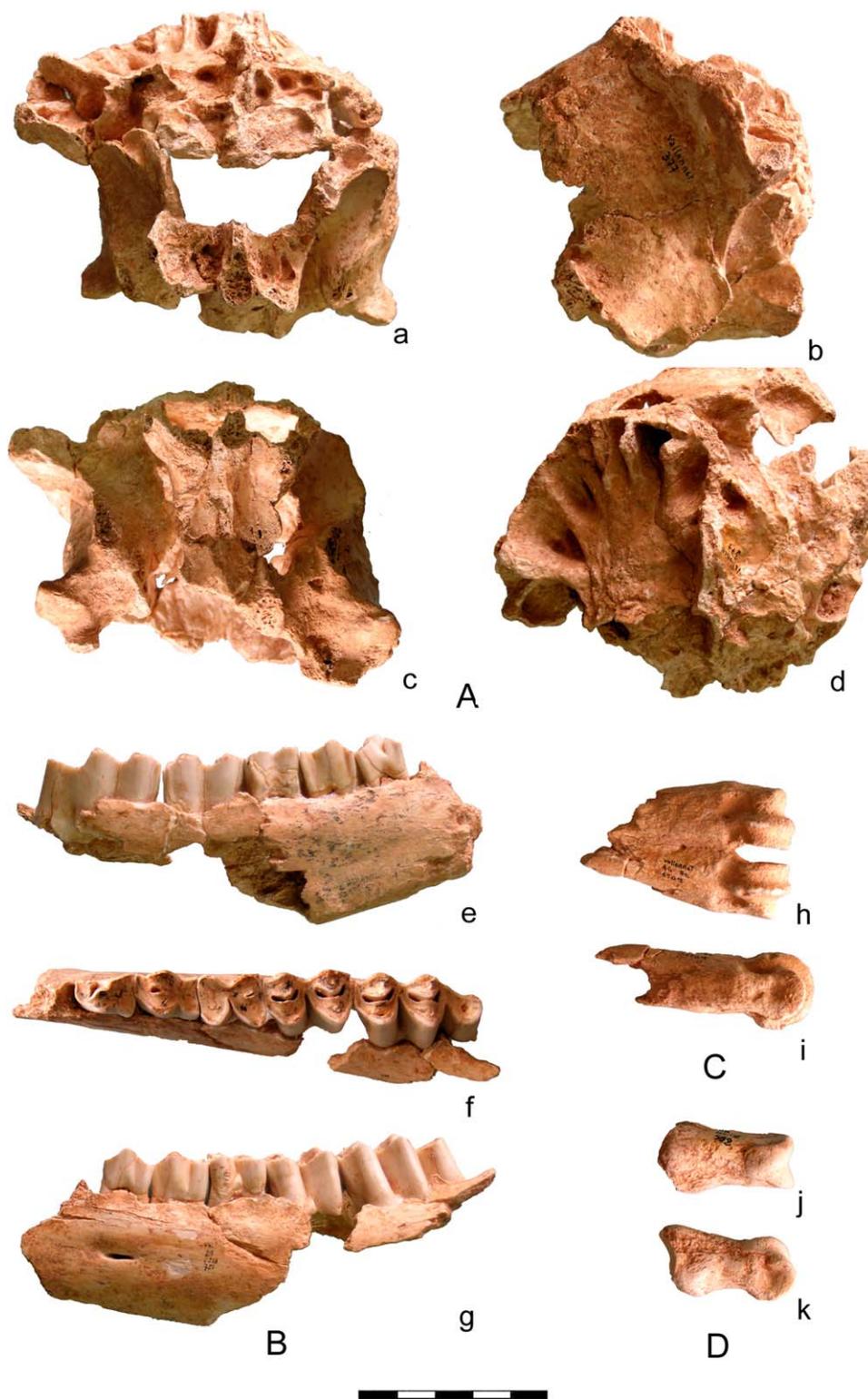
Derivatio nominis : indique la présence en Europe d'une espèce fossile appartenant à un genre auparavant connu seulement en Afrique du Nord.

Holotype et paratypes déposés au Musée de Préhistoire Régionale de Menton, Alpes-Maritimes (France).

Localité type : grotte du Vallonnet, située sur la commune de Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes (France).

Niveau stratigraphique : ensemble III, niveau sablo-argilo-limoneux contemporain de l'épisode paléomagnétique de Jaramillo.

Diagnose : Caprini de grande taille. Paroi pariétale dorsale convexe. Passage entre la paroi pariétale supérieure et la paroi pariétale latérale en courbure douce, avec présence d'une crête fine, comme chez *Ammotragus lervia*. Bord médial de la surface d'articulation pour le condyle mandibulaire de forme arrondie comme chez *Ammotragus lervia*. À la base de la cheville osseuse, côté latéral, en arrière de l'orbite, le frontal et le pariétal forment un angle droit. Le frontal présente une extension latérale supportant une portion latérale de la base de la cheville osseuse. Une telle extension latérale est présente chez *Ammotragus lervia* et absente chez *Ovis ammon* et chez *Capra*. Les tailles des prémolaires sont importantes par rapport à celles des molaires, plus que chez *Ammotragus lervia*. Les molaires sont robustes (largeur importante par rapport à la longueur). Présence d'un îlot entre les fossettes sur les molaires supérieures (présent chez *Ammotragus lervia* et absent chez l'*Ovis ammon* fossile et chez *Capra*). La M3/ possède un métastyle peu étiré vers le côté distal et une paroi distale peu concave, comme chez *Ammotragus lervia* (caractères plus accentués chez l'*Ovis ammon* fossile, chez *Capra*, le métastyle est très développé vers le côté distal). Les molaires inférieures peuvent porter un pli caprin et un mésostylide bien individualisé vers la face occlusale. La den-



ture du bovidé du Vallonnet est celle d'un *Ammotragus* robuste et primitif. Les deux os du squelette post-crânien connus au Vallonnet correspondent à des individus un peu plus grands que l'*Ammotragus lervia* actuel.

3. Description anatomique détaillée de l'holotype : crâne Val B7 377 et comparaison avec la morphologie d'*Ammotragus*, d'*Ovis* et de *Capra*

Fragment crânien qui conserve les compartiments moyens droit et gauche des sinus frontaux caudaux (sans la paroi externe des frontaux), les parties postérieures des cavités orbitaires, les tubérosités articulaires des temporaux incomplètes et la cavité endocrânienne presque entière. Le côté droit est plus complet que le côté gauche. En arrière de la cavité orbitaire, au niveau de la suture fronto-pariétale et à la base de la partie latérale du sinus frontal, le pariétal et le frontal forment un angle droit. Les compartiments moyens droit et gauche des sinus frontaux caudaux sont contigus. L'absence de la partie rostrale des sinus frontaux ne permet pas de reconstituer la forme complète de la section de la cheville osseuse. À partir de la forme anguleuse du bord postéro-interne des sinus frontaux, il est possible de déduire l'existence d'une crête postéro-interne sur la cheville osseuse. La région pariétale est convexe. Le corps du basisphénoïde est massif et large.

3.1. Comparaison du crâne Val B7 377 de *Caprini* du Vallonnet avec des crânes d'*Ammotragus lervia* actuels et d'*Ovis ammon* actuel (individu mâle A 10790), conservés au laboratoire d'anatomie comparée du Muséum national d'histoire naturelle (Paris) et des crânes de *Capra caucasica* et *Capra cylindricornis* actuels conservés au département de zoologie du musée d'État de Géorgie (Tbilissi)

- Base de la cheville osseuse, côté latéral en arrière de l'orbite, au niveau de la suture fronto-pariétale :

Ammotragus = angle marqué, frontal perpendiculaire au pariétal.

Ovis = angle absent.

Capra = angle absent.

Val B7 377 = angle marqué, frontal perpendiculaire au pariétal et encore plus étendu latéralement que chez l'*Ammotragus lervia*.

- Pariétaux, face supérieure.

Ammotragus = convexes.

Ovis = plats.

Capra = convexes, plus allongés et étroits (dans le sens antéro-postérieur).

Val B7 377 = surface de l'os altérée, mais une forme générale convexe est décelable.

- Pariétal, passage entre la face supérieure et la face latérale :

Ammotragus = courbure douce, avec une crête fine.

Ovis = faces perpendiculaires, courbure brusque, sans crête.

Capra = courbure douce, avec crête peu marquée.

Val B7 377 = courbure douce, avec une crête fine.

- Crête postéro-interne de la cheville osseuse.

Ammotragus = présente.

Ovis = absente.

Capra = absente.

Val B7 377 = il est possible de déduire l'existence d'une crête postéro-interne de la forme du bord postérieur du compartiment moyen droit du sinus frontal caudal.

- Tubercule articulaire de l'os temporal.

Ammotragus = bord médial de forme plutôt arrondie.

Capra = bord médial de forme plutôt arrondie.

Val B7 377 = bord médial de forme arrondie.

- Région pariéto-temporale, côté latéral.

Ammotragus = plus haute que chez *Ovis*.

Ovis = moins haute que chez *Ammotragus*.

Capra = moins haute que chez *Ammotragus*.

Val B7 377 = encore plus haute que chez l'*Ammotragus* actuel.

Fig. 1. (A) Holotype : crâne Val B7 377, (a) vue frontale, (b) vue latérale droite, (c) vue basale, (d) vue supérieure. (B) Paratype : mandibule gauche Val B9 BJ13 751, avec P₃, P₄, M₁, M₂, M₃, (e) vue linguale, (f) vue occlusale, (g) vue labiale. (C) Paratype : métatarsien droit Val A6 B2 6509 (extrémité distale), (h) vue dorsale, (i) vue latérale. (D) Paratype : phalange intermédiaire postérieure Val A8 A118 592, (j) vue dorsale, (k) vue latérale.

(A) Holotype: skull Val B7 377, (a) frontal view, (b) right lateral view, (c) basal view, (d) superior view. (B) Paratype: left mandible Val B9 BJ13 751, with P₃, P₄, M₁, M₂, M₃, (e) lingual view, (f) occlusal view, (g) labial view. (C) Paratype: right metatarsal Val A6 B2 6509, distal end, (h) dorsal view, (i) lateral view. (D) Paratype: posterior middle phalanx Val A8 A118 592, (j) dorsal view, (k) lateral view.

Le spécimen Val B7 377 a également été comparé avec *Hemitragus albus* et *Soergelia minor*. Il apparaît que la morphologie du crâne du Vallonnet diffère radicalement de ces genres dans ses régions fronto-pariétales et temporales.

Les caractères observés sur le crâne de bovidé du Vallonnet le font correspondre au genre *Ammotragus*.

4. Dents jugales

Les dents jugales du bovidé du Vallonnet sont robustes et la série prémolaire est particulièrement développée (Tableau 1). Il est possible d'évaluer le rapport série prémolaire/série molaire sur la mandibule Val B9 BJ13 715. Le rapport est de 58,5%, valeur élevée qui évoque l'archaïsme de la dentition de cette espèce, par rapport notamment à l'espèce *A. lervia* [exemplaires actuels (Anatomie comparée, MNHN : A12135, 45,5% et 1930–241, 47,7% ; exemplaire fossile d'Afalou en Algérie (F3247 IPH, MNHN) : 45,8%]. À titre indicatif, le rapport chez *Soergelia minor* (VM84-CIII-E9–23) est de 60,9%. Chez un exemplaire d'*Ovis ammon* actuel (Anatomie comparée, MNHN : A10790), ce rapport est de 37,1%. Toutes les prémolaires et molaires supérieures sont triradiculées et leur émail est fin. Les molaires supérieures ne présentent pas d'entostyle et les molaires inférieures ne portent pas d'ectostylide.

Une comparaison est proposée avec les morphologies d'*Ammotragus lervia* actuel et fossile, d'*Ovis ammon* actuel et fossile, de *Capra* actuel et fossile, et un représentant du genre *Soergelia*. La comparaison avec *Soergelia* a été entreprise en raison de l'évocation de l'attribution du bovidé du Vallonnet à ce même taxon [2]. Il s'avère que, par divers caractères, dont la différence marquée d'hypsodontie entre les dents du Vallonnet et de *Soergelia*, l'attribution à ce genre est exclue.

4.1. Prémolaires supérieures

P² : La morphologie est variable : la face linguale peut être concave et bilobée ou plane, le style antérieur, face vestibulaire, peut être développé ou réduit et le pilier a une importance variable. Le diamètre vestibulo-lingual est plus important du côté distal que du côté mésial. La face mésiale est plane. L'épaisseur

de l'émail est plus forte du côté vestibulaire. La P² chez *Soergelia minor* présente des faces mésiale et linguale nettement convexes, et il n'y a pas de style antérieur marqué. En vue occlusale, la forme de la P² d'*Ammotragus* est trapézoïdale, en raison de la surface plane du côté mésial. Chez *Ovis*, le côté mésial est arrondi, chez *Capra* également. La morphologie de la P² du Vallonnet correspond à *Ammotragus*.

P³ et P⁴ : Ces dents sont unilobées. Les styles sont peu marqués et la face vestibulaire est assez plane en raison du faible développement du pilier. En vue mésiale ou distale, la différence de morphologie avec *S. minor* est nette. Au Vallonnet, le DVL se réduit faiblement du collet vers le côté occlusal, alors que cette réduction est importante chez *S. minor*. Chez cette dernière forme, un bourrelet marqué matérialise le collet. Ce bourrelet est absent au Vallonnet.

4.2. Molaires supérieures

Les styles sont développés. En vue occlusale, un îlot d'émail de forme allongée s'observe entre les fossettes. Ce caractère est présent chez *Ammotragus lervia* et absent chez les genres *Ovis* et *Capra*. Les troisièmes molaires du Vallonnet possèdent un métastyle moins développé que chez les exemplaires d'*Ovis* avec lesquels il a été comparé. Ce caractère le rapproche également du genre *Ammotragus*. Le côté distal du lobe postérieur présente, au Vallonnet, une paroi peu ou pas concave en arrière du métastyle, alors que chez *Ovis*, cette paroi présente une concavité marquée qui fait ressortir davantage encore le métastyle. Chez *Ammotragus lervia*, ce caractère est moins marqué. Chez *Capra* (*C. ibex*, *C. caucasica*, *C. cylindricornis*), le métastyle est très développé dans le sens distal. Il forme une véritable aile à la base de la couronne. La distinction avec la morphologie de *Soergelia* est évidente : chez *S. minor*, en vue mésiale ou distale, un bourrelet marqué est visible au niveau du collet (côté lingual), puis on observe une diminution rapide du DVL vers la face occlusale. Les molaires du Vallonnet possèdent un collet beaucoup moins renflé et la diminution du DVL vers la face occlusale est moins accentuée. La comparaison avec des molaires supérieures d'*Ovis ammon antiqua* de l'Arago montre également des différences nettes : les molaires d'*Ovis* de l'Arago ont, en proportion, un DVL au collet nettement plus faible par rapport au DMD. En vue mésiale ou distale,

Tableau 1

Dimensions des dents jugales supérieures et inférieures d'*Ammotragus europaeus* n. sp. du Vallonnet et de Fuente Nueva-3Upper and lower cheek teeth measurements of *Ammotragus europaeus* n. sp. from Vallonnet and Fuente Nueva-3

	P ²		P ³		P ⁴		M ¹			M ²			M ³		
	DMD	DVL	DMD	DVL	DMD	DVL	DMD	DVLant.	DVLpost.	DMD	DVLant.	DVLpost.	DMD	DVLant.	DVLpost.
Val C8 B2 1864	—	—	—	—	—	—	—	—	—	22,5	21,3	21,7	—	—	—
Val A8 AI19 654	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	26,5	20,4	18,1
Val B4 R R11683	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	27,1	20,2	15,6
Val B8 B2 586	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	25,0	19,6	14,9
Val A8 B1 192	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	24,8	18,4	14,3
Val E9 EJ0 R20055	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	27,7	21,1	16,8
Val B5 BF2 45	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	25,3	19,9	16,6
Val A6 AG13 8258	—	—	—	—	—	—	—	—	—	21,5	21,6	20,5	—	—	—
Val Z6 ZG9 302	—	—	—	—	—	—	—	—	—	21,0	22,5	21,4	—	—	—
Val B8 BI10 R20338	—	—	—	—	—	—	—	—	—	22,2	21,8	20,1	—	—	—
Val A6 C 6639	—	—	—	—	—	—	—	—	—	24,1	19,9	16,9	—	—	—
Val E7 Bo R10000	—	—	—	—	—	—	—	—	—	19,7	—	—	—	—	—
Val B4 R R11642	—	—	—	—	—	—	17,7	20,1	19,8	—	—	—	—	—	—
Val D7 Bc 1424	—	—	—	—	12,9	15,2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Val Z6 ZG7 191	—	—	—	—	13,0	15,2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Val A9 AJ22 R21771	—	—	—	—	15,0	15,8	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Val G9 GJ3 R20058	—	—	14,5	15,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Val E9 EJ0 R20057	—	—	14,2	15,2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Val Z7 ZH7 308	13,3	12,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Val A9 AJ13 329	12,3	12,2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Val B9 BJ16 R20056	12,1	11,7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Val ind R R12075	12,3	11,6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Val A6 AG23 9593	—	—	—	—	13,4	16,0	17,6	19,2	17,6	—	—	—	—	—	—

(suite page suivante)

Tableau 1
(suite)

	M ₁ -M ₃		P ₂		P ₃		P ₄		M ₁			M ₂			M ₃		
	L	DMD	DVL	DMD	DVL	DMD	DVL	DMD	DVLant.	DVLpost.	DMD	DVLant.	DVLpost.	DMD	DVLant.	DVLpost.	
Val B9 BJ13 751	73,5	—	—	14,8	9,8	16,2	11,0	17,2	12,5	13,8	23,6	13,6	14,3	33,1	14,1	13,1	
Val C6 149	—	—	—	—	—	—	—	19,6	12,6	13,7	—	—	—	—	—	—	
Val D2 DC1 R20001	—	—	—	—	—	—	—	18,0	12,6	13,5	—	—	—	—	—	—	
Val B4 BE18 305	—	—	—	—	—	—	—	18,0	12,5	12,6	—	—	—	—	—	—	
Val B6 BG6 R20017	—	—	—	—	—	—	—	18,1	12,6	15,2	—	—	—	—	—	—	
Val ind R R11651	—	—	—	—	—	—	—	19,0	13,9	—	—	—	—	—	—	—	
Val ind R R12038	—	—	—	—	—	—	—	18,9	—	—	—	—	—	—	—	—	
Val B9 BJ11 693	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	21,5	14,5	15,2	-	-	-	
Val B4 R R12499	—	—	—	—	—	—	—	-	-	-	22,2	15,3	14,8	-	-	-	
Val B7 C 752	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	33,5	15,6	15,2	
Val C9 CJ27.872	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	34,0	15,6	15,4	
Val C8 B2 1875	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	36,7	15,8	14,7	
Val B6 C 559(bis)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	31,8	13,8	12,5	
Val A9 AJ9 186	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	34,0	13,6	12,2	
Val D3 DD1 R20000	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	34,8	14,3	13,3	
Val B4 R R11641	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	35,6	14,8	13,4	
Val A6 R R20018	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	31,7	13,0	12,9	
Val B4 R R11584	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Val C6 203	—	—	—	—	—	16,8	10,9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Val B6 C 10106	—	—	—	—	—	15,7	11,4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Val A7 B2 6829	—	—	—	—	—	16,5	11,3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Val ind R R11656	—	—	—	14,5	10,2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Val B7 C 806	—	—	—	13,4	10,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Val B7 303	—	11,5	7,6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Val ind R R11671	—	11,5	7,3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Val Z7 ZH19 1348	—	12,5	9,2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Val Z6 ZG15 685	—	—	—	13,9	10,3	16,0	10,6	18,6	13,0	13,0	21,8	15,3	14,9	—	—	—	
Val B9 BJ13 76	—	—	—	—	—	—	—	20,3	12,9	—	—	—	—	—	—	—	
FN-3-1995-Q-Q9-4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	34,7	14,7	14,4	



Fig. 2. Paratype : M³G Val A8 AI19 654 du Vallonnet (colonne centrale) comparée à la M³G AR C20 CLG8A 1119 d'*Ovis ammon* de l'Arago (colonne de gauche) et à la M³G VM 4019 de *Soergelia minor* de Venta Micena (colonne de droite). De haut en bas : vue linguale, vue occlusale, vue vestibulaire, vue mésiale.

Paratype : left M³ Val A8 AI19 654 from Vallonnet (central column) compared to the left M³ AR C20 CLG8A 1119 of *Ovis ammon* from Arago (left column) and to the left M³ VM 4019 of *Soergelia minor* from Venta Micena (right column). From top to down: lingual view, occlusal view, vestibular view, mesial view.

les molaires d'*Ovis* montrent une absence de renflement au niveau du collet en face linguale, et des faces vestibulaire et linguale pratiquement parallèles (Fig. 2). Les caractères observés sur le genre *Ovis*, qui se distinguent de ceux du bovidé du Vallonnet, se retrouvent chez *Capra* et chez *Hemitragus*. L'observation de la base de la couronne du lobe antérieur, particulièrement de la troisième molaire, apporte également des informations. Chez le bovidé du Vallonnet, une

légère torsion est présente. Cela s'observe également chez *Ovis* et chez *Capra*. Pour ce dernier genre, c'est l'ensemble de la couronne qui présente une torsion par rapport à l'axe du collet. À l'inverse, aucune torsion ne s'observe pour *Hemitragus* et pour *Soergelia*.

4.3. Prémolaires inférieures

P₂ : Cette dent est simple et brachyodonte. Le parastylide ne se distingue pas du paraconide. Elle est légèrement bilobée, alors que la P₂ de *S. minor* est moins nettement bilobée.

P₃ : La dent est bilobée, avec le protoconide et l'hypoconide bien différenciés. Parastylide et paraconide sont divisés. Le paraconide se développe dans le sens distal, avec une importance variable selon les individus. La P₃ d'*Ammotragus lervia*, plus réduite, ne présente pas cette division. Le métaconide est orienté dans le sens disto-lingual (oblique) ou vestibulo-lingual. Chez *Ammotragus lervia* actuel et fossile, *Capra* et *Hemitragus*, le métaconide est oblique. Chez l'*Ovis ammon antiqua* de l'Arago, le métaconide est orienté dans le sens vestibulo-lingual. Chez *S. minor*, le paraconide est moins développé que chez le bovidé du Vallonnet et, comme pour les autres types de dent, la couronne est davantage renflée au niveau du collet.

P₄ : La dent est bilobée, avec le protoconide et l'hypoconide différenciés. La vallée 2 est fermée, métaconide et paraconide étant soudés. Le DMD au collet est proche du DMD de la face occlusale. Ce caractère se retrouve chez *Ammotragus*, alors que chez *Ovis*, le DMD occlusal est nettement supérieur au DMD au collet. La P₄ de *S. minor* se distingue par une base de couronne renflée, en particulier en vue distale.

4.4. Molaires inférieures

Les molaires inférieures peuvent porter un pli caprin et un mésostylide bien individualisés vers la face occlusale. Le diamètre vestibulo-lingual diminue du collet vers la face occlusale. Ce caractère distingue le bovidé du Vallonnet du genre *Ovis*, chez qui les dents inférieures ont des faces vestibulaire et linguale plus ou moins parallèles. Les molaires inférieures de *S. minor* portent un métastylide sur toute la hauteur de la couronne. Toujours sur la face linguale, les piliers sont marqués, mais les murailles ne sont pas très convexes, contrairement à ce qui est observé chez le bovidé du

Vallonnet, dont les piliers sont peu marqués malgré des murailles convexes. Le bovidé du Vallonnet se distingue également de l'*Ovis* de l'Arago par des racines divergentes, alors que celles de l'*Ovis* de l'Arago sont parallèles. Sur la troisième molaire, le troisième lobe est orienté obliquement par rapport au grand axe de la dent. Cette morphologie se retrouve chez *Ammotragus lervia*. Chez *Ovis ammon antiqua*, le troisième lobe est plus aligné, comme pour *Capra* et *Hemitragus*.

5. Squelette post-crânien

Les os du squelette post-crânien sont rares. Une extrémité distale de métatarsien droit et une phalange intermédiaire postérieure correspondent à un bovidé un peu plus robuste que l'*Ammotragus* actuel. Ces

deux ossements font partie des paratypes de la nouvelle espèce.

6. Discussion

La présente étude permet de confirmer l'appartenance du bovidé du Vallonnet à la tribu des Caprini et de le rapprocher du genre *Ammotragus*. Actuellement, ce genre n'existe qu'en Afrique du Nord. Des fossiles d'*Ammotragus* sont connus dans le Pléistocène de cette même région. La nouvelle espèce décrite au Vallonnet diffère de ces formes plus récentes du Pléistocène ainsi que de la forme actuelle. Les prémolaires sont plus développées par rapport aux molaires et les dents sont globalement plus robustes.

Ammotragus europaeus est présent dans la seconde moitié du Pléistocène inférieur de l'Europe méridio-

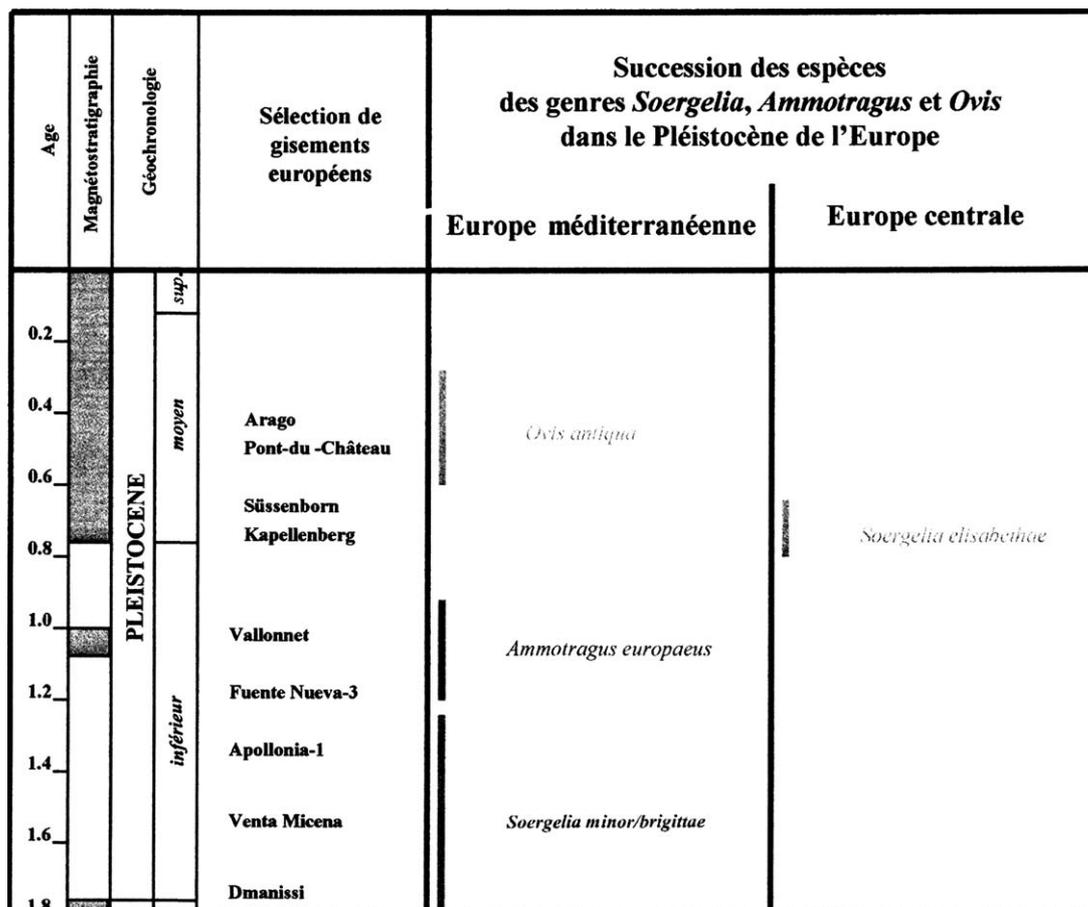


Fig. 3. Registre biostratigraphique des genres *Soergelia*, *Ammotragus* et *Ovis* en Europe.
Biostratigraphic record of the genera *Soergelia*, *Ammotragus* and *Ovis* in Europe.

nale, ses fossiles les plus anciens proviennent de Fuente Nueva-3 et datent d'environ 1,2 Ma [8,11]. *A. europaeus* constitue un intéressant repère biostratigraphique pour le Pléistocène de l'Europe méridionale. Dans la sous-famille des Caprinae, l'Ovibovini *Soergelia* (*S. minor* et *S. brigittae*) est présent durant la première moitié du Pléistocène inférieur à Dmanissi en Géorgie [13], à Apollonia en Grèce [5], et à Venta Micena en Espagne [10]. Cette forme est remplacée en Europe méditerranéenne par le Caprini *Ammotragus europaeus* dans la seconde moitié du Pléistocène inférieur. En Europe centrale, une autre espèce de *Soergelia*, *S. elisabethae* [12,4], aux dents plus hypsodontes, de grande taille et adaptée à des climats plus froids, est présente au début du Pléistocène moyen. C'est aussi à ce moment qu'*Ovis* arrive en Europe [1] (Fig. 3).

Sur le site de Fuente Nueva-3 (Orce, Andalousie, Espagne), une M₂ droite altérée et une M₃ gauche, attribuées préalablement à *S. minor* [8] présentent la même morphologie que les dents du Vallonet et sont à attribuer à *Ammotragus europaeus* n. sp. Le matériel provenant du site de Cueva Victoria (Carthagène, Espagne), attribué à *Ovis antiqua* [2], présente également une morphologie similaire à celle de l'espèce du Vallonet.

La poursuite des investigations sur des sites comme la grotte du Vallonet et Fuente Nueva-3 ainsi que la révision de collections du Pléistocène inférieur devraient permettre de compléter la caractérisation d'*Ammotragus europaeus* n. sp.

Remerciements

Cette étude a été réalisée dans le cadre d'un projet de recherches initialisé par le professeur Henry de Lumley. Nous remercions la Junta de Andalucía pour l'accès aux faunes de Fuente Nueva 3 et Venta Micena. David Lordkipandzé nous a permis d'observer des spécimens actuels de *Capra caucasica* et *Capra cylindricornis* au musée d'État de Géorgie à Tbilissi. L'un des auteurs (B.M.N.) remercie pour leur soutien financier le Muséum national d'histoire naturelle (Paris), la fondation Leakey et le Secretaria de Estado de Univer-

sidades e Investigación (Espagne). Nous remercions Alan Shabel pour la correction de la version en anglais.

Références

- [1] É. Crégut, La faune de mammifères du Pléistocène moyen de la Caune de l'Arago à Tautavel, Pyrénées-Orientales, in: Travaux du laboratoire de paléontologie humaine et de préhistoire, Marseille, n° 3, 1979, p. 381.
- [2] É. Crégut-Bonnoure, Les petits Bovidae de Venta Micena (Andalousie) et de Cueva Victoria (Murcia), in: J. Gibert, et al. (Eds.), Proc. Int. Conf. of Human Palaeontology, Orce 1995, 1999, pp. 191–228.
- [3] J. Gagnepain, Étude magnétostratigraphique de sites du Pléistocène inférieur et moyen des Alpes-Maritimes et d'Italie : grotte du Vallonet, Marina Airport, Ca' Belvedere di Monte Poggiolo, Isernia la Pineta, Venosa Loreto, thèse, Muséum national d'histoire naturelle, Paris, 3 volumes, 1996, 326 p.
- [4] H.D. Kahlke, Die *Soergelia*-Reste aus den Kiesen von Süssenborn bei Weimar, Paläontol. Abt. A 3 (1969) 531–545.
- [5] D.S. Kostopoulos, The Plio-Pleistocene artiodactyls (Vertebrata, Mammalia) of Macedonia-1. The fossiliferous site 'Apollonia-1', Mygdonia Basin of Greece, Geodiversitas 19 (4) (1997) 845–874.
- [6] H. de Lumley, La stratigraphie du remplissage de la grotte du Vallonet, L'Anthropologie 92 (2) (1988) 407–428.
- [7] H. de Lumley, H.-D. Kahlke, A.-M. Moigne, P.-É. Moullé, Les faunes de grands mammifères de la grotte du Vallonet, Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes, L'Anthropologie 92 (2) (1988) 465–496.
- [8] B. Martínez-Navarro, B. Turq, J. Agustí, O. Oms, Fuente Nueva-3 (Orce, Granada, Spain) and the first human occupation of Europe, J. Hum. Evol. 33 (1997) 611–620.
- [9] P.-É. Moullé, Les grands mammifères du Pléistocène inférieur de la grotte du Vallonet (Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes). Étude paléontologique des Carnivores, Équidés, Suidés et Bovidés, thèse, Muséum national d'histoire naturelle, Paris, 1992, 365 p.
- [10] S. Moyà-Solà, Los bóvidos (Artiodactyla, Mammalia) del yacimiento del Pleistoceno inferior de Venta Micena (Orce, Granada, España), Paleontol. Evol. Mem. Esp. 1 (1987) 201–236.
- [11] O. Oms, J.M. Pares, B. Martínez-Navarro, J. Agustí, I. Toro, G. Martínez-Fernandez, et al., Early human occupation of western Europe: Paleomagnetic dates for two Paleolithic sites in Spain, PNAS 97 (2000) 10666–10670.
- [12] S. Schaub, *Soergelia* n. gen Ein Caprinae aus dem thuringischen Altpleistocän, Eclog. Geol. Helv. 44 (2) (1951) 375–381.
- [13] A. Vekua, Die Wirbeltierfauna des Villafranchium von Dmanisi und ihre biostratigraphische Bedeutung, Röm.-Germ. Zentralmus. Jahrb. 42 (1995) 77–180.