

# geodiversitas

1998 • 20 (3)







**geodiversitas** fait suite,  
avec la même toponymie, au Bulletin du  
Muséum national d'Histoire naturelle,  
4<sup>e</sup> série, section C, Sciences de la Terre.

Rédacteur en chef :  
Hervé Lelièvre

Conseil éditorial :  
Annemarie Ohler (Nomenclature)

Assistante de rédaction :  
Florence Kerdoncuff

Corrections-relecture :  
Hélène Bertini  
Sandrine Hoffart-Muller

Comité scientifique :  
Jean Broutin (UPMC, Paris)  
Bruno David (CNRS, Dijon)  
Jean-François Deconinck (USTL, Lille)  
Patrick De Wever (MNHN, Paris)  
Jean Marcoux (U. Denis Diderot, Paris)  
Christian Ravenne (IFP, Paris)

Abonnements pour l'année 1998 (prix HT)  
*Annual subscription rates 1998 (excluding VAT)*

Abonnement général / *General subscription* : 1800 FF  
**zoosystema** : 800 FF  
**adansonia** : 500 FF  
**geodiversitas** : 800 FF

**geodiversitas** peut être obtenu par voie d'échange.  
Pour toutes informations s'adresser à :  
**geodiversitas** *may be obtained on an exchange*  
*basis. For further information please write to :*

Service des périodiques et des échanges de la  
Bibliothèque centrale du Muséum national  
d'Histoire naturelle  
38 rue Geoffroy Saint-Hilaire  
75005 Paris  
Tél. : (33) 01 40 79 36 41  
Fax : (33) 01 40 79 36 56

# **geodiversitas**

**Pliocene vertebrate locality of Çalta, Ankara, Turkey**

Éditions scientifiques du Muséum, Paris

© Éditions du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 1998

PHOTOCOPIES :

Les *Publications Scientifiques du Muséum* adhèrent au Centre Français d'Exploitation du Droit de Copie (CFC), 20 rue des Grands Augustins, 75006 Paris. Le CFC est membre de l'*International Federation of Reproduction Rights Organisations* (IFRRO). Aux États-Unis d'Amérique, contacter le *Copyright Clearance Center, 27 Congress Street, Salem, Massachusetts 01970*.

PHOTOCOPIES:

*The Scientific Publications of the Muséum* adhere to the *Centre Français d'Exploitation du Droit de Copie (CFC), 20 rue des Grands Augustins, 75006 Paris*. The CFC is a member of *International Federation of Reproduction Rights Organisations (IFRRO)*. In USA, contact the *Copyright Clearance Center, 27 Congress Street, Salem, Massachusetts 01970*.

## Avant-propos / Foreword

Çalta, au cœur de l'Anatolie centrale, est un village d'une centaine d'âmes, situé à soixante kilomètres au nord-ouest de la capitale, Ankara. Loin des tumultes citadins, Çalta est enfermé au fond d'une cuvette dont l'unique voie d'accès est un chemin de village sans issue. À l'écart, donc, des routes passantes et oublié par l'essor économique de la région d'Ankara, Çalta se vide de ses jeunes qui partent à la ville à la recherche d'une vie meilleure. Dans les années 1960 et 1970, lors des fouilles dans le gisement de vertébrés qui y fut découvert, Çalta vivait pratiquement en autarcie, de ses cultures et de l'élevage. Je l'ai traversé dernièrement en juin 1995 ; il n'avait pas beaucoup changé, sinon quelques nouvelles maisons en ruine.

En Turquie, le nom de Çalta est inconnu au delà d'un cercle d'une dizaine de kilomètres. Toutefois, la présence d'un important gisement de vertébrés, à 400 m derrière le village, a rendu ce nom familier à beaucoup de mammalogistes et stratigraphes du Néogène depuis les années 1970. Dans le chapitre 4 de ce volume, j'ai développé l'histoire des recherches effectuées à Çalta. Il n'est probablement pas exhaustif, faute de pouvoir interroger tous les acteurs des recherches qui y ont été faites, mais aussi parce que le temps efface beaucoup de souvenirs. Je ne sais pas qui a trouvé le premier os fossile à Çalta. Un garde-champêtre, peut-être, ou un paysan averti par les géologues qui arpentaient la région au début des années 1950. Je sais cependant que c'est à F. Ozansoy, au début des années 50, alors jeune paléontologue au MTA, que l'on doit les premières fouilles sommaires et le signalement de la présence d'un « gisement villafranchien » dans une publication datée de 1955.

Le matériel étudié dans ce volume est essentiellement le fruit d'une saison de fouille en juillet 1972. Durant environ trois semaines, É. Heintz, L. Ginsburg, M. Gürbüz et moi-même avons gratté sous un soleil de plomb une terre aride, mais riche en fossiles. Bien que notre peine ait été récompensée par l'abondance et la qualité de

In the deep heart of central Anatolia, Çalta is a village of about a hundred of souls, at sixty kilometers north-west to the capital, Ankara, far from the tumults of the city. Çalta is enclosed in the bottom of its basin only accessible through a cul-de-sac track-road. Therefore, located far away from the main roads and forgotten by the economical development of the Ankara region, Çalta youth leaves the village looking for a better life in the modern city. In the 1960s and 1970s, during the excavations, we made in the vertebrate bearing locality discovered there, Çalta was living practically in autarky, from farming. I have crossed the village lately in June 1995 and things did not change much except for a few more abandoned houses.

In Turkey, the name of Çalta is unknown beyond a circle of ten kilometers. But, thanks to the vertebrate locality which was discovered 400 m behind the village, this name has become familiar, since the 1970s, to many Neogene mammalogists and stratigraphers. In chapter 4 of this volume, I have developed an history of researches undertaken at Çalta. It is probably not exhaustive, since I could not question everyone who worked there, but also because the time deletes lots of souvenirs. I do not know who found the first fossil bone at Çalta; maybe a rural guard or a peasant warned by geologists that surveyed the region in the beginning of the 1950s? What I know it is that F. Ozansoy, in the early 1950s, then young paleontologist at MTA, has collected the first fossils and mentioned a "Villafranchian mammal locality" in a publication in 1955.

The material studied in this volume is essentially the result of a field season in July 1972. During about three weeks, É. Heintz, L. Ginsburg, M. Gürbüz and myself have dug, in a blazing sun, an earth which was so arid but so rich in fossils. Although our efforts were gratified by the abundance and quality of conservation of the fossils, the heat and lack of shade was hardly bearable. I shall never forget the expression of L. Ginsburg in an especially hot afternoon, hol-

conservation des fossiles, la chaleur et le manque d'ombre furent une rude épreuve. Je n'oublierai jamais l'expression de L. Ginsburg par un après-midi particulièrement chaud, redressant sa tête dénudée vers le soleil, les yeux plissés, s'exclamant avec amertume : « Mais que fais-je donc dans cet enfer ? Que ne suis-je en hiver, à Paris, devant ma cheminée, un verre en main avec mes amis ? ». Songe d'un instant ou hallucination du désert ?

Après la fouille, l'exportation des fossiles à Paris pour étude fut une autre difficulté en raison de l'opposition de certains paléontologues turcs et de la complexité des formalités administratives. Elle ne fut possible qu'un an plus tard, en juillet 1973, une fois encore grâce à la patience et à la diplomatie de E. Heintz. À Paris, j'ai consacré l'hiver 1973-1974 à préparer le matériel, à le consolider et à le cataloguer dans l'atelier du laboratoire de Paléontologie du Muséum. Les rongeurs du gisement ont fait l'objet de ma thèse de 3<sup>e</sup> cycle, soutenue en mai 1976. L'étude du reste de la faune tardait.

Découvrir un gisement, récolter des fossiles, ce sont les préliminaires indispensables d'une étude paléontologique. Mais l'ouvrage n'est complet que si l'étude détaillée et exhaustive du matériel suit. Seize ans après nos fouilles à Çalta, le présent volume comble cette lacune. J'ai toujours pensé que les fossiles récoltés par un paléontologue, d'où qu'il soit, sont des fossiles sauvés, car tôt ou tard ils auraient été détruits par les intempéries. Les fossiles de Çalta sont en fait doublement sauvés car récoltés et étudiés.

Pour conclure cette présentation, je souhaite remercier chaleureusement celui qui a découvert ce gisement, ceux qui l'ont fouillé à la sueur de leur front, ceux qui ont étudié les fossiles, analysé les sédiments et aidé à la publication de ce volume. C'est grâce à leurs efforts que ce site est devenu un important repère au carrefour de trois continents, donnant une vision instantanée de la communauté de vertébrés qui y vécut il y a environ quatre millions d'années. Chacun de ses éléments contribue à compléter le maillon d'une chaîne et mon plus grand souhait est que les données réunies dans ce volume soient le point de départ de recherches futures.

ding up his bare head to the sun, screwing up his eyes, exclaiming: "What am I doing in this hell? I wish I could be in Paris, in winter sitting in front of my chimney, enjoying a glass of wine with my friends". Was it the dream of an instant or a desert hallucination?

After the excavation, shipping the fossils to Paris for study was another difficulty mainly because of the opposition of some Turkish paleontologists and the complexity of administrative formalities. Exportation was possible only one year later, in July 1973, once again, thanks to the patience and diplomacy of E. Heintz. In Paris, I spent the winter 1973-1974 preparing, consolidating and cataloguing the specimens in the workshop of the paleontology Laboratory of the Museum. The rodents were studied first, in my "thèse de 3<sup>e</sup> cycle", that I defended in May 1976. The rest of the fauna was waiting.

The discovery of a fossil locality and its excavation are the obvious first step of a paleontological research. However, work must be completed with the exhaustive and precise study of specimens collected. Sixteen years after our excavations at Çalta, the present volume achieves this task. I have always thought that, once collected, the fossils were definitively safe since otherwise they would have been destroyed sooner or later by weathering. Fossils from Çalta are in fact doubly safe since they were collected and then studied.

Whatever the history, my warmest thanks are due to the discoverer of this locality, to those who extracted each bone by the sweat of their brow, who studied the specimens or analysed the sediments and who helped in the publication of this volume. Thanks to their effort, this site has become a landmark on the crossroad of three continents, and provides a good knowledge of a vertebrate community that lived there about four millions years ago. Each element of this fauna contributes to complete the link of an evolutionary chain and my greatest wish is that the data provided in this volume will be a starting point to future research.

Sevket SEN



# Pliocene vertebrate locality of Çalta, Ankara, Turkey. 1. Sedimentation and lithostratigraphy

**Juha Pekka LUNKKA**

Department of Geology, University of Helsinki,  
P.O. Box 11, FIN-00014 University of Helsinki (Finland)  
lunkka@touko.helsinki.fi

**John KAPPELMAN**

Department of Anthropology, University of Texas at Austin,  
Austin, TX 78712-1086 (USA)  
jkappelman@mail.utexas.edu

**Douglas EKART**

Department of Geology and Geophysics, University of Utah,  
Salt Lake City, UT 84112 (USA)  
ddekart@mines.utah.edu

**Sevket SEN**

Laboratoire de Paléontologie, URA 12 du CNRS, Muséum national d'Histoire naturelle,  
8 rue de Buffon, F-75231 Paris cedex 05 (France)  
sen@cimrs1.mnhn.fr

---

Lunkka J. P., Kappelman J., Ekart D. & Sen S. — Sedimentation and lithostratigraphy, in Sen S. (ed.), Pliocene vertebrate locality of Çalta, Ankara, Turkey. 1, *Geodiversitas* 20 (3) : 329-338.

## ABSTRACT

A fossil bearing volcanoclastic sequence at Çalta, Central Anatolia, Turkey was investigated using a modified facies and architectural element analysis. This was done in order to describe the local lithostratigraphy and to shed light on depositional environments and palaeogeography of the area during time of formation. Four main depositional environments were recognized: (1) distal alluvial fan; (2) fluvial channel; (3) overbank and floodplain and (4) pond environment. These environments characterize the evolution of landscape from a relatively steep to land surface of low relief in the more distal part of an alluvial plain. The main fossil beds occur in the floodplain and ponded deposits at levels that show best developed paleosols.

## KEY WORDS

lithostratigraphy,  
sedimentation,  
alluvial facies,  
paleosols,  
Turkey,  
Central Anatolia.

## RÉSUMÉ

*Le gisement de vertébrés pliocènes de Çalta, Ankara, Turquie. 1. Sédimentation et lithostratigraphie.* La séquence sédimentaire des formations fossilifères de Çalta, Anatolie centrale, Turquie, a été étudiée en prenant en compte l'évolution des faciès au cours du temps et en analysant l'architecture des corps sédimentaires. Ce travail a été effectué dans le but de décrire la stratigraphie locale et de mettre en évidence les environnements sédimentaires et la paléogéographie de la région lors de la mise en place de ces dépôts. Quatre principaux faciès sédimentaires ont été identifiés : (1) des coulées détritiques ; (2) des dépôts de chenaux fluviaux ; (3) des dépôts de plaine d'inondation ; (4) des dépôts marécageux. Les changements de faciès au cours du temps démontrent l'évolution du terrain d'un relief accidenté vers des paysages plutôt plats, dans une partie distale d'une plaine alluviale. Le niveau fossilifère principal se trouve dans des dépôts de plaine d'inondation et d'étangs temporaires ; il correspond également à un paléosol bien développé.

## MOTS CLÉS

lithostratigraphie,  
sédimentation,  
faciès alluvial,  
paléosols,  
Turquie,  
Anatolie centrale.

## INTRODUCTION

The small village of Çalta is located approximately 13 km NW of town Kazan in Central Anatolia to the north of Ankara (Fig. 1). The tectonic setting of the Ankara region including the Çalta area has been a part of the collision system involving Eurasian continent to the north, Gondwana to the south and Sakarya continent in between (Sengör & Yilmaz 1981; Koçyigit 1991). Pre-Miocene rocks of the area (Fig. 1) are related to the closure of the Neo-Tethyan Ocean and comprise after Koçyigit (1991) the Karakaya Complex (tectono-sedimentary melange), Ankara Group (marine sedimentary rocks and sedimentary melange), Anatolian Complex (tectonic melange) and the Upper Cretaceous-Middle Eocene Memlik Group that represents forearc basin fill (Fig. 1).

Miocene to Pliocene rocks rest upon Memlik Group with an angular unconformity. These subaerial basalts and volcanoclastic sediments outcrop on the flanks of prominent hills and are covered by recent Pleistocene alluvium in the general region surrounding Kazan and Çalta (Lüttig & Steffens 1976; Lunkka *et al.* 1995; Kappelman *et al.* 1996).

The general lithostratigraphy for the area around Kazan is shown in figure 2. The oldest Miocene sediments exposed in the area are current bedded volcanoclastics that lie beneath the basaltic lava

flow dated  $15.2 \pm 0.3$  (Kappelman *et al.* 1996, see Fig. 2). This lava flow is in turn overlain by a thick accumulation of volcanoclastics that become younger from the east, north of Yassören towards the Çalta area in the west (see Figs 1, 2). These volcanoclastic sediments were deposited in a variety of terrestrial depositional settings ranging from alluvial to lacustrine (Kappelman *et al.* 1996) but have subsequently undergone deformation as a result of neotectonic activity most probably related to the development of the North Anatolian transform fault (Angelier *et al.* 1981; İnci 1991).

The volcanoclastic sediments in the area around the village of Çalta have undergone extensive folding and small anticlinal and synclinal structures dominate the landscape. The fossil-bearing sediments described here occur in tight folded, gently plunging anticline, the axis of which is curved and plunges  $15^\circ$  towards the southwest (Fig. 1). Structural and stratigraphical investigations suggest that the Çalta sedimentary sequence represents the distal part of a depositional system that is related to the evolution of a small, relatively isolated intermontane basin further southwest. Similar relatively small, isolated systems are claimed to be typical for this part of Central Anatolia (Lüttig & Steffens 1976; Erol 1981).

The primary aim of the present article is to present the local lithostratigraphy for the fossil-bearing sediment succession at Çalta and to

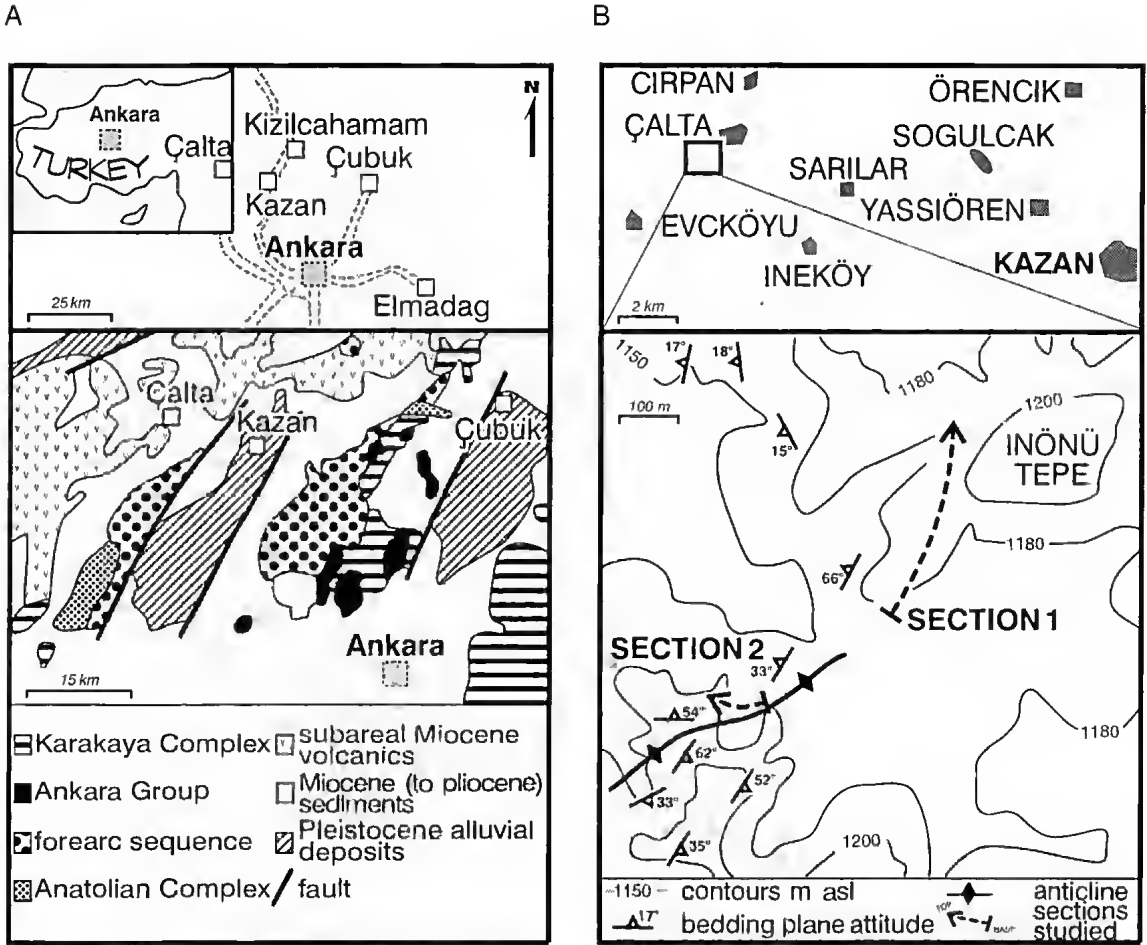


Fig. 1. — A, location of the Çalta area near town Kazan and a general geological map of the Ankara area modified after Koçyigit (1991); B, location of the study area SW of Çalta and the structural map of the area also indicating Sections 1 and 2 investigated.

reconstruct the paleoenvironments that existed during the time when fossiliferous deposits were laid down.

#### DESCRIPTION OF LITHOSTRATIGRAPHY AND SEDIMENTS

Two sections were selected for lithostratigraphical and sedimentological investigations at Çalta (Fig. 1). Sedimentary units at these two sites, located approximately 250 m apart, dip between 33°-66° towards the northwest (Fig. 1). Section 1

is 195 m thick while the thickness of Section 2 is 69 m (Fig. 3).

Sediments in both sections are characterized by massive mudstone units that are interbedded with relatively thin layers of gravel conglomerates and sandstones. Pebble-sized clasts studied from conglomerate units have a very consistent composition throughout the sequence dominated by local basalt and siliceous fragments (over 95%) with subordinate amount of sandstone. Although sediments are rather poorly exposed in the area, one continuous conglomerate bed forms a marker horizon that can be traced between

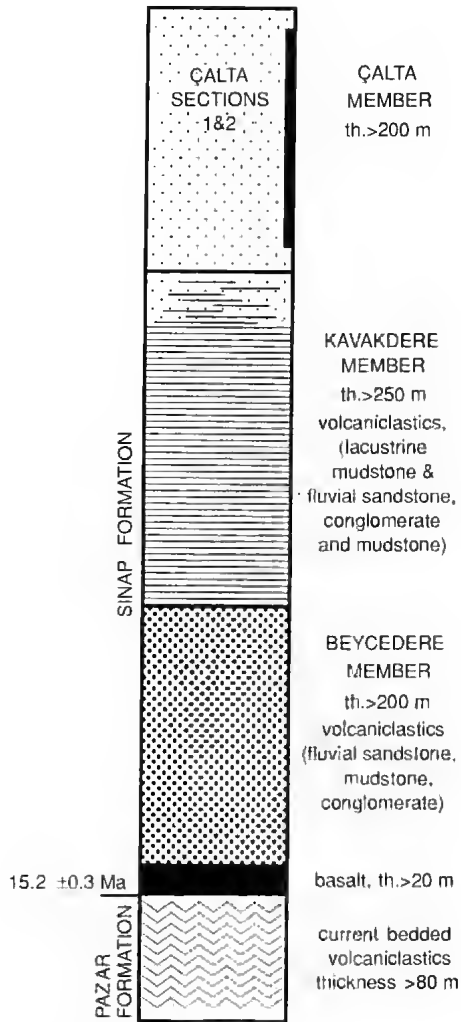


FIG. 2. — A general lithostratigraphy for the Mio- to Pliocene sediments NW of town Kazan comprising Pazar and Sinap Formations. Sections investigated in this study are positioned by a vertical black bar in the Çalta Member.

Sections 1 and 2 thus permitting the correlation of these two sections and fossil localities (see Fig. 3). The main fossil locality, ÇALTA (see Fig. 3) is situated at the 130 m level in Section 1. Two other fossiliferous levels, ÇALTA-2 and ÇALTA-3 are also indicated in figure 3. A brief description of the various sedimentary facies are given below. The descriptions were made using modified facies and architectural element analysis approaches of Miall (1978, 1985) and Walker (1984).

**MATRIX-SUPPORTED, MASSIVE AND DISORGANIZED GRAVEL FACIES (Gms-facies)**

Gms-facies occurs in the basal part of Section 1. This facies consists of pebble to cobble gravel conglomerate with a silty clay matrix. The contact between the Gms-units and the underlying mudstone is sharp but non-channelized. Sedimentary structures are absent and oversized clasts are frequent. The lateral extent of this facies is at least several tens of metres although poor exposure prevents a precise definition of the facies geometry and extent.

Mudstone-matrix supported, disorganized and poorly sorted conglomerates are normally interpreted as viscous debris-flow deposits (*cf.* Hubert & Filipov 1989; DeCelles *et al.* 1991). However, it is also possible that thin units of texturally bimodal, pebble to cobble matrix-supported conglomerates that occur in close association with poorly bedded or massive conglomerates (Gm-facies) might have resulted from postdepositional floral or faunal disturbances where larger clasts might have been mixed with fine sediments (DeCelles *et al.* 1987). The Gms-facies is interpreted here as a debris flow deposit although the decimetre thick Gms-units at the base of Section 1 could have also originated from post-depositional disturbances.

**MASSIVE OR POORLY-BEDDED GRAVEL (Gm-facies)**

The Gm-facies comprises pebble to cobble-size conglomerates with a sand matrix. Pebble gravel conglomerate units are normally less than 1 m thick while cobble gravel conglomerates range up to 2 m in thickness. Conglomerates are almost massive or poorly bedded where clast imbrication is locally present. Individual units may occasionally show grading. The lateral extent of individual sheet-like sediment bodies is at least several tens of metres and the contact between the underlying mudstone is sharp and most probably erosional.

These units show close similarity to Gm-facies described *e.g.* by Todd (1989) and most likely resulted from high density stream flows that carried traction carpets along stream beds. Although most of the Gm-units at Çalta are the products of stream bedload deposits, it is also possible that the thicker units of sand matrix conglomerates

# Çalta Sections 1-2

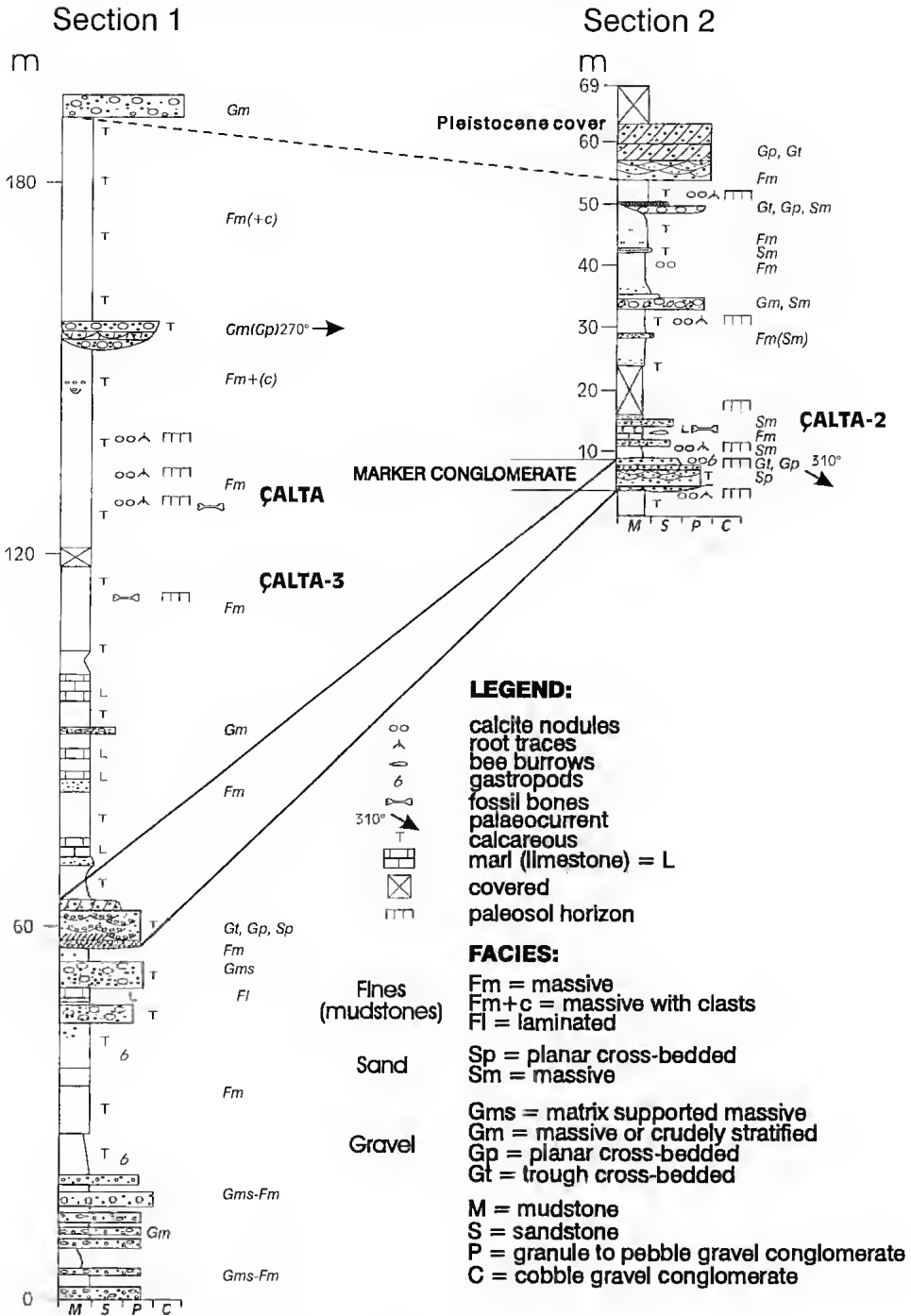
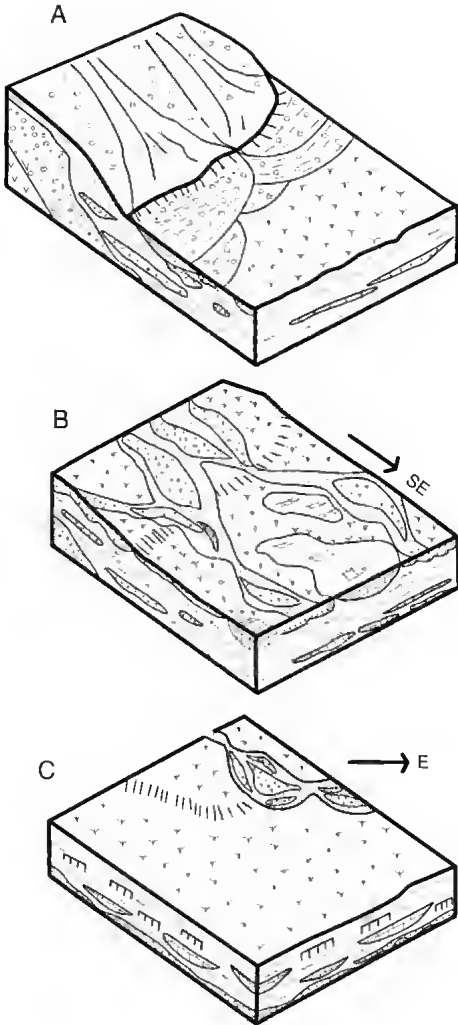








FIG. 3. — Lithostratigraphic logs of Sections 1 and 2 at Çalta. Marker conglomerate and fossil localities together with paleosol horizons are indicated. Arrows indicate palaeoflow directions. Gravel conglomerates at the top of sections are believed to represent modern (Pleistocene ?) cover.



-  BASALT
-  DEBRIS FLOW DEPOSITS
-  COARSE GRAVEL CONGLOMERATES
-  FLOODPLAIN MUDSTONES
-  CARBONATE POND SEDIMENTS
-  PALEOSOL HORIZONS

with poor sorting (multimodal grain-size distribution) and the absence of internal stratification were deposited *en masse*.

**TROUGH AND PLANAR CROSS-BEDDED GRAVEL AND SAND FACIES (Gr, Gp and Sp-facies)**

There are several units of thick (up to 5 m) predominantly trough and planar cross-bedded pebble gravel conglomerate with subordinate amounts of planar cross-bedded sand that occur at the 4-8 m and 57-62 m (Section 1 and 2 marker horizon) levels in the sections (Fig. 3). Gp-Gt facies also occur at the top of the hills in the Çalta area but these beds are considered to represent recent alluvium and are not discussed here.

Cross-bedded gravel conglomerate is laterally continuous for several hundreds of metres, and these units have an erosional lower contact. Laterally and vertically clast-supported gravel bodies pass into stratified pebbly gravel with sand matrix and finally to planar cross-bedded sand. However, the lateral and vertical grain-size changes are abrupt and not systematic. Gravel units are lenticular in cross-section. Palaeoflow indicators (corrected for bedding orientation) show current flow towards the east and south-east.

The Gr-Gp-Sp facies are interpreted to represent fluvial channel deposits including longitudinal bars, side bars and channel fills. This interpretation is based on the lenticular shape of these bodies, their crude upward fining architecture, and the erosional bases of these cross-bedded conglomerates and sands (*e.g.* see criteria used in Miall 1978, 1985; Rust & Koster 1984; Mack & Rasmussen 1984; DeCelles *et al.* 1991).

**MASSIVE SAND FACIES (Sm-facies)**

Massive and, in places, faintly planar cross-bedded, fine to medium sand units that range from

FIG. 4. — Idealized model for sedimentation history at Çalta. **A**, debris flows were generated by infrequent slope wash events when the local land surface gradient was relatively steep (main facies: Gms, Fm, Fl and Gm). **B**, continuously shifting, braided-type channel patterns were developed during and after which shallow water bodies were formed in a relatively flat and stable landscape (main facies: Gt, Gp, Sp, Sm and Fm, L); **C**, Overbank lines continued to accumulate in the floodplain (main facies: Fm and L) These were interrupted by occasional deposition of channel and levee deposits as the distributary channels shifted laterally (main facies: Fm, Gm, Sm).

0.2-1.4 m in thickness are closely related to cross-bedded gravel horizons. These sands normally overlie cross-bedded gravels. Individual sand beds are tabular-shaped bodies and have sharp basal contacts. These bodies are laterally extensive at least for tens of metres. Root traces, burrows, calcite nodules and gastropods were also observed in these sand units.

The tabular geometry and the close relationship with channel deposits along with the abundant evidence for bioturbation suggests that Sm-facies represents reworked sheet-flood and overbank deposits with poor pedogenic alteration (e.g. DeCelles *et al.* 1987).

#### MASSIVE MUDSTONE, SILTSTONE, AND MARL FACIES (Fm- and L-facies)

The major part of the sedimentary sequence at Çalta consists of massive, often calcareous mudstones that are slightly silicified in places. A few massive or faintly laminated siltstone beds were also recorded and most of these seem to be related to the marly beds described below. In Section 1 there is one relatively thick accumulation of mudstone including marl beds that occurs above the marker conglomerate (see Fig. 3), while in Section 2 a comparable mudstone is much thinner, perhaps reflecting later erosional events during the Pleistocene. Several thin mudstone units occur between conglomerates in the basal part of Section 1. In addition to these thin mudstones, there is one relatively thick (25 m thick) mudstone unit below the marker conglomerate. The massive mudstones that occur above the marker conglomerate show distinct horizons with typical pedogenic features including mottling, bioturbation, calcite nodules and subparallel calcite veins discussed below.

Based on the massive structure, bioturbation, fossil content, and pedomorphological alterations, the mudstones are interpreted here as overbank deposits laid down in a floodplain environment with moderate pedogenic alteration.

In addition to the red brown to light brown and dark grey, often calcareous mudstones, several white marl beds (limestones), 0.9-5 m thick, occur in the sequence. The lower contacts of these marls are somewhat gradational where the underlying massive or laminated siltstone or

conglomerate passes gradually into marls. Some of the marl beds show bioturbation in their upper part and pass with sharp contact into massive mudstone or sand. The exact lateral extent of marly horizons is unknown but one of them seems to continue for several hundreds of metres in the sequence. Marl beds are interpreted as remnants of small ephemeral ponds that existed in the flood plain (see e.g. Sanz *et al.* 1995).

#### DEPOSITIONAL ENVIRONMENTS

The facies succession, paleosol horizons, and ponded sediments together with palaeontological evidence (see other contributions in this monograph) clearly indicates that the sediments at Çalta were laid down in a terrestrial setting. As a whole, the sedimentary sequence was most certainly deposited in an alluvial environment. The provenance area is thought to have been local since pebble counts carried out from gravel conglomerate units indicate that the local volcanic rocks dominate the rock assemblage.

In broad terms, the sediments can be grouped into four different categories that characterize the depositional environments during the time when Çalta sequence was deposited.

Debris flow deposits (Gms-facies) alternating with fine sediments are found in the basal part of Section 1. Such flows are generally believed to be generated by steep slopes, loose debris, relatively sparse vegetation cover, infrequent heavy rainfall, and a volcanic terrain with abundant volcanoclastic material (cf. Hooke 1967; Wasson 1977; Vessell & Davies 1981). These conditions are most commonly met under arid or semi-arid conditions in an alluvial fan setting (cf. Mack & Rasmussen 1984). Since the coarse conglomerate facies in the basal part of the sequence at Çalta does not show features that are typical of a well-developed fan head or mid-fan facies (e.g. Walker 1984), the sediment succession in the basal part of Section 1 probably resulted from infrequent slope wash events in the volcanic terrain followed by overbank deposition in the more distal part of an alluvial fan (Fig. 4A). The local gradient of the land surface during this stage must have been relatively steep in order to generate these debris flows.

The cross- or crudely-bedded gravel conglomerate and sand facies represent channel bars that originated from bedload deposition during stream flows. These sediments indicate that during the time when the marker conglomerate (see Fig. 3) and Gp-Gt-Gm-Sm-facies (further up in the sequence) were deposited, a distinct channel configuration was established in the area (Fig. 4B). Categorizing different river types such as straight, meandering, braided or anastomosing on the basis of channel deposits is highly suspect (*cf.* Collinson 1995), but it is well known that coarse-grained bedload streams generally show low sinuosity and moderate or strong braiding. Based on the internal structures observed in gravel conglomerates along with their lateral extent and overall geometry, it is suggested that stream flow deposits at Çalta were laid down by braided-type channel patterns that shifted continuously in space and time across the distal alluvial fan but generally flowed towards the east and south-east.

A fine-grained mudstone facies that includes ponded marls dominates the sedimentary sequence at Çalta and represents flood plain deposits that were modified by pedogenic processes mentioned above. A variety of methods including observations on biogenic features (*e.g.* root traces, terrestrial molluscs, pupal cases of insects, burrows), colour, macro-structures, horizontalization and boundaries, granulometrics, micromorphology, and mineral assemblages are normally used to recognize paleosols in terrestrial sequences (*cf.* Retallack 1988; Wright 1989). At Çalta such features including root traces, calcite nodules and veins, slickensides and peds, along with ostracods and pupal cases were almost exclusively observed in the mudstones at distinct horizons (see Fig. 3).

Thin mudstone units that are associated with the debris or streamflow deposits found in the basal part of Section 1 show little indication of paleosol development. These units most probably represent times of more rapid sediment deposition resulting from a higher sedimentation rate during the time when debris flow events were relatively frequent in the area. The thin mudstones were probably buried by subsequent events before pedogenesis could proceed. In the

25 m thick, massive mudstone bed that is found above the basal conglomerates, calcite nodules, calcite layers (*ca.* 2 cm thick), and mottling associated with ostracods occur at 22.5 m and 40.4 m levels (see Fig. 3). These features can be interpreted as pedogenic in origin. However, much clearer paleosol horizons are present in a thick mudstone unit above the marker conglomerate. Two of the fossil beds, ÇALTA and ÇALTA-2, occur in these well-developed paleosol horizons (see Fig. 3).

Relatively thin marl units frequently occur in the middle part of the section (Fig. 3). These marls are interpreted to represent ponded deposits as discussed above. The term pond is considered here as a shallow standing waterbody with reduced extent (see criteria used by Bates & Jackson 1980). In addition, ponds are normally considered ephemeral and lack facies associations typical for other types of standing waterbody deposits such as lakes, playas, salt pans, and marsh deposits (Currey 1990; Sanz *et al.* 1995). The occurrence of pond deposits at Çalta indicates a relatively flat and stable landscape with reduced sediment input. These conditions could have prevailed in a distal flood plain environment when the active channel network (see above) switched out of the immediate area and left isolated, shallow depressions that were occupied by short-lived lakes (Fig. 4B). Overbank fine-grained sediments continued to accumulate in the floodplain environment, and these deposits were occasionally interrupted with channel and levee deposits (Fig. 4C).

The main fossil locality ÇALTA and other mammal fossils found in locality ÇALTA-3 are situated in paleosol horizons while mammal bones at ÇALTA-2 were discovered at the top of ponded sediments and in the higher massive sand unit. Based on taphonomical observations at the site it is evident that all of these bone beds represent more or less *in situ* deposition and each site most certainly represents a contemporary fauna.

## CONCLUSION

The lithostratigraphic sedimentary sequence at Çalta comprises four main sedimentary environ-



ments that are represented by slope wash, distal floodplain, ephemeral pond and fluvial channel deposits. These facies characterize deposition in an alluvial environment that most probably occurred in a relatively distal part of the drainage basin.

Gravity flow deposits in the basal part of the sequence suggest that the surface gradient was initially relatively steep and slope wash events were frequent across sparsely vegetated hill slopes. A distinct drainage pattern was subsequently established in the area. This second pattern was accompanied by a lowering of the surface gradient to such a degree that a relatively stable and flat landscape was developed. Distributary streams were most probably actively braiding. The abandoned channels created by channel switching formed shallow ponds in the more distal part of the floodplain. This standing water probably served as water holes for the local fauna, and at least one of the three fossil localities (ÇALTA-2) appears to have formed as a consequence of animals dying in the vicinity of the pond.

The presence of relatively well-developed paleosols on flood plain sediments at several horizons in the upper part of the sequence suggests that the sedimentation rate was relatively low. The main fossil locality, ÇALTA, occurs in this depositional setting. Lateral exposure at this level in the section is limited by the steep dip of the beds, but it is hypothesized that a nearby pond in an abandoned channel might have served to attract the animals to the site.

## REFERENCES

- Angelier R., Dumont J. J. F., Kramandersei H., Poisson A., Sinsek S. & Uysal S. 1981. — Analyses of fault mechanisms and expansion of southwestern Anatolia since the late Miocene. *Tectonophysics* 75: 11-19.
- Bates R. L. & Jackson J. A. 1980. — *Glossary of Geology*. American Geological Institute, Falls Church, VA, 748 p.
- Collinson J. D. 1995. — Alluvial sediments: 37-82, in Reading H. G. (ed.), *Sedimentary Environments: Processes, Facies and Stratigraphy*. Blackwell Science, Oxford.
- Currey D. R. 1990. — Quaternary paleolakes in the evolution of semidesert basins, with special emphasis on Lake Boneville and the Great Basin, U.S.A. *Palaogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 76: 189-214.
- DeCelles P. G., Tolson R. B., Graham S. A., Smith G. A., Ingetsoll R. V., White J., Schmidt C. J., Rice R., Moxon I., Lemke L., Handschy J. W., Follo M. F., Edwards D. P., Cavazza W., Caldwell M. & Bargar F. 1987. — Laramide Thrust-Generated Alluvial-Fan Sedimentation, Sphinx Conglomerate, Southwestern Montana. *American Association of Petroleum Geologists Bulletin* 71: 135-155.
- DeCelles P. G., Gray M. B., Ridgway K. D., Cole R. B., Pivnik D. A., Pequera N. & Srivastava G. 1991. — Controls on synorogenic alluvial-fan architecture, Beartooth Conglomerate (Paleocene), Wyoming and Montana. *Sedimentology* 38: 567-590.
- Erol O. 1981. — Neotectonic and geomorphological evolution of Turkey. *Zeitschrift für Geomorphologie, Neue Folge, Supplement Band* 40: 193-211.
- Hooke R. LeB. 1967. — Processes on arid region alluvial fans. *Journal of Geology* 75: 438-460.
- Huber J. F. & Filipav A. J. 1989. — Debris-flow deposits in alluvial fans on the western flank of the White Mountains, Owens Valley, California, U.S.A. *Sedimentary Geology* 61: 177-205.
- Inci U. 1991. — Miocene alluvial fan-alkaline playa lignite-trona bearing deposits from an inverted basin in Anatolia: sedimentology and tectonic controls on depositions. *Sedimentary Geology* 71: 73-97.
- Kappelman J., Sen S., Fortelius M., Duncan A., Alpagut B., Grabaugh J., Gentry A., Lunkka J. P., McDowell F., Solounias N., Viranta S. & Werdelin L. 1996. — Chronology and Biostratigraphy of the Miocene Sinap Formation of Central Turkey: 78-95, in Bernor R. L., Fahlbusch V. & Mittman H.-W. (eds), *The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas*. Columbia University Press, New York.
- Koçyigit A. 1991. — An example of an accretionary forearc basin from northern Central Anatolia and its implications for the history of subduction of Neo-Tethys in Turkey. *Geological Society of America Bulletin* 103: 22-36.
- Lunkka J. P., Kappelman J., Ekan D., Fortelius M., McDowell F., Sen S. & Alpagut B. 1995. — Sedimentology and chronology of the vertebrate bearing Miocene Sinap Formation, Central Turkey. *Geological Society of America, Annual Meeting 1995, Abstracts with Programs* 27 (6): A-278.
- Lüttig G. & Steffens P. 1976. — Explanatory Notes for the Paleogeographic Atlas of Turkey from the Oligocene to the Pleistocene, in *Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe*. Hannover, 64 p.
- Mack G. H. & Rasmussen K. A. 1984. — Alluvial fan sedimentation of the Culter Formation (Permo-

- Pensylvanian) near Gateway, Colorado. *Geological Society of America Bulletin* 95:109-116.
- Miall A. D. 1978. — Lithofacies types and vertical profile models in braided river deposits: A summary: 597-604, in Miall A. D. (ed.), *Fluvial Sedimentology*. Canadian Society of Petroleum Geologists, Memoir 5, Calgary.
- 1985. — Architectural-Element Analysis: A New Method of Facies Analysis Applied to Fluvial Deposits. *Earth Science Reviews* 22: 261-308.
- Retallack G. J. 1988. — Field recognition of paleosols: 1-20, in Reinhardt J. & Sigleo R. (eds), *Paleosols and Weathering Through Geologic Time: Principles and Applications*. Geological Society of America, Special Paper 216, Boulder, Colorado.
- Rust B. R. & Koster E. H. 1984. — Coarse Alluvial Deposits: 53-69, in Walker R. G. (ed.), *Facies Models*. Ainsworth Press, Kitchner, Ontario.
- Sanz M. E., Alonso Zarza A. M. & Calvo J. P. 1995. — Carbonate pond deposits related to semi-arid alluvial systems: examples from the Tertiary Madrid Basin, Spain. *Sedimentology* 42: 437-452.
- Sengör A. M. C. & Yilmaz Y. 1981. — Tectonic evolution of Turkey: A plate tectonic approach. *Tectonophysics* 75: 181-241.
- Todd S. P. 1989. — Stream-driven, high-density gravelly tractioncarpets: possible deposits in the Trabeg Conglomerate Formation, SW Ireland and some theoretical considerations of their origin. *Sedimentology* 36: 513-530.
- Vessel R. K. & Davies D. K. 1981. — Non-marine sedimentation in an active fore-arc basin: 31-45, in Ethridge F. G. & Flores R. M. (eds), *Recent and Ancient Non-marine Depositional Environments: Models for Exploration*. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Special Publication 31, Tulsa.
- Walker R. G. 1984. — Facies Models. *Geoscience Canada*, Reprint Series 1. Ainsworth Press, Kitchner, Ontario, 317 p.
- Wasson R. J. 1977. — Last glacial alluvial fan sedimentation in the Lower Derwent Valley, Tasmania. *Sedimentology* 24: 781-799.
- Wright V. P. 1989. — Paleosol Recognition, in Allen J. R. L. & Wright V. P. (eds), *Paleosols in Siliciclastic Sequences*. Postgraduate Research Institute for Sedimentology, Short Course Notes No. 001, Reading University, 98 p.

*Submitted for publication on 10 July 1997;  
accepted on 5 February 1998.*

# Pliocene vertebrate locality of Çalta, Ankara, Turkey. 2. Aves: Struthionidae

Anwar JANOO & Sevket SEN

Laboratoire de Paléontologie, URA 12 du CNRS, Muséum national d'Histoire naturelle,  
8 rue de Buffon, F-75231 Paris cedex 05 (France)  
anwarjanoo@hotmail.com  
sen@mnhn.fr

Janoo A. & Sen S. 1998. — Aves: Struthionidae, in Sen S. (ed.), Pliocene vertebrate locality of Çalta, Ankara, Turkey. 2, *Geodiversitas* 20 (3) : 339-351.

## ABSTRACT

A species of ostrich is identified among the vertebrate faunal assemblage from the Pliocene locality of Çalta, Turkey. This taxon referred to as *Struthio* sp. is of a more robust type than the recent species *Struthio camelus* as based on the dimensions of the posterior limb bones, and particularly the femur. This species represents one of the struthioniformes that evolved in Eurasia and is close in its morphological features to *Struthio asiaticus* Brodkorb, 1963.

## KEY WORDS

Struthionidae,  
Aves,  
Pliocene,  
Çalta,  
Turkey.

## RÉSUMÉ

*Le gisement de vertébrés pliocènes de Çalta, Ankara, Turquie. 2. Aves: Struthionidae.* Une espèce d'autruche, *Struthio* sp. a été identifiée parmi les vertébrés fossiles provenant de la localité pliocène de Çalta en Turquie. Ce taxon est beaucoup plus robuste que la forme actuelle *Struthio camelus* par les dimensions des os appendiculaires postérieurs, notamment le fémur. Elle représente une des espèces de struthioniformes qui a évolué en Eurasie, et par ses caractéristiques, elle pourrait se rapprocher de *Struthio asiaticus* Brodkorb, 1963.

## MOTS CLÉS

Struthionidae,  
Aves,  
Pliocène,  
Çalta,  
Turquie.

## INTRODUCTION

During the Miocene, Pliocene and Lower Quaternary, Anatolia (Central Turkey) has witnessed a diverse vertebrate fauna. A number of fossil-rich localities have been discovered (Sickenberg *et al.* 1975), representing a succession of twelve faunal groups consisting mostly of mammals but avian remains are very briefly mentioned as Aves indet. and as eggshell fragments. Hitherto, the only occurrence of fossil struthioniform bones in Anatolia (Turkey) that has been reported from the middle Miocene locality of Çandır (Sauer 1979) consists only of a pedal phalanx and eggshell fragments. The Pliocene locality of Çalta, Ankara, in Turkey has yielded a rich faunal assemblage of amphibians, reptiles and large as well as small mammals (Ginsburg *et al.* 1974; Sen 1977). We describe bird bones from the Çalta locality which are typical of the Struthionidae. No other bird remains have been reported from the Çalta up to now.

## SYSTEMATIC PALAEOONTOLOGY

Class AVES Linnaeus, 1758

Order STRUTHIONIFORMES Latham, 1790

Family STRUTHIONIDAE Vigors, 1825

Genus *Struthio* Linnaeus, 1758

*Struthio* sp.

**MATERIAL EXAMINED.** — Distal portion of a right femur (ACA-948); diaphysis of a left femur (ACA-949); lower part of diaphysis of a right femur from a young specimen (ACA-327); diaphysis of a right tibiotarsus lacking epiphyses (ACA-950); right tarsometatarsus, lacking proximal and trochlear region (ACA-252); distal portion of a left tarso-metatarsus (ACA-335); left tarsometatarsus, lacking extremities (ACA-951); a right tarsometatarsus, lacking extremities (ACA-952).

**LOCALITY AND AGE.** — Çalta, Department of Ankara, Turkey, Pliocene, MN15 Zone.

## DESCRIPTIONS AND COMPARISONS

The avian collection from Çalta consists of three

femora, one tibiotarsus and three tarsometatarsi. All the bones are incomplete lacking their extremities which hinders comparative analysis with other fossils from the Eurasian region. Of the tarsometatarsi, a pair appears to have belonged to the same individual, while the third smaller one seems to have belonged to a young individual. The bones are fragile, especially the femora wherein the fragments are held in position by the fine compacted light reddish sediment filling the medullary cavity. At first sight they appear to belong to a large terrestrial bird, and detailed comparisons show that they are of a large-sized struthioniform bird.

Comparative material of *Struthio camelus* was obtained from the Laboratoire d'Anatomie comparée, Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN); skeletons No. 1923-2163 and No. 1923-954. Additional comparative data on Miocene fossil ostriches described from Eurasia comes from Kurochkin & Lungu (1970), Burchak-Abramovich and Vekua (1990), and data on African fossil ostriches are from Arambourg (1979).

*Femur* (Figs 1-4)

Fragment ACA-949 is the diaphysal shaft of a left femur (Figs 1, 2). The anteroposterior thickness of the bone is 69.5 mm compared to 47 mm in an adult specimen of *Struthio camelus*, indicating a much larger femur than that of the common ostrich. Compared with recent ostrich data from Burchak-Abramovich & Vekua (1990, table 1, line 4), the measurements suggest that the femur belongs to a large and stout form of *Struthio*. The most salient features of this specimen are the origin of the *crista supracondylus medialis* running downwards and walling in the *fossa poplitea* as a large shallow groove, and the *linea internuscularis caudalis* which is in continuation with the *crista supracondylus medialis*. The medial surface is flat and bears a faint but distinct muscular line. Normally in *Struthio camelus*, this line originates at the base of the great trochanter and runs transversely across the shaft to the anterior border of the external condyle.

Of the three femora, the small-sized specimen ACA-327 might have belonged to a young indivi-

TABLE 1. — Dimensions (in millimetres) of leg bones of *Struthio* sp. compared with *Struthio camelus*. Some data for *S. camelus* are from Burchak-Abramovich & Vekua (1990).

	<i>Struthio</i> sp.		<i>S. camelus</i>	
	Çalta		MNHN 1923-954	Burchak-Abramovich & Vekua 1990
Anteroposterior thickness of diaphysis, left femur	ACA-949	69.5	47.0	35; 33; 36; 41; 47
Distal depth, left tarsometatarsus	ACA-335	15.0	18.0	
	young specimen			
Distal anteroposterior depth, left tarsometatarsus	ACA-951	22.2	17.3	
Distal anteroposterior depth, right tarsometatarsus	ACA-952	20.4	18.0	

dual. This fragment is the distal diaphysial part, devoid of the epiphyses (Fig. 3). However the diaphysis is quite evocative when compared to the larger ones, and belongs to a right femur. It is flat on its medial side and exhibits a crest which originates from the base of the trochanter major, the latter being absent in this specimen. The caudal margin is rounded in its upper part, becoming thinner as it gives rise to the *crista supracondylus medialis* which is partly preserved. The *condylus medialis* is absent as well as the *condylus lateralis*. The beginning of the popliteal fossa is visible on the caudo-lateral surface and the emergence of the bony shaft towards the lateral condyle is distinctive, as indicated in figure 3.

Specimen ACA-948 belongs to the lower portion of a right femur. The *fossa poplitea* is remarkably wide and deep, and in fact is larger than in *Struthio camelus*. It is bounded on its inner side by a rather sharp crest, the *crista supracondylus medialis*. The internal condyle is broken, and as can be seen in figure 4, it is shorter and less prominent than the external fibular condyle (*condylus lateralis*) which is also broken, but the bony shaft is obvious and significant. The external condyle protrudes further down than the internal condyle as in *S. camelus*. This femoral specimen appears to have been slightly deformed and its cross-section has roughly a four-sided angular shape, with a more convex zone corresponding to the external surface as in recent *Struthio*, while the internal surface is merely flat. The size of this bone is smaller than specimen ACA-949, the anteroposterior depth of the diaphysis being

58 mm, which is still greater than in the recent ostrich.

#### *Tibiotarsus* (Fig. 5)

One right tibiotarsus, ACA-950, is present in the lot (Fig. 5B) and consists of a linear shaft which tapers towards the distal end, and the epiphyses are absent. The medial margin is slightly curved inwards in the distal region. This bone is designated as a right tibiotarsus due to the presence of a distinctive medullary foramen on the lateral margin of the diaphysis. This foramen is localized in a more frontal than lateral position, and opens at the end of a furrow which in this bone is linear in shape (Fig. 5D). This furrow indicates the position of the nutritive medullary artery that enters the diaphysis. In *Struthio camelus*, this furrow is arched towards the front (Fig. 5A, C).

The transverse section of the bone is oval with an anteroposterior compression. In cross-section this shape is maintained all along the shaft, but with diminishing dimensions distally up to about 26 cm down the shaft after which it widens transversely. The cortex in this specimen is thicker than in any of the other bones, being about 5 mm thick. The median border bears a faint but noticeable smooth posterior ridge which runs along this side of the shaft until it reaches the concave underside. Following this, the margin expands internally to form the inner condyle of which only the beginning is preserved in this specimen. The contact zone with the fibula is depressed in the fossil, showing a shallow canal about 7 cm long. In *Struthio camelus*,

the fibular groove runs alongside the medullary furrow and foramen, then becomes evanescent and re-emerges further down the shaft and continues to the distal end of the shaft where it

reaches the external condyle. This is not observable in the fossil specimen where the fibular groove stops just short of the position of the medullary foramen.



FIG. 1. — Comparison of left femur, lateral view; A, *Struthio camelus* (MNHN 1923-954); B, *Struthio* sp., Pliocene, Çalta (ACA-949) lic, linea intermuscularis caudalis ; csm, crista supracondylus medialis. Scale bar: 4 cm.

*Tarsometatarsus* (Figs 6-8)

The most characteristically identifiable bones of this collection are two tarsometatarsi, the right and the left, which apparently belong to the

same individual (ACA-252: right, and ACA-951: left). Both are composed of the shaft only, the proximal and distal extremities having been lost. Nevertheless there are diagnostic characters indi-

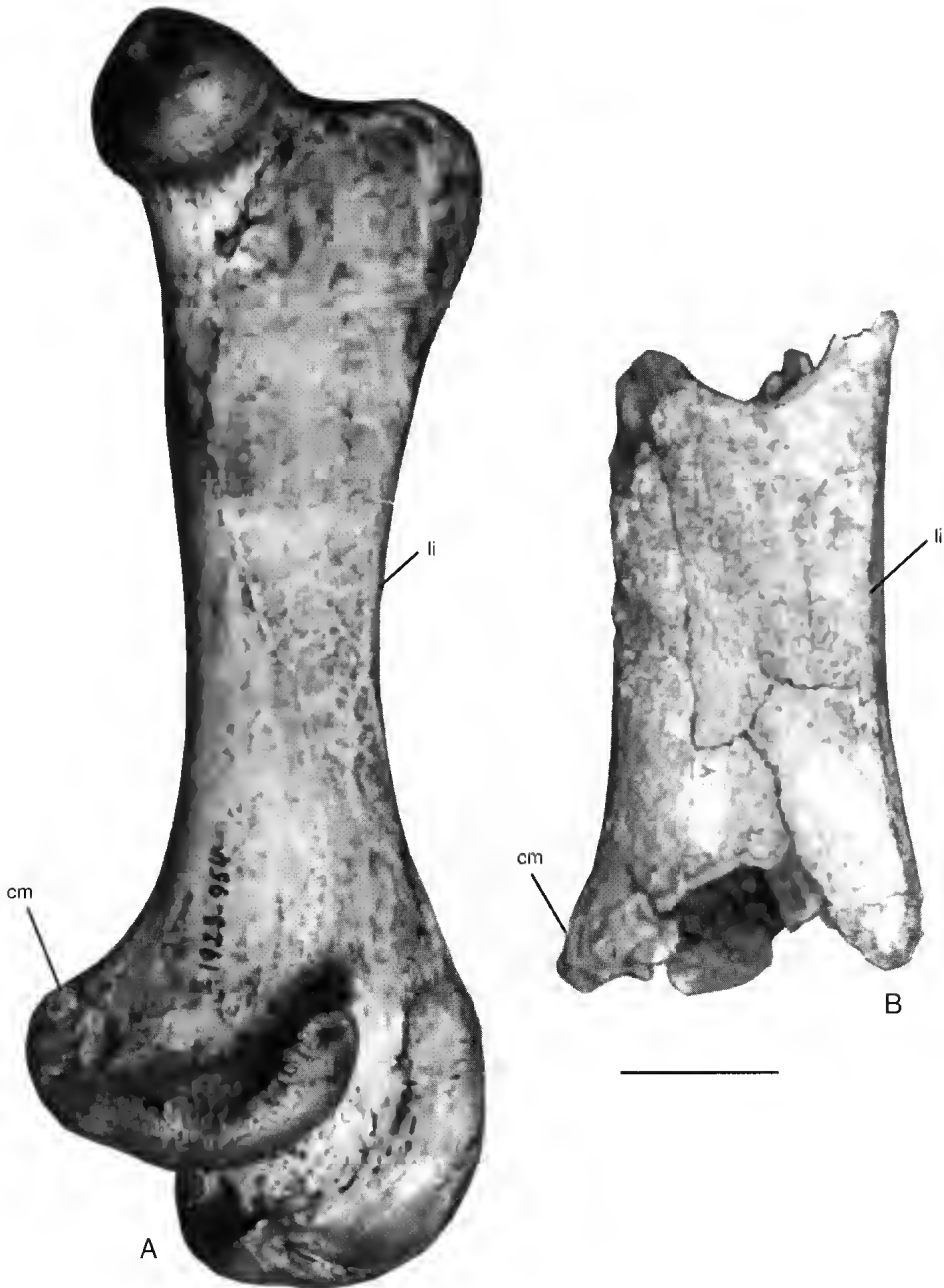


FIG. 2. — Comparison of left femur, medial view; A, *Struthio camelus* (MNHN 1923-954); B, *Struthio* sp., Pliocene, Çalta (ACA-949). li, *linea intermuscularis cranialis*; cm, *crista medialis* of medial condyle. Scale bar: 4 cm.

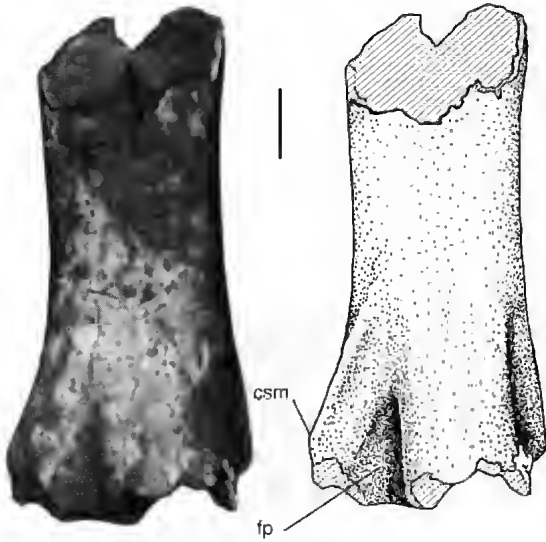


FIG. 3. — Right femur of *Struthio* sp., Pliocene, Çalta (ACA-327), posterior view. **csm**, *crista supracondylus medialis*; **fp**, groove leading to the *fossa poplitea*. Scale bar: 2 cm.

cative of the struthioniform morphotype. The length and anterior morphology of the tarsometatarsus exclude any resemblance to the casuariiform type in which the anterior tarsometatarsal groove is characterized by being deeply excavated and bordered by thick lateral walls giving a canal-like structure, and also by its extension along the shaft which is less in comparison with the total length.

In the Çalta specimens, the anterior tarsometatarsal groove is distinctive and is about 7 mm wide at mid-shaft level, but in comparison with *Struthio camelus*, its width is slightly narrower relative to the transverse tarsometatarsal width. In *Struthio*, this groove is very shallow and wider proximally with the lateral ridges being rather sharply individualized as they originate from the two proximal cotylae. In the Çalta tarsometatarsi, the curvature of the medial margin is very conspicuous at first sight, and one may suggest that there could have been some deformation as fossilization occurred. In fact, this curvature is very pronounced in comparison with the



FIG. 4. — Right femur of *Struthio* sp., Pliocene, Çalta (ACA-948), posterior view. **cm**, *condylus medialis*; **cl**, *condylus lateralis*; **ct**, *crista tibiofibularis*; **fp**, *fossa poplitea*. Scale bar: 4 cm.





modern *S. camelus*, in which the tarsometatarsus is fairly linear, with a slight overall curvature along the diaphysis from the proximal to the trochlear region (Fig. 6). The fact that both tarsometatarsi from Çalta are curved similarly inwards suggests that they have not been deformed during fossilization. As can be seen from the lateral and medial views (Fig. 7), the tarsometatarsi exhibit a greater anteroposterior depth than in *S. camelus*, with a more pronounced hypotarsal crest. Also the tarsometatarsal shaft appears more compressed laterally than in *S. camelus*.

The proximal ligamental attachment for the *musculus tibialis anticus*, is present in both the

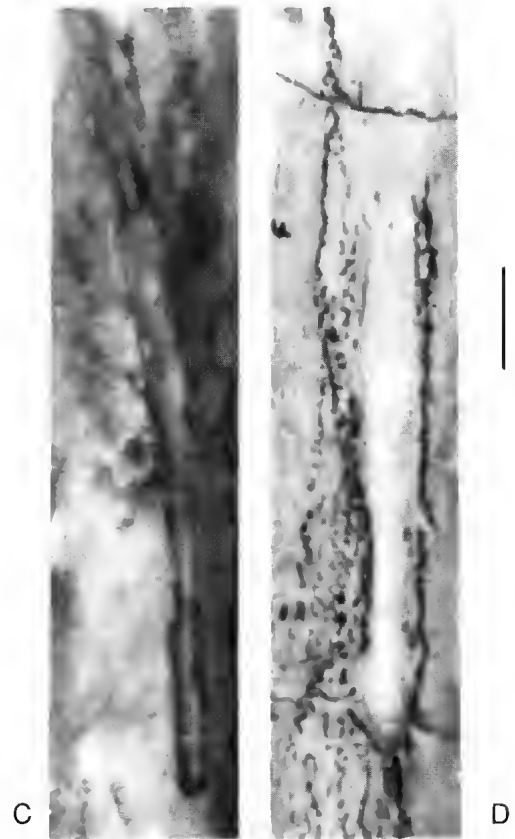


FIG. 5. — A, B, right tibiotarsus, in lateral view; A, *Struthio camelus* (MNHN 1923-954); B, *Struthio* sp. (ACA-950) lacking epiphyses; arrows indicate the trajectory of the medullary groove which is linear in *Struthio* sp. but arched in *S. camelus*; C, D, medullary groove leading to the nutritive foramen localized on the external surface of the tibiotarsus in (C) *Struthio camelus* and in (D) *Struthio* sp. Scale bars: A, B, 4 cm; C, D, 0.5 cm.

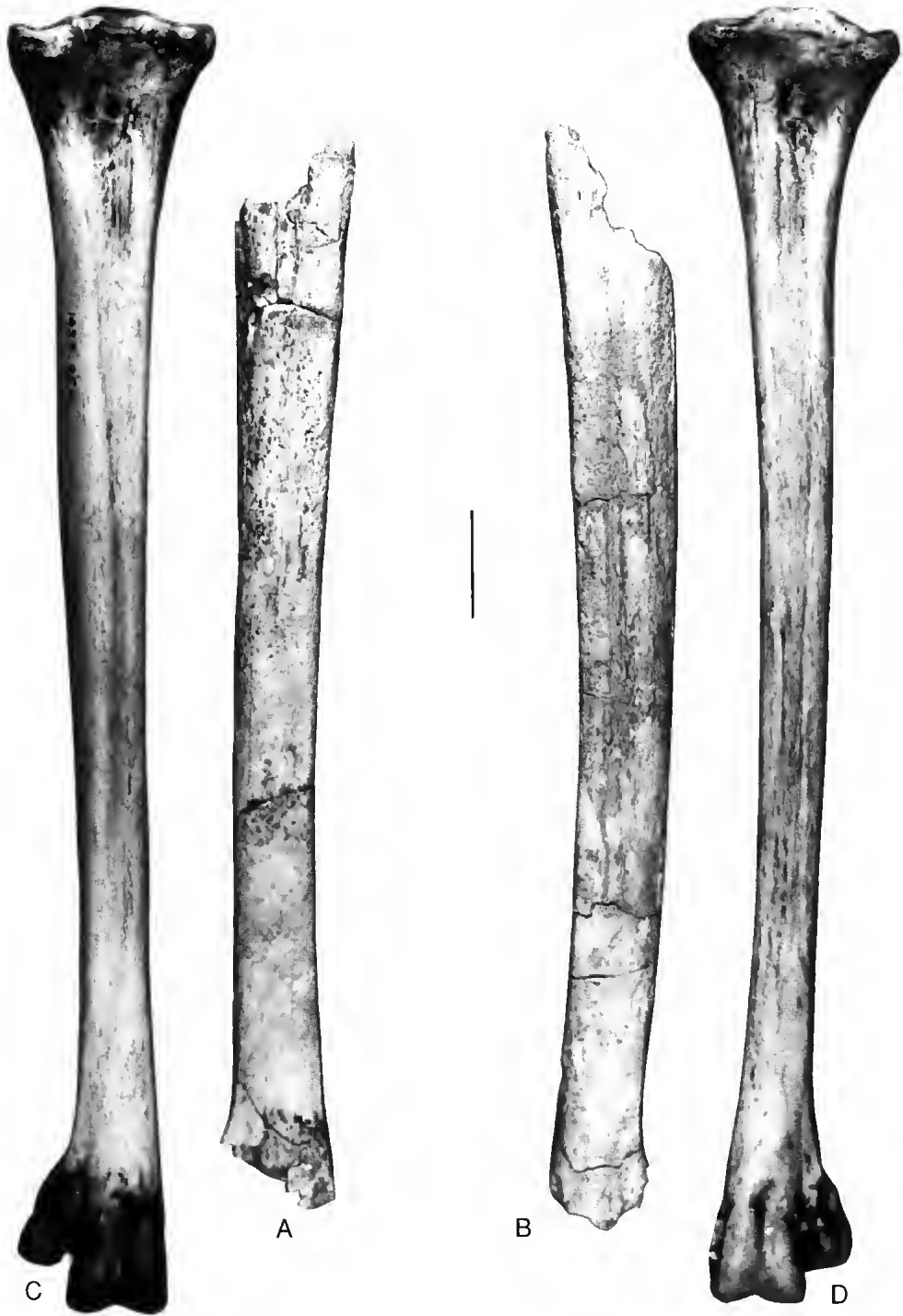


FIG. 6. — A, B, right (ACA-952) and left (ACA-951) tarsometatarsi of *Struthio* sp., Pliocene, Çalta; C, D, complete tarsometatarsi of *Struthio camelus* (MNHN 1923-954). Anterior view. Scale bar: 4 cm.

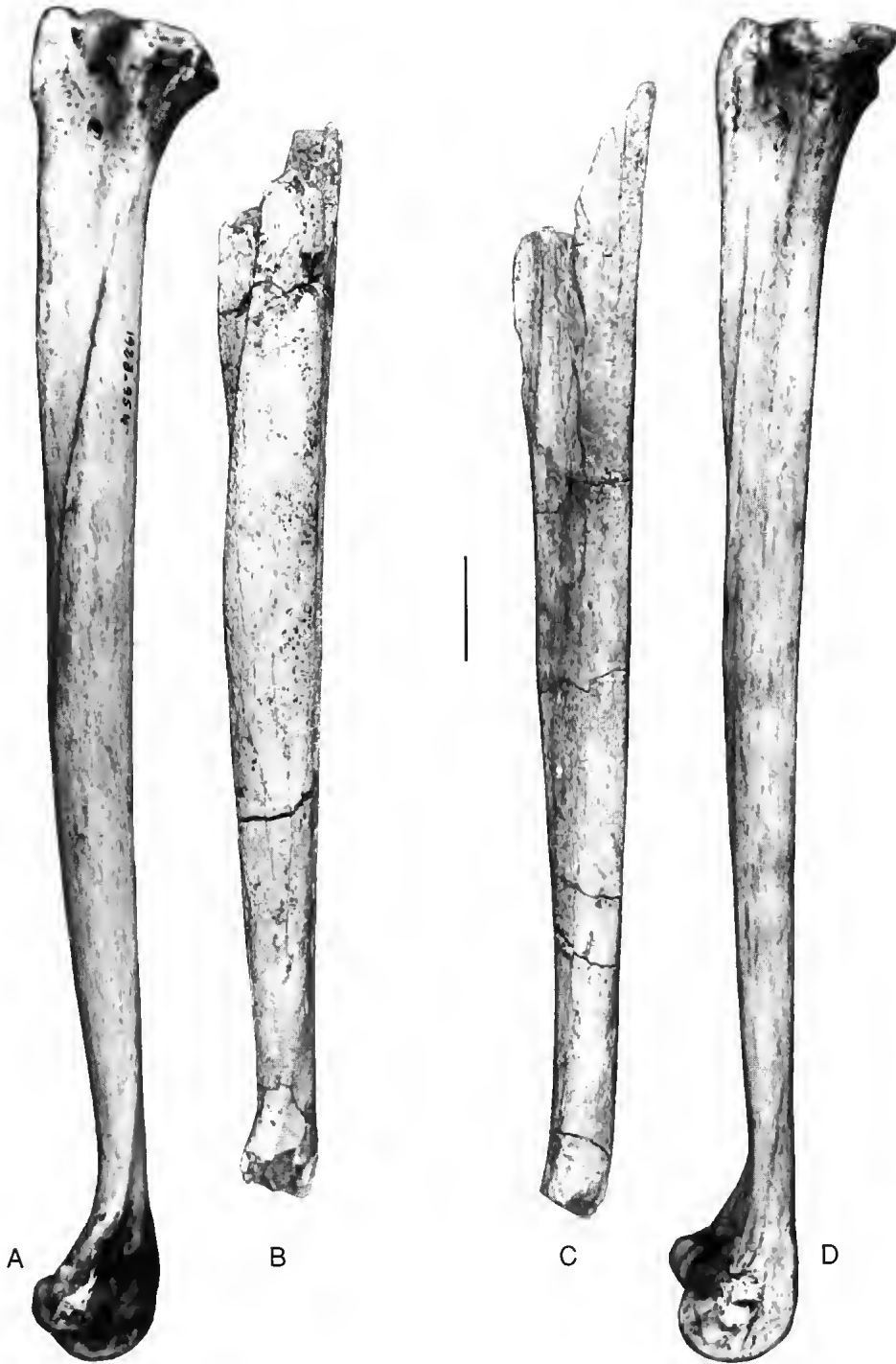


FIG. 7. — **A**, right tarsometatarsus of *Struthio camelus* (MNHN 1923-954), in lateral view; **B**, the same for *Struthio* sp., Pliocene, Çalta (ACA-252); **C**, left tarsometatarsus of *Struthio camelus*, in medial view; **D**, the same for *Struthio* sp., Pliocene, Çalta (ACA-951). Scale bar: 4 cm.

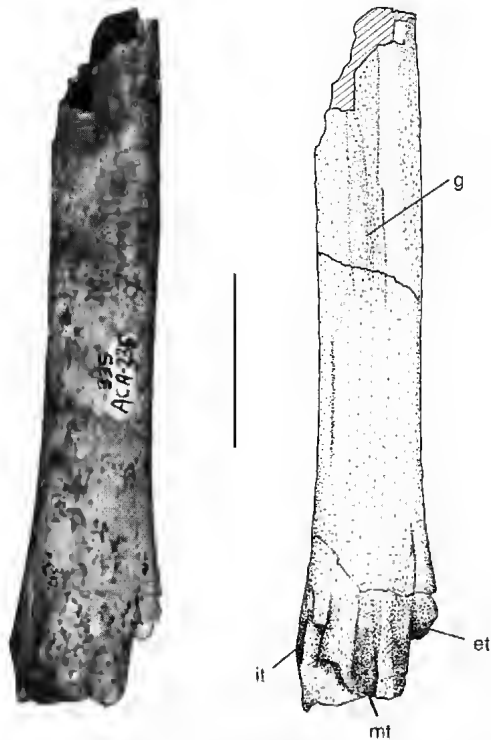


FIG. 8. — Anterior view of left tarsometatarsus of a young individual of *Struthio* sp., Çalta (ACA-335). et, external trochlea; g, anterior metatarsal groove; it, internal trochlea reduced to a stub; mt, middle trochlea. Scale bar: 4 cm

left and the right tarsometatarsi, appearing as a longitudinal tuberosity. As expressed above, the tarsometatarsi are curved medially and, in profile, they show a deeper anteroposterior depth (Fig. 7) than in the common ostrich. Also the width is greater than in the latter species. The middle crest which arises from the medial hypotarsal ridge in the recent form and which runs along the shaft up to about a third of its total length is visible in the fossil specimen, and it does not fuse with the two lateral crests (*cristae plantares medialis et lateralis*) which originate from the two cotylae. These crests are almost effaced in the Çalta tarsometatarsi. The external crest runs laterally on the surface of the shaft, and converges onto the median plane, meeting its counterpart from the other side and uniting with it in the distal region. The proximal part of this crest (*crista plantares lateralis*) is more arched in *S. camelus* than in the Çalta tarsometatarsus (Fig. 7A, B).

In cross section, the shaft is triangular in shape in *Struthio camelus* just as in the fossil specimens, but it is more compressed laterally in the latter. Also the fossil bone is more robust and is wider in its transverse dimension than in *Struthio camelus* giving the latter a relatively more gracile silhouette.

A third tarsometatarsus (ACA-335) is present in this collection, but it is of small size, corresponding evidently to the distal extremity of a young individual (Fig. 8). As in the larger bones, the trochlear region is missing, and because of the inward curvature of this specimen, it is diagnosed as a left tarsometatarsus. The anterior surface of the bone bears the shallow depression for the *tibialis anticus* muscle in its upper half, while the lower half is flat and expands anteriorly towards the median trochlea with, in between, the frontal depression of the articular groove. Moreover, a relic of the internal trochlea appears as a slight protuberance demarcated by a fine curved line from the middle of the shaft on the posterior concave surface. The external trochlea exists only as a distinct remnant emerging from the main shaft. Its origin lies much above the tuberosity corresponding to the extremely reduced inner trochlea.

#### DISCUSSION

Fossil ostrich bones have been described from numerous localities in Eurasia (Kurochkin & Lungu 1970) and in Africa (Arambourg 1979; Rich 1974). Kurochkin & Lungu (1970) assigned most of the Pliocene and Pleistocene specimens distributed from Eastern Europe to China, Transbaykalia and northern India to a single species *Struthio asiaticus*. They considered the latter to be a direct ancestor of the living species *Struthio camelus* and recognized only four species: *S. orlovi*, *S. brachydactylus*, *S. asiaticus* and the recent *S. camelus*. However, Burchak-Abramovich & Vekua (1990) do not seem to agree with this interpretation in their description of another fossil ostrich *S. dmanisensis* Burchak-Abramovich *et* Vekua, 1990 from the Pleistocene of eastern Georgia.

*S. orlovi* Kurochkin *et* Lungu, 1970 was erected on the basis of a distal fragment of a tibiotarsus. It cannot be compared with our material.

*S. brachydactylus* Burchak-Abramovich, 1949 is better known by a partial skeleton from Grebenniki in Ukraine. In size, we are only able to compare the minimum breadth of the leg bones, which seems to be of the same order. For example, the minimum transverse diameter of the tarsometatarsus is 33 mm in *S. brachydactylus* (Burchak-Abramovich 1949, table 1) in comparison with 32.7 mm and 33.3 mm as measured on adult specimens from Çalta. However the Çalta tarsometatarsi bear a concave internal margin, whilst the shaft of the same bone in *S. brachydactylus* is straight. Sauer (1979) referred to this species one phalanx and egg-shell remains from Çandir (MN6, Turkey).

*S. karatheodoris* Forsyth Major, 1888 was described from Samos (MN11-12, Greece) with a sternum and a femur. The latter specimen was not illustrated, but Forsyth Major (1888) described it as being larger than the living *S. camelus*. These specimens were apparently lost during the Second World War. Bachmayer & Zapfe (1962) referred to this species three distal fragments of the tibiotarsus and one phalanx. These are not comparable with the Çalta specimens.

The type specimens of *S. asiaticus* are from the Siwalik Hills in the Indian peninsula, and Lydekker (1884) described some leg bones including a tibiotarsus and the distal portion of a tarsometatarsus with the proximal portion of the first phalanx of the third digit. The Çalta tarsometatarsus closely resembles the right tarsometatarsus of the Siwalik Hills at least in the shape and dimensions of the distal extremity before the trochlea.

The type material of *Struthio dmaniensis* from the Pleistocene of eastern Georgia (Burchak-Abramovich & Vekua 1990) is a right femur of a large individual. The only comparable dimension is the smallest width of the diaphysis which measures 76 mm in the *S. dmaniensis* specimen vs 69.5 mm in the largest Çalta femur. This would indicate an intermediate size for the Çalta specimen between this species and *S. camelus*.

*S. pannonicus* Kretzoi, 1953 from the lower Pleistocene of Kisláng, Hungary, is only known by a pedal phalanx.

Arambourg (1979) described *S. barbarus* from the early Pleistocene of Ain Boucherit, Algeria, a

species slightly larger than *S. camelus*, and represented by a tibiotarsus, fibula and a tarsometatarsus. In this species the section of the tibiotarsus is elliptical and the posterior face of the bone is rounded, as in the specimen ACA-950. However, the Çalta specimen represents a young individual and is consequently smaller.

Considering the available data listed above, it appears that firstly, the fossil materials from various localities are very fragmentary, and that secondly, adequate comparisons between the erected species have not been accomplished. A revision of the fossil ostriches of the Neogene of Africa and Eurasia is wanting. We suggest that due to the lack of conclusive criteria and also the fragmentary state of the Çalta fossils, we cannot attribute the latter to any known taxon.

## CONCLUSIONS

This paper describes the struthioniform remains from Çalta. Despite the abundance of the material (portions of three femora, one tibiotarsus and three tarsometatarsus), its fragmentary nature does not authorize detailed comparison. Moreover, during this study, we noted that many *Struthio* species from the Neogene and Pleistocene of the Old World were erected on fragmentary remains, and their specific characteristics are not clearly highlighted. On the other hand, there is no recent study revising the systematics of this group.

Concerning the Çalta material, the differences in size and morphology we observed between the Çalta material and fossil and living species of *Struthio* are probably indicative of a new species, but due to the absence of complete and better preserved material, it seems preferable to leave the Çalta material in open nomenclature rather than to complicate the definition of a species which needs as yet a complete revision within a phylogenetic framework.

The biogeography of the ostriches has been discussed by several authors, with much emphasis on the centre of origin. The classical hypotheses regarding struthionid origins includes an Eurasian evolution prior to their spreading into Africa (Sauer & Rothe 1972; Houde 1986), but

it was primarily based upon the abundance of fossil remains in this area, despite these being rather fragmentary bones and eggshell remains. African struthious remains have been described by Lowe (1933), Arambourg (1979), Rich (1974, 1980) and Sauer & Sauer (1978). More recently, struthioniform skeletal and eggshell remains have been reported from the lower Miocene of Namibia (Mourer-Chauviré *et al.* 1996a, b), thus enlarging the biogeographical and temporal scope of the family Struthionidae. The new struthioniform material from Central Anatolia indicates the abundance and wide distribution of ostriches in Eurasia during the Pliocene. The precise affinities of this species are not definable at the moment and is being designated as *Struthio* sp.

#### Acknowledgements

The fossil material has been collected by É. Heintz and L. Ginsburg on field excavations in the Çalta locality, Turkey. We wish to thank Christine Lefèvre of Laboratoire d'Anatomie comparée (MNHN) for making modern ostrich material available for comparative study. Our sincere thanks go to Brigitte Senut and Daniel Goujet for their valuable criticisms as well as the reviewers of this paper, Cécile Mourer-Chauviré and Philippa Haarhoff. Photographs were developed by D. Serrette.

#### REFERENCES

- Arambourg C. 1979. — *Vertébrés villafranchiens d'Afrique du Nord (Artiodactyles, Carnivores, Primates, Reptiles, Oiseaux)*. Fondation Singer-Polignac, Paris, 141 p.
- Bachmayer F. & Zapfe H. 1962. — Reste von *Struthio* aus Pikermi. *Praktika tes Akademia Athenon* 37: 247-253.
- Brodkorb P. 1963. — Catalogue of fossil birds. Part I. Archaeopterygiformes through Ardeiformes. *Bulletin of the Florida State Museum* 7 (4): 179-293.
- Burchak-Abramovich N. I. 1949. — A fossil ostrich (*Struthio brachylactylus* n. sp.) from the Meotian deposits of the village of Grebenniki in southern Ukraine. *Akademia Nauk SSSR Doklady* 67 (1): 141-144.
- Burchak-Abramovich N. I. & Vekua A. K. 1990. — The fossil ostrich *Struthio dmanisensis* sp. n. from the lower Pleistocene of eastern Georgia. *Acta Zoologica Cracoviensis* 33 (7): 121-132.
- Forsyth Major C. J. 1888. — Sur un gisement d'ossements fossiles dans l'île de Samos, contemporains de l'âge Pikermi. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris 107: 1178-1181.
- Ginsburg L., Heintz E. & Sen S. 1974. — Le gisement pliocène à Mammifères de Çalta (Ankara, Turquie). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, D 278: 2739-2742.
- Houde P. 1986. — Ostrich ancestors found in the northern hemisphere suggest a new hypothesis of ratite origins. *Nature* 324: 563-565.
- Kretzoi M. 1953. — Ostrich and camel remains from the central Danube basin. *Acta Geologica Magyar Tudományos Akademia Budapest* 2: 231-241.
- Kurochkin É. & Lungu A. N. 1970. — A new ostrich from the Middle Sarmatian of Moldavia. *Paleontological Journal* 1970: 103-111.
- Lowe P. R. 1933. — On some struthious remains: 1. Description of some pelvic remains of a large fossil ostrich, *Struthio oldawayi* sp. n., from the lower Pleistocene of Oldaway (Tanganika Territory); 2. Egg-shell fragments referable to *Psammornis* and other Struthionies collected by Mr. St. John Philby in southern Arabia. *Ibis* 13 (3): 652-658.
- Lydekker R. 1884. — Siwalik Birds. *Paleontologica Indica* 10 (3): 143-145.
- Mourer-Chauviré C., Senut B., Pickford M. & Mein P. 1996a. — La plus ancienne autruche (Struthionidae, Aves) du Miocène inférieur de Namibie. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, II, 322: 325-332.
- Mourer-Chauviré C., Senut B., Pickford M., Mein P. & Dauphin Y. 1996b. — Ostrich legs, eggs and phylogenies. *South African Journal of Science* 92: 492-494.
- Rich P. 1974. — Significance of the Tertiary avifaunas from Africa (with emphasis on a mid to late Miocene avifauna from southern Tunisia). *Annals of the Geological Survey of Egypt* 4: 167-209.
- Sauer E. F. G. 1979. — A Miocene ostrich from Anatolia. *Ibis* 121: 494-501.
- Sauer E. F. G. & Rothe P. 1972. — Ratite eggshells from Lanzarote, Canary Islands. *Science* 176: 43-45.
- Sauer E. F. G. & Sauer E. M. 1978. — Ratite eggshells fragments from Mio-Pliocene continental sediments in the district of Ouarzazate, Morocco. *Palaeontographica A* 161 (1/3): 1-54.
- Sen S. 1977. — La faune de rongeurs pliocènes de Çalta (Ankara, Turquie). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, série 3, Sciences de la Terre* 61: 89-171.
- Sickenberg O., Becker-Platen J. D., Benda I., Berg D., Engesser B., Gaziry W., Heissig K., Hünermann K. A., Sondaar P. Y., Schmidt-Kittler N., Staesche K., Staesche U., Steffens P., Tobien H. 1975. — Die Gliederung des höheren

Jungtertiärs und Altquartärs in der Türkei nach  
Vertebraten und ihre Bedeutung für die internatio-

nale Neogen-Stratigraphie. *Geologisches Jahrbuch*,  
Reihe B, 15: 1-167.

*Submitted for publication on 9 September 1997;  
accepted on 11 May 1998.*





# Pliocene vertebrate locality of Çalta, Ankara, Turkey. 3. Insectivores

**Jelle W. F. REUMER**

Natuurmuseum Rotterdam,

P.O. Box 23452,

NL3001 KL Rotterdam (The Netherlands)

reumer@nrm.nl

Reumer J. W. F. 1998. — Insectivores, *in* Sen S. (ed.), Pliocene vertebrate locality of Çalta, Ankara, Turkey. 3, *Geodiversitas* 20 (3): 353-358.

## ABSTRACT

The insectivore fauna from Çalta (middle Ruscinian MN15) consists of four taxa: the Soricidae *Asoriculus gibberodon* (Petényi, 1864); *Mafia csarnotense* Reumer, 1984; an indeterminate species; and the Erinaceidae *Erinaceus* sp. The fauna, with a water shrew as its most abundant member, is extremely poor in number of species, indicating a dry environment with occasional rivers.

## KEY WORDS

Ruscinian,  
Insectivora,  
Soricidae,  
Erinaceidae,  
Turkey,  
paleoecology.

## RÉSUMÉ

*Le gisement de vertébrés pliocènes de Çalta, Ankara, Turquie. 3. Insectivores.* La faune d'insectivores de Çalta (Rusciniens moyen, zone MN15) est constituée de quatre espèces. Il s'agit des soricidés *Asoriculus gibberodon* (Petényi, 1864), *Mafia csarnotense* Reumer, 1984, et d'une espèce indéterminée, ainsi que de l'érinacéidé *Erinaceus* sp. Bien que l'espèce principale soit une musaraigne aquatique, cette faune d'insectivores est extrêmement pauvre en espèces, indice d'un milieu aride avec des fleuves épars.

## MOTS CLÉS

Rusciniens,  
Insectivora,  
Soricidae,  
Erinacidae,  
Turquie,  
paléocologie.

## INTRODUCTION

Sen (1977) described the abundant rodent fauna from the Turkish vertebrate locality of Çalta and gave a provisional fauna list of the locality, including three taxa of insectivores. The locality was attributed to a late Ruscinian age. The stratigraphic age was subsequently refined to the early middle Ruscinian (a zone characterized by the presence of *Mimomys davakosi* van de Weerd, 1979), mammalian zone MN15 by van der Meulen & van Kolfshoren (1986). De Bruijn *et al.* (1992) confirmed the age of Çalta as being MN15. Çalta has yielded a small sample of Insectivora. While abundant insectivore faunas dating to the Ruscinian are known from Central Europe, such faunas from southeastern Europe and Asia Minor are scarce, and hence their study is worthwhile.

## MATERIAL AND METHODS

Only sixty-one teeth and tooth fragments from Çalta can be attributed to insectivores; four of these to a hedgehog, the other fifty-seven specimens to shrews. The specimens were sent to the author by Dr Sevket Sen (Paris), and they were mounted in putty in order to be studied and measured. Descriptions were made with the aid of a Wild M5 binocular; measurements were made with a Leitz Ortholux binocular with measuring clocks at the Institute of Earth Sciences of Utrecht University. Measurements have been taken according to the method extensively described by Reumer (1984), the results are given in millimeters units in tables 1-3.

## SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

Family SORICIDAE Fischer, 1817  
Subfamily SORICINAE Fischer, 1817  
Tribe NEOMYINI Matschie, 1909  
Genus *Asoriculus* Kretzoi, 1959

*Asoriculus gibberodon* (Petényi, 1864)  
(Fig. 1, Table 1)

*Episoriculus* sp. – Sen 1977: 92.

## REMARKS

For an extensive description of this species see Reumer (1984). The Çalta material conforms the description given for the Ruscinian samples; in size, *A. gibberodon* from Çalta falls well within the range established for central European representatives of the species as given by Reumer (1984) and for Greek material (Reumer & Doukas 1986; Doukas *et al.* 1995).

The loph running from the hypocone and surrounding the talon in the upper molars (M1 and M2) is sometimes continuous, sometimes not so, or there may be only a slight interruption in the loph. It is therefore difficult to attribute the material to either morphotypes A or B of Reumer (1984). *A. gibberodon* is a well-spread species during the Ruscinian; it is considered to indicate a rather moist environment (but see below).

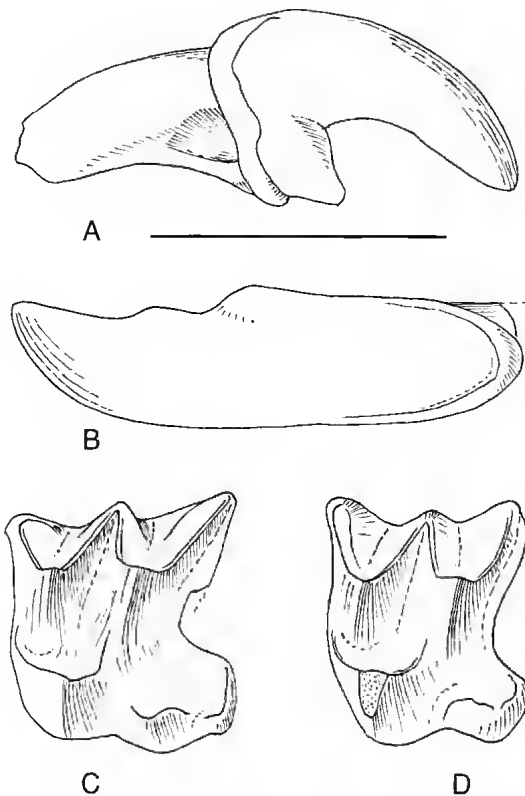


FIG. 1. — *Asoriculus gibberodon* from Çalta: A, right upper incisor, ÇAL025; B, left lower incisor, ÇAL042; C, left M1, ÇAL031; D, left M2, ÇAL039. Scale bar: 2 mm.

TABLE 1. — Measurements of *Asoriculus gibberodon* in millimeter units.

Element	Parameter	n	min	x	max	sd
I	LT	2	0.79	0.80	0.81	
	L	2	1.84	1.93	2.01	
	H	3	1.15	1.19	1.24	
P4	BL	2	1.48	1.48	1.48	
M1	PE	5	1.14	1.23	1.30	0.073
	LL	5	1.44	1.49	1.52	0.030
	BL	4	1.44	1.51	1.56	
	AW	4	1.37	1.45	1.52	
	PW	4	1.64	1.65	1.67	
M2	PE	8	1.07	1.11	1.16	0.036
	LL	7	1.25	1.31	1.38	0.041
	BL	6	1.25	1.33	1.45	0.067
	AW	4	1.58	1.62	1.67	
	PW	6	1.43	1.50	1.54	0.040
i	L	1	—	3.25	—	
m1	TRW	6	0.75	0.82	0.85	0.041
	TAW	6	0.77	0.89	0.96	0.067
	L	5	1.44	1.49	1.56	0.052
m2	TRW	3	0.78	0.79	0.80	
	TAW	3	0.82	0.83	0.83	
	L	2	1.36	1.44	1.52	
m3	W	1	—	0.60	—	
	L	1	—	1.08	—	

Tribe BLARININI Kretzoi, 1965  
Genus *Mafia* Reumer, 1984

*Mafia csarnotense* Reumer, 1984  
(Fig. 2, Table 2)

*Blarinella* sp. — Sen 1977: 92.

#### DESCRIPTION

Upper incisor: the upper incisor is relatively large and not fissident, having a strong apex and a small talon. The buccal cingulum is broad but not very high, running along a slightly undulate posterior margin. The upper edge is continuously convex.

P4: only two broken specimens are available. The parastyle is high and protruding; it is connected to the paracone by a high parastylar crest. The protocone is low and inconspicuous.

TABLE 2. — Measurements of *Mafia csarnotense* in millimeter units.

Element	Parameter	n	min	x	max
I sup.	LT	2	1.25	1.33	1.40
	L	2	2.48	2.53	2.58
	H	2	1.44	1.45	1.46
P4	PE	1	—	1.26	—
	BL	1	—	1.78	—
M1	PE	3	1.30	1.33	1.35
	LL	2	1.45	1.48	1.50
	BL	2	1.58	1.59	1.60
	AW	3	1.52	1.56	1.58
	PW	1	—	1.55	—
M2	PE	4	1.16	1.18	1.22
	LL	3	1.28	1.37	1.40
	BL	2	1.38	1.40	1.41
	AW	2	1.62	1.64	1.66
	PW	2	1.34	1.43	1.52
M3	W	1	—	1.28	—
i	L	1	—	>3.95	—
m1	TRW	2	0.92	0.94	0.95
	TAW	2	0.97	1.01	1.05
	L	2	1.70	1.71	1.72

The posterior emargination seems to have been rather weak.

M1-M2: the talon is small, surrounded by a low ridge on which no separately distinguishable hypocone is to be seen. The protocone is connected to both the paracone and the metacone; the metaloph is, however, shorter than the protoloph and separated from the metacone by a small depression. The posterior emargination is slight to moderate: the PE index, expressed as  $(LL + BL)/2 \times PE - 1$  is 0.15 for M1 and 0.17 for M2 (see Reumer 1984 for details).

M3: the only available M3 is broken, only a strong paracone and a weakly-developed protocone are present in the fragment. The anterior border of the tooth is convex, not straight.

Lower incisor: the tooth is long, possessing a strongly upturned apex, a bicusculate dorsal margin and a well-developed buccal cingulum. The cuspules are well-developed but not inflated.

m1: the first lower molars (no m2's and m3's are unfortunately preserved) have a short talonid; the

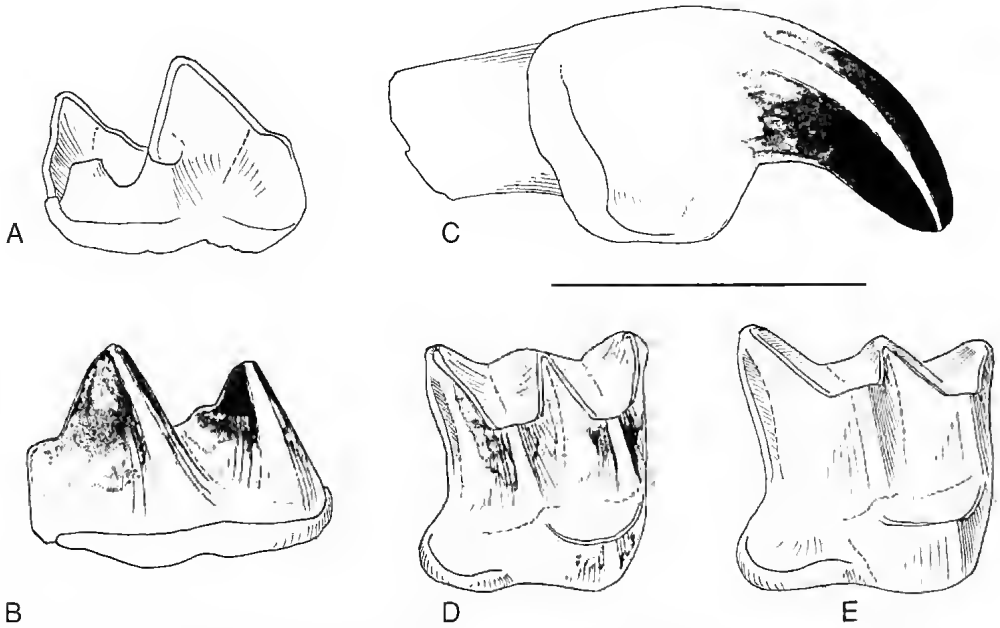


FIG. 2. — *Mafia csarnotense* from Çalta: **A**, left m1, ÇAL021, lingual view; **B**, the same, buccal view; **C**, right upper incisor, ÇAL007; **D**, right M2, ÇAL016; **E**, right M1, ÇAL018. Scale bar: 2 mm.

entoconid is situated halfway between metaconid and entostylid; an entoconid crest is absent. The lower molars make a robust appearance. All dental elements are strongly pigmented with a dark red colour.

#### REMARKS

The clear absence of entoconid crests indicates that the material belongs to the tribe Blarinini. The combination of the strong dental pigmentation, the non-fissident large upper incisor, the robust lower molars, and the absence of hypocoines in the upper molars are all indicative of a member of the genus *Mafia*. Comparison with the description, the illustrations and the measurements of *Mafia csarnotense* from the late Ruscinian of Hungary (given in Reumer 1984), and with the data provided by Rzebik-Kowalska (1990) for Polish material, strongly point towards *M. csarnotense*. The other species attributed to this genus, *M. debnelti* (Kowalski, 1956) (early Ruscinian of Poland), is considerably larger. In size, our Turkish material comes closer to the late Ruscinian *M. csarnotense* material than to the early Ruscinian Polish material of the same

species, which is somewhat smaller. It is unfortunate that no mandibular osteological material is preserved. In *M. csarnotense* from Csarnóta-2, the lower incisor has a weaker cingulum than in the Çalta material. However, there are not many other differences to be discerned. As the measurements corroborate also, we attribute the material from Çalta to *M. csarnotense*. This find extends the geographic range of the species that was known so far only from Poland and Hungary. The species ranges in age from MN14 through MN16, so our material fits nicely into the stratigraphic range of the species.

Family SORICIDAE g. et sp. indet.

#### REMARKS

One fragmentary P4 is preserved that does not belong to either *Mafia csarnotense* or to *Asoriculus gibberodon*. It is a slender tooth, with high and pointed cusps. The parastylar crest is high, the protocone is high and pointed, almost conical but with a small ridge running in a posterior direction. The valley between protocone and parastyle is closed by a low and narrow

TABLE 3. — Measurements of *Erinaceus* sp., in millimeter units.

Element	Parameter	n	size
P3	L	1	2.56
	W	1	2.14
M1	L	1	4.92
	W	1	5.61

ridge; the valley between protocone and the large hypocone is wide and open. Measurements: PE = 0.75; BL = 1.47; W = 1.37 mm. The tooth, although having a *Sorex*-like appearance, is thus considerably larger than P4's from the Ruscinian species *S. minutus* Linné, 1766 or *S. bor* Reumer, 1984, and smaller than *Sorex* sp. from the Hungarian locality of Osztramos-7 (Reumer 1984). A possible attribution to the genus *Crocidura*, another taxon with slender teeth having high and pointed cusps, can be excluded by reason of the highly individualized protocone. We cannot therefore attribute the fragmentary tooth to any taxon.

Family ERINACEIDAE Bonaparte, 1838  
Subfamily ERINACEINAE Bonaparte, 1838  
Genus *Erinaceus* Linné, 1758

*Erinaceus* sp. indet.  
(Fig. 3, Table 3)

*Erinaceus* sp. — Sen 1977: 92.

Only four dental elements of a hedgehog are preserved: a buccal fragment of (most probably) a left C, P1 or P2; a left P3; a left P4 missing its posterobuccal corner; and a left M1. All elements are from the left side and they might thus originate from one single maxilla.

The only complete elements, the P3 and the M1, are not very diagnostic in their appearance. P3 has only one cusp developed, the paracone, with a loph running in posterior direction. There is a faint indication of a parastylar crest, but a parastyle cannot be seen. A cingulum is present along the anterior margin.

In the M1, the cusps are strongly worn and hence the tooth has become rather flat. This is not unusual in hedgehogs. Narrow and some-

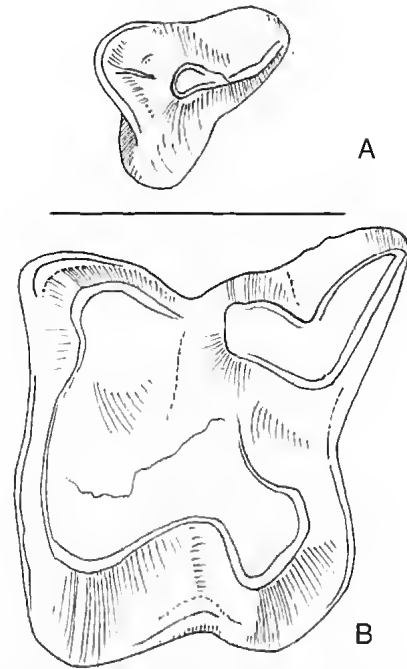


FIG. 3. — *Erinaceus* sp. from Çalta: A, left P3, ÇAL004; B, left M1, ÇAL001. Scale bar; 4 mm.

times even delicate cingula are present along the anterior and posterior margins, below the paracone, and between protocone and hypocone. Due to the scant material available, it seems inadvisable to make an identification at the species level.

## GENERAL DISCUSSION

Our insectivore sample consists of only four species. Among the Soricidae, the most abundant species is the neomyine *A. gibberodon* (related to the water shrews), with thirty-seven out of fifty-seven specimens (64.9%), followed by *M. carnotense* with nineteen specimens (33.3%), and the single indeterminate tooth (1.8%).

Even considering the fact that the sample of insectivores from Çalta is small, the number of species of Soricidae is extremely low for a (middle) Ruscinian locality. Ruscinian localities in Central Europe (such as Weze, Podlesice, Rebielice, Csarnóta-2, or Osztramos-7) have a considerably larger diversity, sometimes counting

over a dozen species (see Reumer 1984). This makes Çalta an interesting sample from a paleoclimatological point of view. A high soricid diversity indicates a humid paleoclimate, while a low diversity indicates a drier situation (Reumer 1995). The presence of two, possibly three, species of shrews in Çalta is thus indicative of an arid paleoclimate. The high percentage of *Asoriculus* in our sample, however, seems at a first glance to contradict a dry or arid climate.

Sen (1977) came to the conclusion that the paleoenvironment of Çalta was that of a steppe ("un milieu steppique"). Van der Meulen & van Kolfchoten (1986) were of the same opinion: they spoke of "extensive dry open country". Reumer (1984) attributed an open environment to the genus *Mafia*, which corroborates the conclusions of Sen (1977) and van der Meulen & van Kolfchoten (1986). Our shrew sample thus may seem somewhat contradictory in itself: a wet element (the water shrew *Asoriculus*) together with an indicator of more steppic conditions (*Mafia*), while the low number of species indicates a dry paleoclimate. The conclusion that can be reached is that indeed the situation of Anatolia in the middle Ruscinian was dry and steppic. Sparsely present rivers or other water-bodies provided the environment necessary for water shrews (vegetational cover and an abundance of invertebrate food items). As far as biogeography is concerned, it is interesting to compare the fauna from Çalta with the one from Apolakkia (Rhodes, Greece; see Van de Weerd *et al.* 1982). Apolakkia is, biogeographically speaking, a locality that belongs to the Turkish realm; it is also of MN15 age, and only slightly younger than Çalta according to van der Meulen & van Kolfchoten (1986). *Asoriculus gibberadon* is found in Apolakkia as well, along with what can so far be considered to be the oldest *Crocidura* in the European fauna region. This genus, originating from Africa, is supposed to have reached Europe via Asia Minor. Its absence in Çalta is therefore noteworthy. It could mean that *Crocidura* entered the region during MN15, between the moments of deposition of the Çalta and Apolakkia faunules, respectively.

## Acknowledgements

The author is grateful to Dr P. Mein and Dr G. Storch for reviewing the manuscript.

## REFERENCES

- Bruijn H. de, Daanis R., Daxner-Höck G., Fahlbusch V., Ginsburg L., Mein P. & Morales J. 1992. — Report of the RCMNS working group on fossil mammals, Reisensburg 1990. *Newsletter of Stratigraphy* 26 (2/3): 65-118.
- Doukas C. S., Hoek Ostende L. W. van den, Theoharopoulos C. D. & Reumer J. W. F. 1995. — The Vertebrate Locality Maramena (Macedonia, Greece) at the Turolian-Ruscinian Boundary (Neogene). 5. Insectivora (Erinaceidae, Talpidae, Soricidae, Mammalia). *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen A* 28: 43-64.
- Meulen A. J. van der & Kolfchoten T. van 1986. — Review of the Late Turolian to Early Biharian mammal faunas from Greece and Turkey. *Memorie della Società Geologica Italiana* 31: 201-211.
- Reumer J. W. F. 1984. — Ruscinian and Early Pleistocene Soricidae (Insectivora, Mammalia) from Teglen (The Netherlands) and Hungary. *Scripta Geologica* 73: 1-173.
- 1995. — The effect of paleoclimate on the evolution of the Soricidae (Mammalia, Insectivora): 135-147, in Vrba E. S., Denton G. H., Partridge T. C. & Butchke L. H. (eds), *Palaoclimate and Evolution, with Emphasis on Human Origins*. Yale University Press, New Haven, 547 p.
- Reumer J. W. F. & Doukas C. S. 1985. — Early Pleistocene Insectivora (Mammalia) from Tourkobounia (Athens, Greece). *Proceedings Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen ser. B* 88 (1): 111-121.
- Rzebik-Kowalska B. 1990. — Pliocene and Pleistocene Insectivora (Mammalia) of Poland. VII. Soricidae: *Mafia* Reumer, 1984, *Sulinskia* Reumer, 1984 and *Paenclimnocus* Baudelot, 1972. *Acta Zoologica Cracoviensia* 33 (14): 303-327.
- Sen S. 1977. — La faune de Rongeurs pliocènes de Çalta (Ankara, Turquie). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, série 3, 465: 89-171.
- Weerd A. van de, Reumer J. W. F. & De Vos J. 1982. — Pliocene mammals from the Apolakkia Formation (Rhodes, Greece). *Proceedings Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen ser. B*, 85 (1): 89-112.

Submitted for publication on 10 July 1997;  
accepted on 10 October 1997.

# Pliocene vertebrate locality of Çalta, Ankara, Turkey. 4. Rodentia and Lagomorpha

Sevket SEN

Laboratoire de Paléontologie, URA 12 du CNRS, Muséum national d'Histoire naturelle,  
8 rue de Buffon, F-75231 Paris cedex 05 (France)  
sen@cimrs1.mnhn.fr

Sen S. 1998. — Rodentia and Lagomorpha, in Sen S. (ed.), Pliocene vertebrate locality of Çalta, Ankara, Turkey. 4, *Geodiversitas* 20 (3) : 359-378.

## ABSTRACT

The Çalta vertebrate locality has yielded a rich fauna which contains nine species of rodents and one lagomorph. Eight rodent species had been described in detail in a previous paper (Sen 1977). The present paper describes new material and provides some remarks on the systematic and phylogenetic relationships of these taxa in the light of recent knowledge on the systematics of related groups. Rodents are dominated in number of individuals by a gerbil *Pseudomeriones uchaltaensis* and a spalacid *Pliospalax macoveii*. This paper also describes the Çalta lagomorph which is represented in the material by more than one hundred specimens. The Çalta lagomorph belongs to a new taxon of Ochotonidae, *Ochotonoma anatolica* n.g. n.sp. Its affinities with other taxa, as well as the systematics of some genera and species of Ochotonidae are discussed. In addition, this note presents a historical review of research undertaken at Çalta since its discovery in the 1950s.

## KEY WORDS

Rodentia,  
Lagomorpha,  
Pliocene,  
Ruscinian,  
Turkey,  
biochronology.

## RÉSUMÉ

*Le gisement de vertébrés pliocènes de Çalta, Ankara, Turquie. 4. Rodentia et Lagomorpha.* Le gisement de Çalta a livré une riche faune contenant neuf espèces de rongeurs et un lagomorphe. Huit des espèces de rongeurs avaient été décrites en détail dans une précédente note (Sen 1977). Le présent article décrit les nouvelles découvertes et apporte quelques remarques sur la systématique et les rapports phylétiques de ces taxons à la lumière des connaissances récentes. La description d'un nouveau genre et d'une nouvelle espèce de lagomorphe complète l'étude de ces deux ordres. Les rongeurs sont dominés en nombre d'individus par un gerbillidé et un spalacidé. Le lagomorphe de Çalta représente un nouveau taxon d'Ochotonidae, *Ochotonoma anatolica* n.g., n.sp. Ses affinités avec d'autres taxons, ainsi que la systématique de quelques genres et espèces d'Ochotonidae sont discutées. Cet article présente également un historique des recherches effectuées à Çalta depuis la découverte du site.

## MOTS CLÉS

rongeurs,  
Lagomorphes,  
Pliocène,  
Ruscinién,  
Turquie,  
biochronologie.

## INTRODUCTION

In a previous paper (Sen 1977), I described the rodents from Çalta collected during the field work of 1972 to 1974. Since 1977, I revisited this locality several times and found additional material, including rodents and lagomorphs. Among the new material, two specimens represent a species of rodents that was not reported in the previous study.

The aim of this paper is to provide some systematic and phylogenetic remarks on the previously described Çalta rodents and to describe the newly found glirid (*Myomimus eliomyoides*). In addition to rodents, the Çalta fauna includes an ochotonid lagomorph which is represented by more than 100 specimens. It belongs to a new taxon that I describe here in detail and compare with other late Neogene and Quaternary ochotonids.

In addition, being the editor of the "Çalta monograph" and also one of the main players in paleontological research at Çalta and its environs, I presume that it would be useful to give a historical analysis of previous studies on the Çalta locality since its discovery.

In this systematic study, measurements are given in millimetres. The length of the tooth is its maximum value along the longitudinal axis, and the width is the maximum value below the occlusal surface, at right angle to the longitudinal axis. When two measurements of the width are given (Ochotonidae), they represent the greatest width of the trigonide and talonide respectively. To describe the dental morphology of the Çalta ochotonid, the nomenclature of Lopez Martínez (1989) is preferred (Fig. 1). All specimens are illustrated as being from the right side, except in figure 5; the left ones are inverted and their labels are underlined.

## HISTORICAL ANALYSIS

"Çalta" was first applied as the name of this fossil locality by F. Ozansoy (1955). The site was discovered by this author between 1951-1953, when he was working with a MTA team (Mineral Research and Exploration Institute of

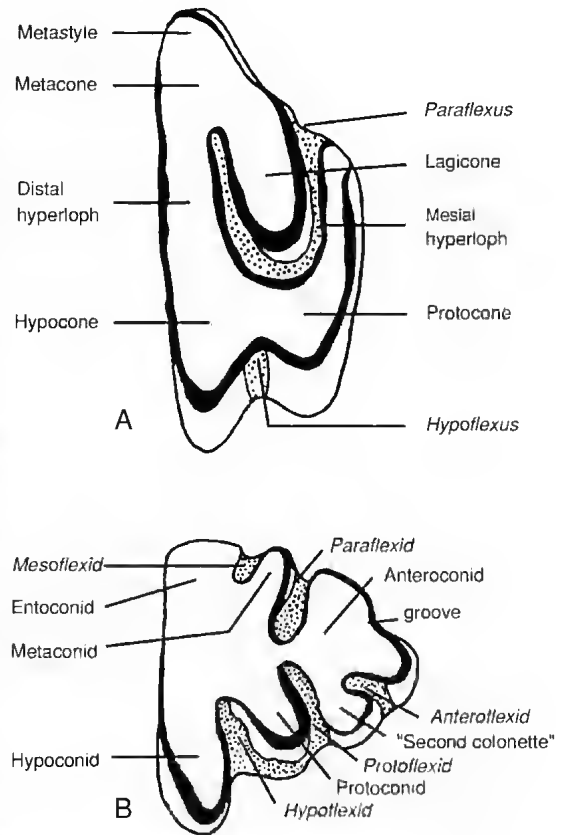


FIG. 1. — Nomenclature of the occlusal pattern in Ochotonidae ; A, right P3; B, right p3.

Turkey) to study the geology of the area between the towns of Kazan and Ayas. Ozansoy did not excavate this locality, but collected a few specimens already appearing on the surface. His main work in this area was the study of mammalian faunas from the Sinap Formation which crops out some 5 to 15 km east of Çalta. Ozansoy excavated several mammal localities, between 1951-1953 and later between 1956-1957, in deposits that he dated as late Miocene and Pliocene around the villages of Yassiören, Sogucak, Sarilar and Evcı, all situated east of Çalta. He prepared his dissertation thesis on the material he collected in this area, and he defended it in the University of Paris in 1958. The main results of this work were published in a monograph (Ozansoy 1965). In this publication



(Ozansoy 1965: 17), he mentioned a short list of species he found at Çalta: "*Equus stenonis* Cochi, Antilope g. et sp. indet., Carnivore g. et sp. indet." He also noted that the continental deposits at Çalta are stratigraphically equivalent to the Upper Sinap Series of the Sinap Tepe area, some 15 km east of Çalta. In the Upper Sinap Series, he collected in the 1950s a fauna with *Equus*. Based on these assumptions, he dated the Çalta locality as Villafranchian. The material determined as *Equus stenonis* from Çalta is at present exhibited in the Natural History Museum of Ankara. It consists of a metatarsal and a first phalanx which belong in fact to a robust *Hipparion*. In 1967, from May to September, MTA organized a campaign of excavations in the Sinap Tepe area, under the leadership of Ozansoy, to collect mammalian fossils for a future Natural History Museum at Ankara. As MTA staff, I, Tekkaya and I participated in this field work. During the summer of 1967, we excavated four rich mammal localities along the slopes of Sinap Tepe, and a few others in the ravines and small hills in its vicinity. More than twenty local workers were employed to dig. In June 1967, I visited, together with Ozansoy, the locality of Çalta, and we observed bones on the surface. In July 1967, a student of Ozansoy, Gerçek Saraç excavated this locality alone during about two weeks in order to prepare his master thesis (Saraç 1968). The material he collected is housed in the MTA collections at Ankara.

During the summer of 1969, MTA organized a new campaign of excavation in the localities of İnönü and Kāvakdere which are situated some 5 km east of Çalta. F. Ozansoy, I, Tekkaya, E. Kaptan and I conducted this work, which lasted two months. We visited Çalta once more but did not collect fossils.

In 1972, É. Heintz and L. Ginsburg obtained an authorization from the MTA to undertake paleontologic excavations in "Villafranchian" localities of the Ankara region. M. Gürbüz and I were asked by the director of the MTA to accompany them. During all the month of July 1972, this team worked in the sector of Sinap Tepe and at Çalta. We began excavations in the locality of Gavur Tepe (= Upper Sinap Series), previously found by Ozansoy (1965) and known by a small

fauna with *Equus stenonis*. After one week of excavation, É. Heintz decided to abandon this locality because of the scarcity and fragmentary state of fossils. He asked me if I knew another Villafranchian locality in the region, and I indicated the locality of Çalta. With the help of three local workers, we excavated this locality during two weeks, and extracted an important quantity of fossils. The essential part of the large mammalian remains described in various papers that figure in this monograph comes from these excavations.

In August 1973, É. Heintz and I went to Çalta for a half-day visit and collected some fragmentary specimens in the scree of previous excavations and filled a sack of sediment to wash.

In August 1974, the MTA allowed me to work at Çalta, together with F. Arslan from that institution. During fifteen days, we collected about 500 kg of sediment, and screen-washed it for small mammals.

Between 1973 and 1976, I prepared my "*thèse de 3<sup>e</sup> cycle*" on the rodent fauna from Çalta, and defended it June 14, 1976, at the University Paris VI. This study was published in 1977.

In mid-seventies, Çalta was visited by Prof. G. Demareq from the University Claude-Bernard at Lyon. A few specimens he collected are in the collections of that university.

In 1975 and 1976, a team from MTA under the leadership of I. Tekkaya studied stratigraphic relationships of Neogene continental deposits between Kazan and Ayas. Paleontologists from MTA excavated several localities in the area, including Çalta where during fifteen days they collected small and large mammals (Tekkaya *et al.* 1977; Saraç 1994). Their specimens are stored in the MTA collections. Of this material, a fragmentary skull of *Hipparion*, some cranial remains of Carnivora and Bovidae and a molar of glirid are included in the related papers of the present volume.

Between 1989 and 1995, an international team carried out integrated geological and paleontological research on Neogene deposits in the area northwest of Ankara, in the frame of the "International Sinap Project" organized by M. Fortelius (Helsinki), J. Kappelman (Austin, Texas) and B. Alpagut (Ankara). Marginal to this

project, in June 1994 and June 1995, J. Kappelman, J. P. Lunkka, D. Ekart and I worked in the Çalta region to study the stratigraphy and sedimentology of Neogene deposits. During this period, we also sampled a section of 195 m across the fossil locality for magnetostratigraphy and took samples for palynology. The results of stratigraphic observations and sedimentologic analyses are presented in this volume by Lunkka *et al.* Samples taken for magnetostratigraphy have been analyzed by J. Kappelman at the University of Texas. It appeared that most samples are remagnetized probably because of the tectonic deformation of related deposits. Thus it was not possible to obtain a reliable polarity succession for the Çalta section. The eight palynological samples I collected in and around the Çalta mammal locality were analysed by N. Cambourieu-Nehout (CNRS) at the University Paris VI, but they unfortunately turn out to be sterile.

Since the 1972 excavation, several papers have been published on preliminary results, for amphibians and reptiles, one species of *Hipparion* and rodents (Ginsburg *et al.* 1974; Sen *et al.* 1974; Heintz *et al.* 1975; Rage & Sen 1976a, b; Sen & de Bruijn 1977; Sen & Heintz 1977; Sen & Rage, 1979; Sen 1975, 1977, 1978). The material collected between 1972 and 1974 and studied by the contributors of the present volume is stored in the collections of the Laboratoire de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

## SYSTEMATIC STUDY

Order RODENTIA Bowdich, 1821

Family MURIDAE Gray, 1821

Genus *Centralomys* de Giuli, 1989

*Centralomys magnus* (Sen, 1977)

*Castillomys magnus* Sen, 1977.

The main characters of this species are: on M1, the cusps t1 and t3 have strong posterior spurs connected to t5, t1 situated notably backward from t2, t1 bis and t2 bis well-developed, the

cusps of second and third lophs all connected to form a perfect garland; M2 with a rounded t1, not bilobed as in *Occitanomys* and with four roots; M3 with t8 connected to t6; m1 without anteromedian cuspsule, and m1 and m2 with medial spur issuing from the entoconid and directed anteriorly (see Sen 1977 for detailed description).

I initially included this species in the genus *Castillomys* Michaux, 1969 because of its similarities with *C. erusafonti* Michaux, 1969. *C. erusafonti* was at that time the unique species of *Castillomys*, well-known in Ruscinian localities of southern France and Spain, and also from Maritsa in Greece (de Bruijn *et al.* 1970). Later on, several new taxa were described as new subspecies (*C. erusafonti gracilis* van de Weerd, 1976) or new species (*C. margaritae* Antunes *et* Mein, 1989; *C. rivus* Martin Suarez *et* Mein, 1991). De Giuli (1989) attributed to a new subgenus and new species the rich material from Brisighella-I in northern Italy: *C. (Centralomys) benericettii*.

The increase of fossil documentation on *Castillomys* and on supposedly related taxa provided the opportunity to review the systematics of this group, and thus Martin Suarez & Mein (1991) proposed a new classification. Following these authors, all the western European populations are included in four species of *Castillomys*: *C. gracilis*, *C. erusafonti*, *C. rivus* and *C. margaritae*. These authors also demonstrated that the first three species probably form an anagenetic lineage in southern France and Spain, ranging in time from the latest Miocene to early Pleistocene. *C. margaritae* from the latest Miocene of Portugal is considered as belonging to a lineage apart.

Martin Suarez & Mein (1991) stated that *Centralomys* should be considered as a distinct genus with two species: *C. benericettii* (type species) and *C. magnus*. *Centralomys* is characterized, according to these authors (Martin Suarez & Mein 1991: 68) by "Teeth with valuminous cusps. Anteroconid of m1 symmetrical. Lower molars with broad labial cingulums and reduced longitudinal spurs. Upper molars with weak longitudinal connections. M2 with four roots". In my opinion, the clear distinctive characters of

*Centralomys* are the larger size of molars in comparison to the equivalent age *Castillomys* species, the presence of four roots on M2 and the weak longitudinal spurs on lower molars. The other distinctive features that Martín Suarez & Mein (1991) used are at least partly shared with *Castillomys* species. Thus, the cusps are not much less voluminous in *Castillomys crusafonti*, the anteroconid has symmetrical cuspids in *C. gracilis* and its shape is variable in other species, a broad labial cingulum of m1 and m2 is often present in *C. crusafonti* and even much more in *C. rivas*, and the longitudinal connections on M1 are not stronger in *C. gracilis* and *C. crusafonti* than in *Centralomys magnus*.

The material from Maritsa (Isle of Rhodes) and from Develi (western Turkey) that I attributed (Sen *et al.* 1989) to a new species of *Castillomys* should belong, according to Martín Suarez & Mein (1991) to *Occitanomys*. They justified this attribution noting "the t1 placed very far backwards, often isolated from t5, and sometimes connected to t5 by a longitudinal crest". In fact the position of t1 is very variable in the Maritsa population, and the general pattern and the size of teeth from Maritsa are very similar in the Brisighella-1 population that de Giuli (1989) has abundantly illustrated. Whatever the systematic assignment of the Maritsa and Develi materials, they are obviously closer to *Castillomys* and *Centralomys* than to any other murid.

All these resemblances are probably indicative of some phylogenetic relationships between the western European *Castillomys* and its eastern European and Anatolian relatives. In western Europe, the populations attributed to *Castillomys* have been recorded in more than twenty localities. On the other hand, "*Castillomys*-like" murids are known in one locality in Italy (Brisighella-1), one locality in Greece (Maritsa) and two localities in Turkey (Develi and Çalta). This partly explains the reason why difficulties arise in the identification of diagnostic characters that allow unambiguous specific and generic distinctions. For a better statement of the systematics of *Castillomys* and *Castillomys*-like populations, and of the phylogenetic relationships between different taxa, more material and more detailed analyses are needed.

## Genus *Occitanomys* Michaux, 1969

### *Occitanomys* sp.

Six isolated teeth from Çalta are referred to this species. In size, they are similar to *Centralomys magnus* from Çalta, but they differ in their morphology: M1 is widened and has a clear antero-lingual notch between t1 and t2, and r1 is situated backwards, close to t5, and connected to its flank by a spur; t1bis very small; t4-t8 connection strong; on M2 t1 is bilobed. Lower molars of this species are unknown at Çalta.

At the time I described *Occitanomys* sp., the genus was restricted to western Europe with *O. brailloni* Michaux, 1969 (type species, Ruscianian) and *O. adroveri* (Thaler, 1966) from the middle-late Turolian. Van de Weerd (1976) pulled down this genus with his new species *O. sondaari* from the early Turolian of Spain. In the meantime, de Bruijn (1976) referred with some doubt to *Occitanomys* two new species from the middle-late Turolian localities in Greece. This genus was also mentioned at Samos S3 and Maramena in Greece, and Kavurca in Turkey (Black *et al.* 1980; van der Meulen & Kolfshoten 1986). Van de Weerd (1979) attributed to *Occitanomys brailloni* some remains from Ptolemais-3 (MN15, Greece). More recently Storch (1987) referred to *Occitanomys* a late Miocene species *Stephanomys? pusillus* Schaub, 1938 from Inner Mongolia.

Such a wide geographic distribution, from Spain to China, is quite exceptional for a murid genus. One can reasonably wonder if the grouping of these species in the same genus may in fact be due to a parallel evolution of some morphological features. In southwestern European populations, which are considered as derived from *Progonomys hispanicus* Michaux, 1971 (Mein *et al.* 1993; Michaux *et al.* 1997), the evolutionary trends are the increase of stephanodonty and the reduction of the posterior cingulum on M1 and M2, the t1bis more frequent in these molars, the widening of M1, the strengthening of the t3-t5 connection on M1 and in some extent on M2, and the reduction of the posterior heel on m1. The age of the specimens from Çalta fits well with such a scenery since their morphology cor-

responds to that of late Turolian and Ruscinian populations from Spain and southern France. However, the other species described from the Turolian localities of Greece and Inner Mongolia have a mixture of suggestedly primitive and derived characters. Consequently, it is not easy to identify lineages including different species. This study is not aimed to analyze their phylogenetic relationships. It is now obvious that *Occitanomys* is not endemic to western Europe, but was represented in a wide area across Eurasia, and has a long history than previously supposed.

Genus *Orientalomys*

de Bruijn *et van der Meulen*, 1975

*Orientalomys galaticus* (Sen, 1975)

*Euxinomys galaticus* Sen, 1975: 318.

This species was described in detail in Sen 1977. Çalta is the unique locality in Anatolia with *Orientalomys*. Another species, *O. similis*, was found in the Odessa catacombs in Ukraine and Tourkobounia-1 in Greece (Bruijn & van der Meulen 1975).

The representatives of this genus in East Asia are apparently more abundant than their relatives in eastern Europe. Storch (1987) recorded *O. similis* at Ertemte (Inner Mongolia) which is also the oldest locality with *Orientalomys*. The other species referred to this genus, *O. sibiricus*, *O. adirganus* and *O. schaubi*, are only known in eastern Asia (Erbacva 1976; Tjutkova & Kaipova 1996; Storch 1987). According to Storch (1987), *Chardinomys* Jacobs *et* Li, 1982 is a junior synonym of *Orientalomys*. This hypothesis is rejected by Flynn (1997). *Chardinomys* is represented in North Chinese localities with three species spanning in age from the latest Miocene to early Pleistocene. In my opinion, although *Orientalomys* and *Chardinomys* represent different genera, their molar pattern presents many common characters leading to suggest that they are probably derived from a common ancestral stock. The available data show that *Orientalomys* is mainly an Asiatic taxon known since the latest Miocene in Inner Mongolia, and emigrated to western Asia and eastern Europe during the Pliocene.

Genus *Apodemus* Kaup, 1829

*Apodemus dominans* Kretzoi, 1959

Although very common in almost all Pliocene small mammal localities all over Europe, and exceptionally in North Africa and Asia, this species is poorly represented at Çalta (four molars; Sen 1977). Its type locality is a fissure filling in Hungary, Csarnota-2 (MN15). This species is characterized as a middle-sized *Apodemus*, with M1 and M2 having a constant t7 and cusps of second and third lophs forming a complete garland, M1 with its typical amygdaloid outline, m1 with anteromedian cuspule, and lower molars with very weak or absent longitudinal crest. The dimensions of the Çalta specimens are within the range of variation of *A. dominans* that Pasquier (1974) reviewed from several European Pliocene localities. In the Aegean area, the occurrence of this species was mentioned in a dozen localities (van der Meulen & Kolschoten 1986).

Family CRICETIDAE Murray, 1866

Genus *Mesocricetus* Nehring, 1898

*Mesocricetus* sp. cf. *M. primitivus*

de Bruijn, Dawson *et* McIn, 1970

Since I described this species in 1977, no other Pliocene *Mesocricetus* has been recorded. In the Çalta population, M1 has anterocone with two distinct cusps; the connections between the four main cusps of upper molars, particularly on M2 and M3, are strong; mesolophs and mesolophids are of medium size or even absent on m1; m3 is as long as m2.

The type locality of *M. primitivus* is Maritsa on Rhodes Island, Greece. It is similar in size and in general pattern of teeth to the Çalta population; the main difference between these two samples is that the ridges connecting the cusps of upper molars are stronger at Maritsa.

All fossil and living representatives of *Mesocricetus* are restricted to the area between the Balkans and Middle East. The extant Anatolian species *M. brandti* (Nehring, 1898) is known since the middle Miocene.

Family GERBILLIDAE Alston, 1876  
Genus *Pseudomeriones* Schaub, 1934

*Pseudomeriones tchaltaensis* Sen, 1977

57% of the rodent remains from Çalta belong to this species. It is characterized by its small size, narrow first upper and lower molars, alternation of cusps and cuspids on M1, m1 and m2, straight mesosinus on M2, and shallow protosinusid on m2, very reduced third molars which totally lack the anteroloph(id).

All these derived characters imply that the Çalta population represents the more evolved, and also stratigraphically the youngest species of *Pseudomeriones*. I have to note that the oldest representatives of this genus have been mentioned from the late Vallesian localities of Kaleköy and Karaözü in Central Anatolia (Sümmengen *et al.* 1990) and the youngest one has been mentioned by Tong (1989: 105) from the locality of Shuimogou in Gansu, China, dated as "Pliocène supérieur ou début du Pléistocène inférieur".

The Çalta species was first described as a new subspecies of *P. abbreviatus* (Teilhard, 1926), and later on, it was raised to the species level (Sen 1983). In the meantime, several localities in Greece, Turkey and Afghanistan yielded more remains of *Pseudomeriones* (Sen 1977, 1982, 1983; Armour-Brown *et al.* 1979; Black *et al.* 1980; van der Meulen & Kollscoten 1986; Sen *et al.* 1989). Consequently, the evolutionary trends of the dentition in this genus became better known.

At present, five species are referred to *Pseudomeriones* in the time range of late Vallesian to late Ruscianian. The late Vallesian material, from the localities of Kaleköy and Karaözü in Central Anatolia is still undescribed (Sümmengen *et al.* 1990). Three species are known in Turolian localities: *P. abbreviatus*, *P. pythagorasi* and *P. latidens* (see Sen in press). *P. abbreviatus* was also found in the early Pliocene of Pul-e Charki in Afghanistan (Sen 1983). The two exclusively Pliocene species are *P. rhodius* and *P. tchaltaensis* from Greece and Turkey.

The genus *Pseudomeriones* has a very wide geographic distribution since it is found in China, Turkmenistan, Afghanistan, Turkey, Greece,

Czech Republic and Spain. Most localities are in China, Afghanistan, Turkey and Greece. Strange is its occurrence in the Czech Republic and Spain, one tooth in each country in faunas considered close to the Turolian/Ruscianian boundary (Fejfar & Heinrich 1990; Agusti 1989, 1990, 1991). Even more strange is the fact that these two teeth compare better in size and in pattern with *P. abbreviatus* from King-yan-fou in China than with any other population.

From the late Vallesian to the late Ruscianian, the dentition of *Pseudomeriones* undergoes changes that can be interpreted as evolutionary trends: the first and second upper and lower molars become narrower, and the third molars are reduced; cusps and cuspids become alternate on M1, m1 and m2; the shape of the m1 anteroconid becomes symmetrical and triangular; the mesosinus of M2 becomes shorter and transverse; the anterosinusid of m2 becomes reduced; third molars lose the anteroloph(id).

In spite of increasing data on this genus, its origin and phylogenetic relationships with other gerbillids remain obscure, and this led Tong (1989) to classify *Pseudomeriones* as Gerbillidae *incertae sedis*.

Because of its wide geographic distribution, *Pseudomeriones* is a useful tool for biochronologic correlations between the localities of East Asia, Afghanistan and the Aegean area.

Family ARVICOLIDAE Gray, 1821  
Genus *Mimomys* Major, 1902

*Mimomys davakosi* van de Weerd, 1979

In 1977, I described the Çalta *Mimomys* as *M. gracilis* (type locality at Csarnóta-2 in Hungary). *M. gracilis* is a common species of "Csarnotian" (late MN15 and early MN16) localities in Central Europe (Fejfar & Heinrich 1990). Van de Weerd (1979) erected the new species *M. davakosi* from the early MN15 locality of Ptolemais 3 in northwestern Greece; this locality also includes *Occitanomys braillovi*, *Apodemus dominans*, *Rhagapodemus frequens*, *Micromys kozaniensis* and *Castor fiber*, showing clearly central and western European affinities.

Van de Weerd *et al.* (1982: 110) suggested that the Çalta *Mimomys* fits better with *M. davakosi* than *M. gracilis* "judging by the size and the height of the enamel free area of the  $M_1$ ". It is true that the size of the Çalta specimens is globally larger than in *M. gracilis* from Csarnóta-2, and the Çalta specimens have stronger roots. From the lateral view,  $m_1$  from Çalta has very low enamel free area, as is in *M. davakosi* from Ptolemais 3 and *M. occitanus* from Apolakkia (Rhodes Island, Greece). The line of the enamel free area is much more sinuous (advanced) in Csarnóta-2  $m_1$ . The flatness of this line is indicative of a primitive stage of evolution in arvicolid phylogeny. *M. occitanus* is ruled out because it differs from *M. davakosi* (Ptolemais 3 and Çalta) in having anteriorly curved lingual reentrant folds on  $m_1$ , vs transverse lingual folds in *M. davakosi*. Apart from its type locality, *M. davakosi* is known at Çalta, Serrat-d'en-Vacquer in France (Mein & Aymar 1984; Bachelet 1990) and Villalba-Alta 1, Arquillo 3 and Sarrion-2 in Spain (Fejfar *et al.* 1990).

Radulescu & Samson (1989) have a different opinion. They referred to *Mimomys moldavicus* Kormos, 1932 the specimens from Çalta and Ptolemais 3, thus considering *M. davakosi* as a junior synonym of *M. moldavicus*. The latter species was first described from Malusteni (Romania) based on a lower jaw belonging to a very old individual with worn  $m_1$ - $m_3$ . Radulescu & Samson (1989) reported to this species another lower jaw with damaged  $m_1$ - $m_2$  and a  $M_1$  from its type locality. Moreover, from the localities of Musaid and Etulia in Moldavia, some other remains have been described as *M. moldavicus* respectively by Aleksandrova (1986) and Shushpanov (1985). I did not see these last two papers. According to Radulescu & Samson (1989: 47), *Mimomys* from Çalta "possessing somewhat higher dentine tracts and a better developed  $m_1$  relative to  $m_2$ , represents a more advanced form in the frame of *M. moldavicus*. The teeth from Çalta seem to be close (although probably more primitive judging by the upper molars which are three-rooted) to the corresponding middle-sized *Mimomys* specimens at Etulia (dominance of the two-rooted condition in  $M_3$ )".

The opinion of Fejfar *et al.* (1990) is radically

different: they consider that the Malusteni species should be included in the genus *Promimomys* because it is very similar, if not totally identical, to *Promimomys cor* Kretzoi, 1955 which is known by a surface finding  $m_1$  near the Csarnóta-2 fissure filling in Hungary. For them, the presence of *Mimomys*-like arvicolid at Malusteni is not proved, and consequently the specimens from Ptolemais 3 and Çalta, characterized by their mimomyian dental features, belong to a different taxon, *M. davakosi*.

My opinion is that the scanty state of the type material referred to *M. moldavicus* and *P. cor* is at the origin of this debate. As long as a new material with well-preserved fresh teeth is not collected from Malusteni and Csarnóta-2, the systematic position of these species will remain unsolved. For the time being, I prefer the attribution of the Çalta *Mimomys* to *M. davakosi* because of the great resemblances of the samples from Çalta and Ptolemais 3.

Family SPALACIDAE Gray, 1821  
Genus *Pliospalax* Kormos, 1932

### *Pliospalax macoveii* (Simionescu, 1930)

*Pliospalax macoveii* Simionescu, 1930: 21, 22.

This is the second most abundant rodent species of Çalta with 16% of remains. In 1977, I reported from this locality two species: *Pliospalax macoveii* and *P. compositodontus*. Later examination of specimens and their comparison with other living and fossil spalacids provide evidence that the three teeth determined as *P. compositodontus* are in fact fresh  $m_2$  of *P. macoveii*. In *Pliospalax* and *Spalax*, the attrition notably modifies the occlusal pattern of teeth, because shallow synclines, such as the anterior and posterior reentrant folds, become enamel islands or even disappear when teeth are worn even only a little.

Since I described this species in 1977, no new record of Pliocene spalacid has been reported, nor any other study on their systematics and phylogeny has been published. It is morphologically supported that the genus *Pliospalax* is the

probable ancestral stock for the extant *Spalax*. All fossil and living spalacids are known in territories from Ukraine to Egypt, including the Balkans, Greece, Turkey and the Middle East. Consequently, they are considered as typical local forms of this area, as to some extent is the genus *Mesocricetus*.

Family GLIRIDAE Thomas, 1897  
Genus *Dryomimus* Kretzoi, 1959

*Dryomimus eliomyoides* Kretzoi, 1959  
(Fig. 2)

MATERIAL. — Two M2 (ACA-1158 and 1159): 1.10 × 1.19 and 1.15 × 1.22.



FIG. 2. — *Dryomimus eliomyoides* Kretzoi, 1959 : A, M2 (ACA-1158); B, M2 (ACA-1159). Scale bar: 1 mm.

During the excavations made at Çalta in 1976, Tekkaya *et al.* (1977) collected one M2 of a glirid (ACA-1159: MTA collections). In 1995, I found another M2 (ACA-1158) screen-washing one sac of sediment. These two isolated M2 clearly belong to Myomiminae Daams, 1981 because of their concave occlusal surface, reduced number of fides, absence of endoloph, etc. These molars have four main lophs and a posterior centroloph. The anteroloph is not connected to the endoloph, not to the paracone. The posterior centroloph reaches almost half of the tooth width. The occlusal pattern fits with morphotype B of Daams (1981), which is recorded in Myomiminae since the early Vallesian (Pedragueras IIc in Spain), and becomes more frequent in Ruscinian and later age localities (Daams 1981). Several genera are included in this subfamily among which the characters of the Çalta specimens fit with that of *Dryomimus*. It is hitherto represented by one species, *D. elio-*

*myoides* from Csarnóra-2 (type locality, Kretzoi 1962) and Tourkobounia-1 (Daams & de Bruijn 1995). The general features of its dental pattern led these authors to consider it as a descendent of *Myomimus*. Çalta is therefore the third locality where this species is recorded.

Order LAGOMORPHA Brandt, 1885  
Family OCHOTONIDAE Thomas, 1897  
Genus *Ochotonoma* n.g.

TYPE SPECIES. — *Ochotonoma anatolica* n.sp.

ETYMOLOGY. — A combined name from *Ochotona* (pika) and *nomae* (nomadic) because this taxon is found beyond the extant distribution of ochotonids.

SPECIES INCLUDED. — *Ochotonoides csarnotanus* Kretzoi, 1962 (Csarnóta-2 and Ciuperceeni-2), *Ochotonoides* sp. (Apolakkia) and *Ochotonoides primitivus* Zheng *et al.*, 1982 (Songshan).

DIAGNOSIS. — Small to middle-sized ochotonid. On p3 anteroconid is large, with one or two anterior flexids filled with cement, or at least with depressions; protoflexid and paraflexid with smooth enamel borders. P2 with one anterior flexus. M2 with a strong posterolingual process.

DIFFERENTIAL DIAGNOSIS. — This new genus differs from *Ochotona* Link, 1795 by the presence of flexids filled with cement on the anteroconid of p3, deeper protoflexid and paraflexid, and widened anteroconid, but resembles this genus in having triangular shaped p3. *Ochotonoma* differs from *Pliolagomys* Erbacher, 1983 by the anteroconid-protoconid connection which is much more labial in this last genus, and consequently the paraflexid is deeper and protoflexid shorter. Moreover, *Pliolagomys* p3 generally lacks cemented flexids on the anteroconid. The species attributed to *Pliolagomys* are larger than *Ochotonoma*. *Proochotona* Khomenko, 1914 has simple anteroconid on p3, and in this it resembles *Ochotona* more than any other genus. *Ochotonoides* Teilhard *et al.* Young, 1931 includes large-sized species with p3 in which enamel is plicated along the protoflexid and paraflexid, and its anteroconid is wide with a labial angle forming a strong "colonette" which extends in width beyond the protoconid.

*Ochotonoma anatolica* n.sp.  
(Figs 3-7)

*Ochotona antiqua* Pidoplitshko, 1938 – Sen 1977: 92.  
– Sen & Rage 1979: 157.

TABLE 1. — Measurements of upper and lower teeth of *Ochotonoma anatolica* n.g. n.sp. from Çalta. Asterisk indicates that for incisors, "length" is antero-posterior diameter, "width" is transverse.

Teeth	Length		N		Width	
	Range	X			Range	X
I1*	1.02-1.40	1.20	11		1.63-2.03	1.82
I2*	—	0.54	1		—	1.09
P2	0.64-0.74	0.69	3		1.13-1.66	1.42
P3	0.96-1.25	1.08	10/8	trig.	1.23-1.78	1.45
			8	tal.	2.00-2.73	2.30
P4, M1	1.11-1.33	1.24	10/9	trig.	1.83-2.61	2.18
			10	tal.	2.05-2.37	2.29
M2	1.20-1.57	1.39	11/10	trig.	1.64-2.29	1.99
			8	tal.	1.72-2.05	1.90
i1*	1.03-1.29	1.17	3		1.56-1.72	1.68
p3	1.12-1.63	1.41	15/14		1.06-1.78	1.48
p4, m1, m2	1.29-1.75	1.57	32/39	trig.	1.38-1.84	1.65
				tal.	1.37-1.87	1.65
m3	0.60-0.75	0.69	8		0.95-1.30	1.14

*Ochotonoides csarnotanus* Kretzoi, 1959 — Terzea & Boroneant 1979: 179, fig. 4. — Terzea 1997: 655, fig. 3.

HOLOTYPE. — Right lower jaw with p3-m3, ACA-1001, Figs 4A, 6A.

PARATYPES. — One premaxilla with I1 and I2, 12 isolated I1, 3 P2, 10 P3, 113 P4 or M1, 11 M2, 12 other lower jaws with various or without cheek teeth, 6 i1, 13 p3, 22 p4 or m1 or m2, 3 m3. All these specimens are numbered from ACA-1002 to ACA-1105. They are preserved in the collections of the Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

TYPE LOCALITY. — Çalta, Department of Ankara, Turkey.

ETYMOLOGY. — From Anatolia, the home country of the species.

MEASUREMENTS. — See table 1.

DIAGNOSIS. — Small-sized ochotonid, p3 with, in addition to three main flexids, additional flexids on its anteroconid. Anteroconid triangular shaped and widened; it is connected centrally to the trigonid complex by a narrow enamel bridge. The pattern of the anteroconid variable in having deep labial and lingual grooves (without cement) or flexids (with cement). Mesoflexid occasionally present. p4, m1 and m2 similar in size and shape.

DIFFERENTIAL DIAGNOSIS. — *O. csarnotanus* p3 differs from *O. anatolica* n.sp. by its deeper and wider para-flexid, its transverse protoflexid; the hypoflexid of this species penetrates lingually more than half of the talonid width. *O. primitivus* differs by its larger size and p3 elongated.

#### DESCRIPTION

The only fragment of upper jaw is a left premaxilla on which I1 and I2 are preserved. The curve of the upper diastema and of I1 is as in living *Ochotona*. On cheek teeth, the cement fills only reentrant folds, and is absent elsewhere on tooth faces.

The first upper incisor is strongly curved. Its anterior groove is rather deep; it divides the shaft into two unequal parts, two third lateral and one third medial. The medial wall of this groove is steep and high while the lateral one is gently rounded and low.

The second upper incisor is placed ventrally to the first one. Its section is elliptical.

P2 has one anterior flexus which is directed toward the posterolabial angle. The lingual face is marked by a more or less strong ridge. The shaft of this tooth is curved backward and labially.

On P3, the mesial hyperloph covers two third of the mesial face. The paraflexus is U-shaped. The metastyle and metacone form the highest parts of the occlusal surface. The hypoflexus is moderately wide and variably deep. In one P3, it is double folded in its inner part, while in seven others it is simple. The shaft is curved labially.

P4 and M1 are formed of two lophs separated by a deep hypoflexus which almost reaches the labial margin. On P4, the anterior and posterior lophs are of almost equal width, while on M1 the posterior loph is narrower. The shaft



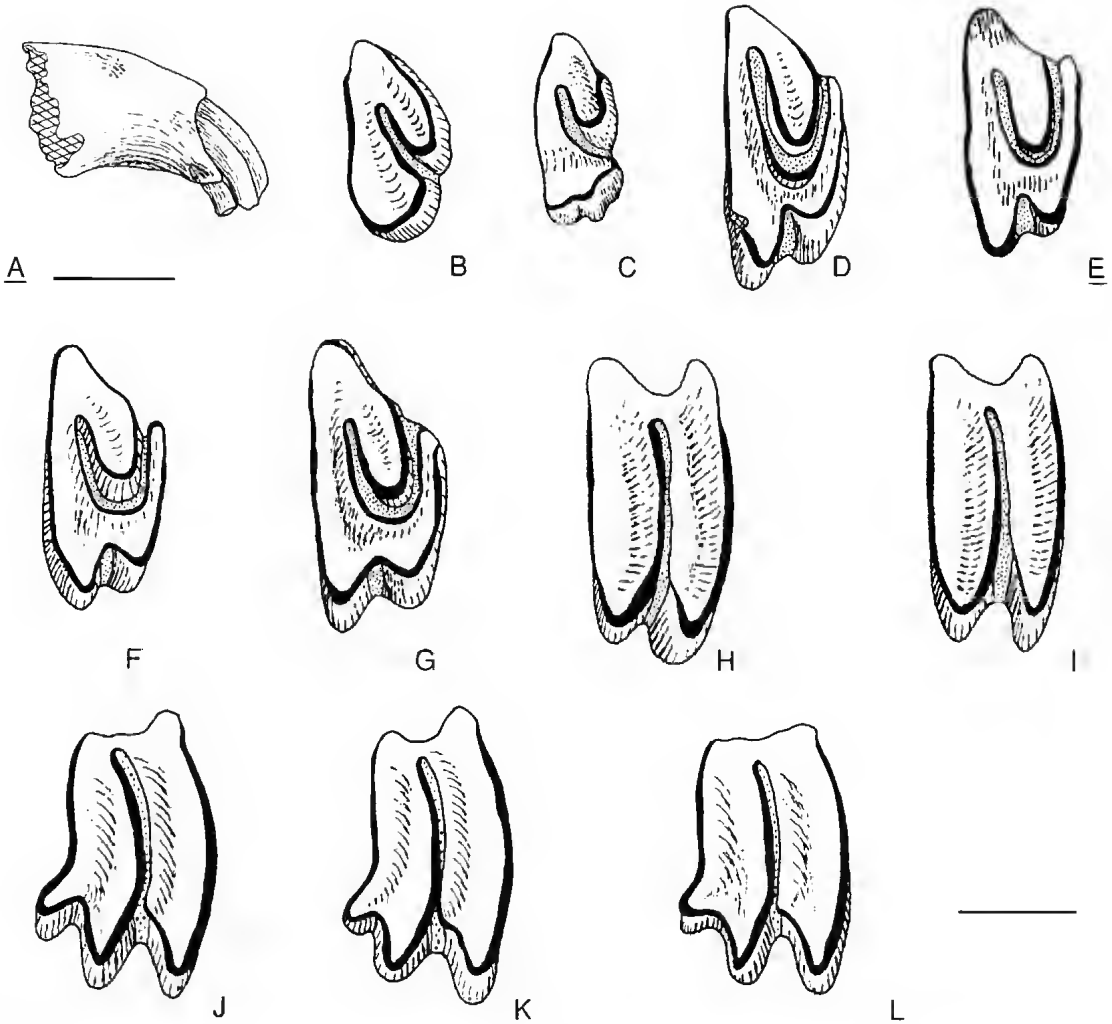


FIG. 3. — *Ochotonoma anatolica* n.g. n.sp. from Çalta; A, fragment of premaxilla with I1 and I2; B, C, P2; D-G, P3; H, I, P4; J-L, M2. Scale bars: A, 0.5 mm; B-L, 1 mm.

is curved labially, but not as much as P3. M2 resembles M1 in its general outline, but it differs in having a posterolingual process. This process first occurs in a tiny form in the middle Miocene genus *Bellatona*, and in later times it characterizes the genera *Proochotona*, *Pliolagomys*, *Ochotonoides* and *Ochotona*. Other ochotonids lack this process. The hypsflexus does not reach the labial margin, but it ends very near to it. The posterior loph is narrower than the anterior one. The shaft is curved labially, and slightly distorted posteriorly.

Thirteen fragmentary lower jaws are preserved.

The angle between horizontal and ascending ramus is measured on one specimen as  $125^\circ$ . The horizontal ramus reaches its maximum depth below m1 (range, 5.09-5.92; mean, 5.59; N, 12). The diastema is short (4.16 mm in ACA-1001 and 5.25 mm in ACA-1003). On the lateral face of the mandible, there are two mental foramina, one below p3 and the other below m2, both near the ventral border. Moreover, several smaller foramina occur below p3 and some below m1. The lower incisor ends below m1 where it forms a strong ventral bulge.

Another foramen is situated just behind m3 at

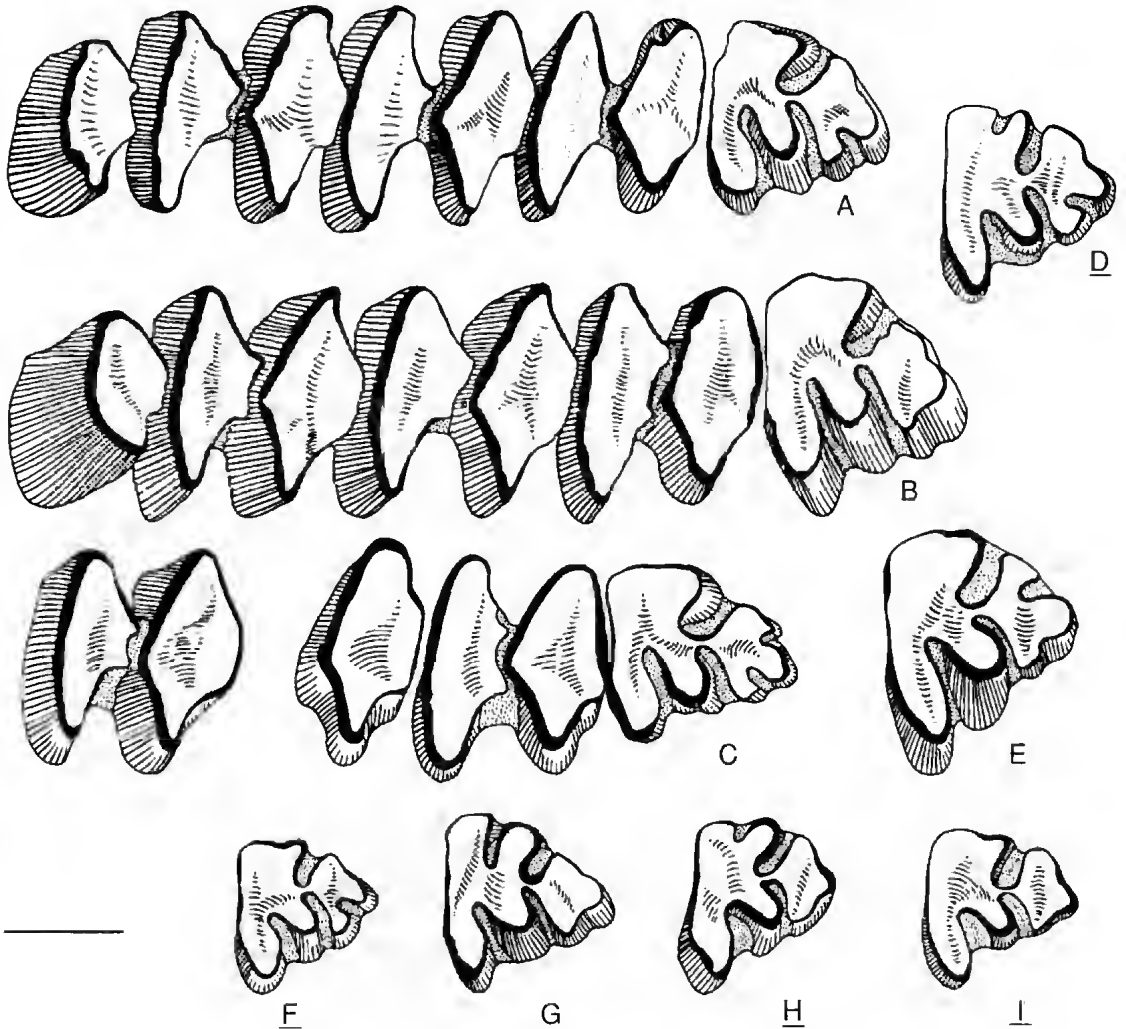


FIG. 4. — *Ochotonoma anatolica* n.g. n.sp. from Çalta, lower teeth; A, p3-m3 (holotype), B, p3-m3, C, p3-m2, D-I, p3. Scale bar: 1 mm.

the base of the ascending ramus. On the medial face, the end of the incisor forms a protuberance. The mandibular foramen is wide and dorso-ventrally elongated; it is situated at the anterior end of the medial masseteric fossa. The coronoid process is very reduced; it is a trace on some specimens, and a tiny process on others.

The lower incisor is slightly curved. Its cross section is almost triangular. Only the anterior face is covered by enamel.

p3 is the most characteristic tooth of the ochotonid dentition. The shaft is curved posteriorly and

lingually. Seen from the labial and lingual sides, all recentrant folds are filled with cement on their two third upper part while their one-third lower part has no cement. The occlusal surface has a triangular shape, with a generally wide distal edge; however, the distal edge may be less wide in some specimens. The ratio width/length varies from 0.77 to 1.17 with an average of 1.03 (n, 14). The occlusal surface is cut by two labial and one lingual persistent folds. The hypoflexid is wide but not deep; it does not reach the longitudinal axis of the tooth. The protoflexid is narrow

and deep. The paraflexid is placed symmetrical to the protoflexid, but it is more transverse. The mesoflexid is variable in importance: it is deep (three specimens), shallow (one specimen) trace (one specimen) or absent (nine specimens). Its occurrence is not related to the age of the individual or to the degree of attrition since it occurs all along the shaft. In specimens with a trace or no mesoflexid, the metaconid-entoconid complex forms a wide surface. The anteroconid is the most variable part of the p3 pattern. It is more or less widened. The number of folds on the anteroconid is variable: one specimen has two folds filled with cement; five specimens have only one labial fold and another one has only one lingual fold with cement; on nine specimens, there are labial and lingual grooves but the former is sharper. These folds and grooves are continuous all along the shaft.

p4, m1 and m2 are formed of two lophids (trigonid and talonid) joined with cement. The trigonid is losange-shaped while the talonid has a triangular occlusal outline. The shafts of these teeth are not curved.

m3 has an almost triangular occlusal outline. It is narrower than the preceding teeth. Its shaft is curved backward.

#### COMPARISON

The Çalta ochotonid is a small species in comparison to other members of this family. However, it is quite variable in size since it displays about 30% of difference between the smaller and larger individuals (see p3 on table 1), but no bimodality in the dimensions of teeth. The occlusal morphology of cheek teeth also displays some variation, but with all intermediate states. For these reasons, the Çalta ochotonid population is considered to represent a single species. This species shares many dental pattern characters with the following taxa.

#### COMPARISON WITH *Ochotona* Link, 1795

This is the unique extant genus of Ochotonidae. Its present day distribution covers the areas from Iran to southeastern Russia, and northwestern North America. Erbajeva (1988, 1994) retains, as belonging to this genus, twenty-two living and twenty fossil species. The oldest representatives

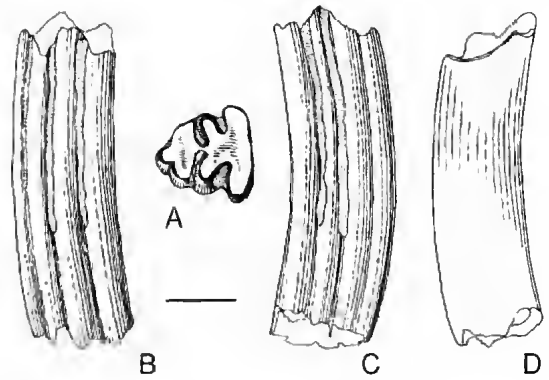


FIG. 5. — *Ochotonomys anatolica* n.g. n.sp. from Çalta, left p3 (ACA-1015) in occlusal (A), labial (B), lingual (C) and distal (D) views. Scale bar: 1 mm.

of *Ochotona*, *O. lagreli* Schlosser, 1924 and *O. minor* Bohlin, 1942 are known from the latest Miocene of China. During the Pliocene and Pleistocene, several species are recognized in Asia and some others in Europe (see Erbajeva 1988, 1994). The species referred to this genus are small-, to middle-sized, with p3 of simple occlusal pattern. Indeed, on this tooth, the anteroconid is generally small, triangular or rounded in shape, and it lacks cemented flexids that occur in *Ochotonoides* and *Ochotonomys* n.g. However, some species of *Ochotona*, such as *O. lagreli* Schlosser, 1924 from the Late Miocene of China, *O. antiqua* Pidoplichko, 1938 from the late Pliocene of Odessa catacombs and the Central Asian extant species *O. alpina* (Pallas, 1733) have on the p3 anteroconid some labial and occasionally lingual depressions, as on some specimens from Çalta. Qiu (1987: 388) mentioned that in *O. lagreli* "about 24% of specimens show a small but visible persistent fold in the anterior part of the anteroexternal fold". Nevertheless, if some species of *Ochotona* have anteroexternal and/or anterointernal folds on the anteroconid, it is in fact a shallow groove not filled with cement. In the species referred to the new genus *Ochotonomys*, these folds may be deep and filled with cement.

Another characteristic of *Ochotonomys* is the shorter diastema of the mandible. The index "length of the diastema/length of the p3-m3 alveoli", cal-

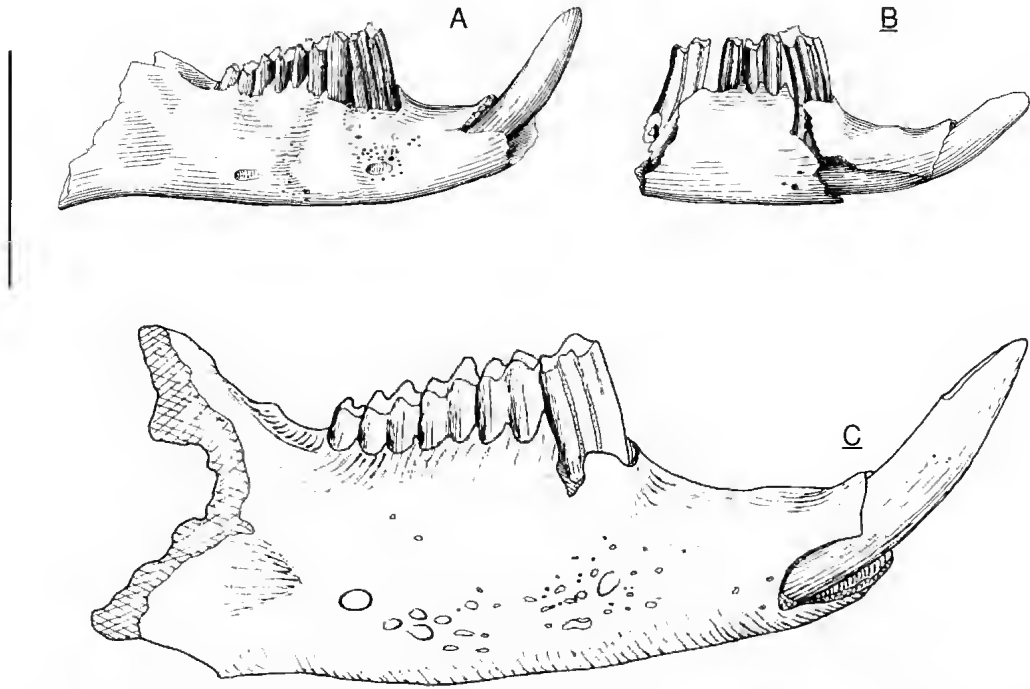


FIG. 6. — Comparison of mandibles: A, B, *Ochotonoma anatolica* n.g. n.sp. from Çalta (A, ACA-1001; B, ACA-1003); C, *Ochotonoides complicidens* (Boule et Teilhard, 1928) from Shamar, Mongolia (coll. M. Erbaeva, No. 970/500). Scale bar: 1 cm.

culated on ten different extant species, varies between 0.56 in *O. koslovi* (Büchner, 1894) to 0.85 in *O. alpina*, both Asiatic living species. This index is calculated on the type specimen of *Ochotonoma anatolica* n.sp. as 0.52. This indicates that the Çalta species has a shorter snout than is usual in *Ochotona*.

#### COMPARISON WITH *Proochotona* Khomenko, 1914

Khomenko (1914) erected the new taxon *Proochotona eximia* from the late Miocene (MN12) of Taraklia, Moldavia, because of the similar pattern of p3 to *Ochotona*, but its great age with respect to all previously known species of this genus. Later on, Lungu (1981) described *P. kalfense* from Kalfa (MN9) in Moldavia, and Erbaeva (1988) referred to *P. eximia* some remains from the late Miocene localities of Gucinii Perelet and Kanal Irtysh in Kazakhstan. There are no notable differences between the dental morphology of *Proochotona* species and those of *Ochotona*. For example, the pattern of

p3 is identical in *P. eximia* (type species) and *Ochotona antiqua* from the Odessa catacombs. In any case, the species referred to *Proochotona* differ from *Ochotonoma* n.g. in the simple pattern of their p3 anteroconid.

#### COMPARISON WITH *Phiolagomys* Erbaeva, 1983

The type species of this genus is *Proochotona gigas* Argyropoulo et Pidoplichka, 1939 from the late Pliocene of Odessa catacombs, Ukraine. Erbaeva (1988) also included in this genus *Ochotonoides kujalnikensis* Topachevskī et Skorik, 1977 and *Ochotonoides danubicus* Topachevskī et Skorik, 1977 from late Pliocene localities of southern Ukraine. Agadjanian & Erbaeva (1983) described some other materials from northern Kazakhstan as *Phiolagomys* cf. *kujalnikensis*. This genus is characterized by its p3 with triangular shaped anteroconid, connected to the protoconid. In *Proochotona*, *Ochotonoides*, *Ochotonoma* n.g. and *Ochotona*, the anteroconid is generally connected centrally to the protoconid-metacoconid junction, and thus the protoflexid and paraflexid

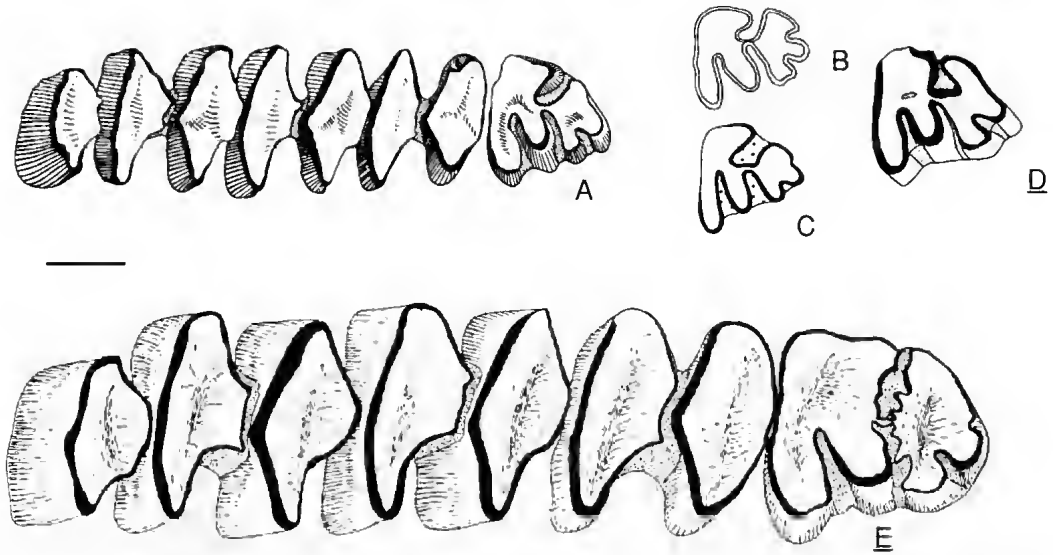


FIG. 7. — Comparison of lower premolars and molars of species attributed to *Ochotonoma* n.g. and *Ochotonoides* Teilhard et Young, 1931; A, *Ochotonoma anatolica* n.g. n.sp. from Çalta, p3-m3. (ACA-1001, holotype); B, *Ochotonoma csarnotanus* from Csamota-2, p3 (holotype, after Kretzoi 1962); C, *Ochotonoma anatolica* from Ciurpereni-2, p3 (after Terzea & Boroneant 1979); D, *Ochotonoma* sp. from Apolakkia, p3 (after Van de Weerd et al. 1982). E, *Ochotonoides complicidens* from Shamar Mongolia, p3-m3 (coll. M. Erbajeva, No. 970/500). Scale bar: 1 mm.

are equal in depth. In *Pliolagomys*, the anteroconid-trigonid connection is labial, and consequently, the protoflexid is very reduced while the paraflexid is deep and often V-shaped. However, *Pliolagomys kujalnikensis* shares a derived character with *Ochotonoma* in having labial and lingual depressions (or even some flexids filled with cement) on p3 anteroconid. This feature seems to be a parallelism that appears in several lineages.

#### COMPARISON WITH *Ochotonoides* Teilhard et Young, 1931

The type species of this genus *O. complicidens* (Boule et Teilhard, 1928) is a large-sized species quite common in late Pliocene and early Pleistocene localities of East Asia (China, Mongolia and eastern Russia). Its p3 has a complicated pattern in having widened anteroconid with a labially-developed "second colonette" and thus forming an independent lophid, plicated enamel along the protoflexid and also often along the paraflexid, one or two deep flexids on the anteroconid, and the lack of the mesoflexid. From this species, I measured one p3 from Shamar ( $4.55 \times 4.47$ ) and two others from

Beregovaya ( $4.66 \times 4.47$ ;  $4.33 \times 4.47$ ), both localities in the Transbaikal area (Fig. 7E).

Several other species were reported to this genus. Among them *O. boblini* Erbajeva, 1988 from the late Pliocene of Kirgiz Nur-2 in Mongolia is notably smaller (p3,  $2.7 \times 2.5$  in Erbajeva 1988: 82) than *O. complicidens*. The unique p3 illustrated by this author has a trefoil-shaped anteroconid because of the presence of two deep flexids filled with cement, as in *O. complicidens*. However, there is no labial development of the anteroconid, nor enamel plication along the protoflexid and paraflexid. This is obviously a primitive species of the *Ochotonoides* lineage.

From the late Pliocene of Kikbay locality in Kazakhstan, Agadjanian & Erbajeva (1983: 63, fig. 13) referred some specimens to *Ochotonoides complicidens*. However, the material they illustrated seems to be heterogenous since it contains one p3 (*op. cit.*, fig. 13-1) having the typical characters of *O. complicidens*, but four other p3 (*op. cit.*, figs 13-4 to 7) are much smaller and have a less complicated occlusal pattern (narrow anteroconid and gently plicated protoflexid and paraflexid). These last four p3 cannot be attributed to *O. complicidens*. From the same locality,

Tyut'kova (1992) described a new species as *Ochotonoides progressivus*, and illustrated two p3 (dimensions; length 2.20-2.25, width 2.20-2.25). This author did not mention if the material studied by Agadjanian and Erbajeva (1983) and later by herself (1992) is the same or not. Nevertheless, the attribution of the Kiikbay ochotonid to a new species is justified. In spite of its name, it is clearly less derived than *Ochotonoides complicidens*, in having smaller dimensions, less plicated protoflexid and paraflexid, and only one deep fold on the anteroconid. The general characters of p3 from Kiikbay fit well with *Ochotonoides*, but differ from other ochotonids such as *Ochotona*, *Proochotona*, *Pliolagomys* and *Ochotonoma* n.g.; in all these genera, the size is smaller, the p3 anteroconid is narrower, and the enamel lacks plication along the protoflexid and paraflexid.

#### COMPARISON WITH OTHER SPECIES ATTRIBUTED TO *Ochotonoma* n.g.

*Ochotonoides primitivus* Zheng et Li, 1982 from the late Miocene of Songshan (Gansu, China) was considered by Qiu (1987) as a probable junior synonym of *Ochotona lagreli* Schlosser, 1924. Its attribution to *Ochotonoides* is certainly doubtful because of its small size (p3: 1.89 × 1.80), the lack of enamel plication along the protoflexid and paraflexid, its narrower anteroconid, the presence of one tenuous labial flexid on the anteroconid, and the small "second colonette". Moreover, the unique p3 available has a trace of mesoflexid. Qiu (1987: 391) is right in stating that "*Ochotonoides primitivus* does not correspond in principal structures to the diagnosis of *Ochotonoides*". The characters mentioned above fit better with those of *Ochotonoma* n.g., although this species is a little larger than the specimens from Çalta, Csarnóta-2 and Ciuperceni-2. Its synonymy with *Ochotona lagreli* cannot be defended because the latter species is smaller, lacks such a complicated pattern on the p3 anteroconid, and p4, m1 and m2 are less differentiated in size than in *O. lagreli* in which these teeth diminish in size posteriorly. Therefore, this species is tentatively included in the new genus *Ochotonoma*.

One right p3 from Csarnóta-2 (MN15, Hungary, Fig. 7B) was attributed by Kretzoi (1962) to a new species, *Ochotonoides csarnotanus*. Although the drawing of Csarnóta-2 specimen, as given by Kretzoi (1962, fig. 6), is obviously rough, it can be observed that it belongs to a small-sized species (p3: 1.48 × 1.37, after Terzea & Boroneant 1979), the anteroconid is widened and it has two anterior flexids. Despite the paucity of the material from Csarnóta-2, this species cannot be included in *Ochotonoides* because of its small size, lack of plication in the protoflexid and paraflexid and its short second labial "colonette". The characters mentioned above are shared with the new genus *Ochotonoma* to which I attribute this species. However, *O. csarnotanus* differs from the Çalta species in the following characters:

- deep and wide paraflexid, *vs* shallow and narrow one at Çalta;
- deep, transverse protoflexid, *vs* short, posteriorly-directed one at Çalta;
- narrow metaconid-entoconid complex, *vs* a wide one in Çalta p3s;
- lack of mesoflexid, *vs* a variable mesoflexid on some Çalta p3s.

Terzea & Boroneant (1979) and Terzea (1997) referred to this species a few other specimens, including one P2 and three p3, from Ciuperceni-2 (MN15, Romania, Fig. 7C). According to the measurements taken on the illustrations in Terzea (1997), the dimensions of p3 (1.43 × 1.43, 1.37 × 1.39, 1.39 × 1.26) are very similar to that of both Csarnóta-2 and Çalta. On the other hand, the pattern of p3 from Ciuperceni-2 compares better with that of Çalta than Csarnóta-2 because its anteroconid is narrower than at Csarnóta-2, with one labial deep and one lingual shallow flexids, the shape and the depth of protoflexid and paraflexid are similar. I suggest the attribution of the Ciuperceni-2 specimens to *Ochotonoma anatolica* n.g. n.sp.

Van de Weerd *et al.* (1982) referred to *Ochotonoides* sp. two upper incisors, one P2 (0.77 × 1.72), two P3 (1.06 × 2.74, 1.00 × 2.27), one P4 (1.23 × 2.33), one M2 (1.42 × 2.22) and one p3 (1.78 × 1.55) from the late Pliocene (late MN15) of Apolakkia, Rhodes Island, Greece. The size of these specimens is

slightly larger than those from Çalta, Csarnóta-2 and Ciurpeni-2, but notably smaller than those of *Ochotonoides* species. P2 from Apolakkia differs from that of *Ochotonoides* in being shorter. In *Ochotonoides complicidens*, the anterior hyperloph of P2 is strongly-developed anteriorly; in contrast the Apolakkia specimen has short anterior hyperloph, as at Çalta and Ciurpeni-2. The unique p3 from Apolakkia (Fig. 7D) is distinguished by its wide anteroconid which has a deep anterolabial fold filled with cement, and its "second colonette" is more developed labially than the protoconid. This last feature is typical for *Ochotonoides*, while in some Çalta specimens there is a trend to extend laterally. However, this p3 differs from *Ochotonoides* in having less folded anteroconid, smooth enamel along the protoflexid and paraflexid and small size. In morphology, upper incisors, premolars and molars share the same characters with the Çalta specimens. The similarities of the Apolakkia ochotonid with that of Çalta are greater than with any *Ochotonoides*. Thus, it is referred to the new genus *Ochotonoma*, and it probably represents a new species of this genus.

The systematics of ochotonids is based on the pattern of p3. For most genera and species, the characters of the skull, mandible and other teeth are not given in the related literature. For these reasons, tentative analyses of the phylogenetic relationships between ochotonid genera (Erbajeva 1988, 1994) only used the p3 characters. Because of the limited nature of information on several taxa, particularly on the species of *Proochotona*, and on *O. csarnotanus* and *O. primitivus*, a new phylogenetic analysis is not undertaken in the present study. However, it is obvious that the new genus *Ochotonoma* shares many characters with *Bellatona*, *Proochotona*, *Pliolagomys*, *Ochotonoides* and *Ochotona*, and is therefore considered as belonging to this group.

## CONCLUSIONS

After the present study, the Çalta fauna includes nine species of rodents and one ochotonid lagomorph listed as:

### MURIDAE

- Centralomys magnus* (Sen, 1977)
- Occitanomys* sp.
- Apodemus dominans* Kretzoi, 1959
- Orientalomys galaticus* (Sen, 1975)

### CRICETIDAE

- Mesocricetus* cf. *primitivus* de Bruijn *et al.*, 1970

### GERBILLIDAE

- Pseudomeriones tchaltaensis* Sen, 1977

### ARVICOLIDAE

- Mimomys davakosi* van der Meulen, 1979

### SPALACIDAE

- Pliospalax maroveii* (Simionescu, 1930)

### GLIRIDAE

- Dryomimus eliomysoides* Kretzoi, 1959

### OCHOTONIDAE

- Ochotonoma anatolica* n.g. n.sp.

This list shows that the number of rodent and lagomorph species at Çalta is only moderately diverse compared to similar age faunas in western, central and northeastern Europe. This is probably related to some environmental and climatic factors, since most Çalta faunal elements indicate grassland and open woodland vegetation and seasonal temperate climate.

This association has a melting-pot composition because it includes species with European and Asiatic affinities together with local forms. The local forms are *Mesocricetus* and *Pliospalax* since their past and present history remains limited to territories between the Balkans and the Middle East. The taxa with European affinities are *Centralomys*, *Occitanomys*, *Dryomimus* and *Mimomys*. Three other genera, *Orientalomys*, *Pseudomeriones* and *Ochotonoma* n.g. are better represented in Asia and/or have affinities with related Asiatic taxa, although these are also known in some European localities. The genus *Apodemus* is apparently ubiquitous since it is frequent both in European and Asiatic faunas. We have also to note that the Çalta small mammal association does not contain any taxon of African origin.

Among rodents, *Pseudomeriones* and *Pliospalax* are dominant, while the murids, cricetids and

glirids are rare. I have in mind that the composition of a small mammalian association is intimately related to the nature, mode of life and preferences of predators. However, the abundance of gerbils and spalacids can only be explained by the presence of grasslands and open environments with contrasting seasonal climate. The ochotonid of Çalta is also well-documented by more than a hundred specimens. Its extant representatives occupy open environments in mountainous plateaus in Asia and North America. They are inhabitants of uneven ground with rocky cover and open grasslands. From this, it can be deduced that the environment of the Çalta rodents and lagomorphs was a grassland and open woodland mixture with a plateau-like ground and seasonal temperate climate.

In a previous paper (Sen 1977), I discussed the age of the Çalta fauna and stated that it is of late Ruscinian age (MN15). Later on, several Ruscinian faunas from Europe and Anatolia have been compared to Çalta, and paleontologists agree with its age. The present study does not offer refinement.

### Acknowledgements

Prof. F. Ozansoy showed me the Çalta locality in late 1960s when I was still his student. The record of the material studied in this paper, and also in others included in this volume, was possible thanks to efforts of É. Heinz, the financial support of CNRS, and with the participation of L. Ginsburg, M. Gürbüz and F. Arslan to the field work. E. Ünay kindly sent me the drawing and measurements of one glirid M2 from the MTA collections in Ankara. M. Erbajeva allowed me to examine several Pliocene and Pleistocene ochotonids in her care, and to illustrate some of them for comparison. This paper benefited by the great experiment of the referees L. J. Flynn and P. Mein who suggested many valuable improvements. I am grateful to all of them.

### REFERENCES

- Agadjanian A. K. & Erbajeva M. A. 1983. — *Late Cenozoic rodents and lagomorph of the USSR*. Akademia Nauk, Moscow, 189 p. [in Russian].
- Agusti J. 1989. — On the peculiar distribution of some muroid taxa in western Mediterranean. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana* 28 (2-3): 147-154.
- 1990. — The Miocene rodent succession in eastern Spain: a zoogeographical appraisal. In Lindsay E. H., Fahlbusch V. & Mein P. (eds), *European Neogene Mammal Chronology*, Plenum Press, NATO ASI Ser. A, 180: 375-404.
- 1991. — Gerbillidés fossiles d'Europe occidentale: 177-182, in Le Berre M. & Le Guelte L. (eds), *Le Rongeur et l'Espace*, R. Chabaud, Paris.
- Aleksandrova E. P. 1986. — Late Kimmerian voles (Microtinae) of southern Moldavia and their systematic and stratigraphic significance: 107-114 [in Russian], in *The continental Upper Pliocene of the Black Sea-Caspian region*. Academy of Sciences of USSR, Geological Institute, Moscow.
- Armour-Brown A., Bruijn H. de, Mariati C., Siatos G. & Niesen P. 1979. — The geology of the Neogene sediments north of Serrai and the use of rodent faunas for biostratigraphic control. *Vth Colloquium on the Geology of the Aegean Region*, Institute of Geological and Mining Research, Athens, Proceedings, volume II: 615-622.
- Bachelet B. 1990. — *Muridae et Arvicolidae (Rodentia, Mammalia) du Pliocène du sud de la France: systématique, évolution et biochronologie*. Thèse de doctorat de l'université de Montpellier II, 211 p.
- Black C. C., Krishalka L. & Solounias L. 1980. — Mammalian fossils of Samos and Pikerimi. I. The Turolian rodents and insectivores of Samos. *Annals of the Carnegie Museum* 49: 359-378.
- Bruijn H. de & Van der Meulen A. J. 1975. — The early Pleistocene rodents from Tourkobounia-1 (Athens, Greece). *Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen. Proceedings*, B 78: 314-338.
- Bruijn H. de, Dawson M. R. & Mein P. 1970. — Upper Pliocene Rodentia, Lagomorpha and Insectivora (Mammalia) from the Isle of Rhodes (Greece). *Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, Amsterdam, Proceedings, B 73 (5): 535-584.
- Daams R. 1981. — The dental pattern of the dormice *Dryomys*, *Myonimus*, *Microdryomys* and *Peridyromys*. *Utrecht Micropaleontological Bulletin*, Special Publication 3: 1-115.
- Daams R. & Bruijn H. de 1995. — A classification of the Gliridae (Rodentia) on the basis of dental morphology. *Hystrix*, n.s. 6: 3-50.
- Erbajeva M. A. 1976. — Fossil bunodont rodents from Transbaikalia. *Geologia i Geophysica*, Novosibirsk 2: 144-149 [in Russian].
- 1988. — *Pishchukhi Kainozija (taxonomia, systematica, filogenia)*. Akademia Nauk, Moscow, 222 p. [in Russian].
- 1994. — Phylogeny and evolution of Ochotonidae



- with emphasis on Asian ochotonids, in Tomida Y., Li C. K. & Setoguchi T. (eds), *Rodent and Lagomorph Families of Asian Origins and Diversification, National Science Museum Monographs*, Tokyo 8: 1-13.
- Fejfar O. & Heinrich W. 1990. — Muroid rodent biochronology of the Neogene and Quaternary in Europe, in Lindsay E. H., Faldbusch V. & Mein P. (eds.), *European Neogene Mammal Chronology*, Plenum Press, NATO ASI Ser. A, 180: 91-117.
- Fejfar O., Mein P. & Moissener E. 1990. — Early arvicolidids from the Ruscinian (early Pliocene) of the Teruel Basin, Spain: 133-164, in Fejfar O. & Heinrich W. D. (eds), *International Symposium Evolution, Phylogeny and Biogeography of Arvicolidids (Rodentia, Mammalia)*, Geological Survey, Prague.
- Flynn L. J. 1997. — Late Neogene mammalian events in North China, in Aguilar J. P., Legendre S. & Michaux J. (eds), *Actes du Congrès Biochron'97*, Mémoires et Travaux de l'EPHE, Institut de Montpellier 21: 183-192.
- Ginsburg L., Heintz E. & Sen S. 1974. — Le gisement pliocène à mammifères de Çalta (Ankara, Turquie). *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, Paris D-278: 2739-2742.
- Giuli C. de 1989. — The rodents of the Brisighella latest Miocene fauna. *Bollettino della Società Paleontologia Italiana*, Modena 28 (2/3): 197-212.
- Heintz E., Ginsburg L. & Sen S. 1975. — *Hipparion longipes* Gromova du Pliocène de Çalta (Ankara, Turquie), le plus dolichopodial des hipparions. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, Amsterdam B 78: 77-82.
- Khomenko I. P. 1914. — Meoticheskaya fauna s. Taraklii benderskogo uezda: Fissipedia, Rodentia, Rhinocerotinae, Equinae, Suidae, Proboscidae. *Trudy Bessarab'skoe Obschestvo Istoriko-spytatelei*, Kishinev 5: 1-55 [in Russian].
- Kretzoi M. 1962. — A Csarnorai fauna es faunaszint, *A Magyar Akademi Földtani Intézet Évi Jelentése az 1959*, Budapest: 297-395 [in Hungarian].
- Lopez Martínez N. 1989. — Revision sistemática y biostratigráfica de los Lagomorpha (Mammalia) del Terciario y Cuaternario de España. *Memorias del Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza* 3 (3): 1-296.
- Lungu A. N. 1981. — *Hipparionovtia fauna crednego Sarmata Moldavii*. Ministerstvo bishego i crednego specialnogo Oblasovania Moldavskoi SSR, Kishinev, 118 p. [in Russian].
- Martin Suarez E. & Mein P. 1991. — Revision of the genus *Castillonys* (Muridae, Rodentia). *Scripta Geologica* 96: 47-81.
- Mein P. & Aymar J. 1984. — Découvertes récentes de mammifères dans le Pliocène du Roussillon. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon* 22: 69-71.
- Mein P., Martin Suarez E. & Agustí J. 1993. — *Progonomys* Schaub, 1938 and *Huerzelerimys* gen. nov. (Rodentia): their evolution in western Europe. *Scripta Geologica* 103: 41-64.
- Meulen A. J. van der & Kolfschoten T. van 1986. — Review of the late Turolian to early Biharian mammal faunas from Greece and Turkey. *Memoria della Società Geologica Italiana* 31: 201-211.
- Michaux J., Aguilar J. P., Montuire S., Wolff A. & Legendre S. 1997. — Les Murinae (Rodentia, Mammalia) néogènes du Sud de la France: évolution et paléoenvironnements. *Geobios*, M.S. 20: 379-385.
- Ozansoy F. 1955. — Sur les gisements continentaux et les mammifères du Néogène et du Villafranchien (Turquie). *Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences*, Paris 240: 992-994.
- 1965. — Étude des gisements continentaux et des mammifères du Cénozoïque de Turquie. *Mémoires de la Société géologique de France*, Paris, N.S. 102: 1-92.
- Qiu Z. 1987. — The Neogene mammalian faunas of Erremte and Harr Obo in Inner Mongolia (Nei Mongol), China. 6. Hares and pikas — Lagomorpha: Leporidae and Ochotonidae. *Senckenbergiana Lethaea* 67: 375-399.
- Pasquier L. 1974. — *Dynamique évolutive d'un sous-groupe de Muridae, Apodemus (Sylvaemus)*. Étude biométrique des caractères dentaires de populations fossiles et actuelles d'Europe occidentale. Thèse de l'université des sciences et techniques du Languedoc, Montpellier, 176 p.
- Radulescu C. & Sanson P. 1989. — Contributions to the knowledge of the mammalian faunas from Maluzeni and Beresti (Romania). Order Rodentia, Family Arvicolidae. *Travaux de l'Institut de Spéologie "Emile Racovitza"*, Bucarest 28: 43-56.
- Rage J. C. & Sen S. 1976a. — Les amphibiens et les reptiles du Pliocène supérieur de Çalta (Turquie). *Géologie méditerranéenne*, Aix-en-Provence 3: 127-134.
- 1976b. — Premières données sur les batraciens et les reptiles du Tertiaire de Turquie. Implications biogéographiques. *Bulletin de la Société géologique de France*, Paris 18: 542.
- Saraç G. 1968. — *Çaltaköy Villafransiyen tortullari*. Master thesis, Ankara Üniversitesi, Dil ve Tarih Coğrafya Fakültesi, 60 p. [unpublished].
- 1994. — *Ankara yöresindeki karasal Neojen çökellerinin Rbinacrotidae (Mammalia-Perissodactyla) biostratigrafisi ve paleontolojisi*. Dissertation thesis, Ankara Üniversitesi Fen Fakültesi, 214 p. [unpublished].
- Sen S. 1975. — *Euxinomys galaticus* n.g., n.sp. (Muridae, Rodentia, Mammalia) du Pliocène de Çalta (Ankara, Turquie). *Geobios*, Lyon 8: 317-324.
- 1977. — La faune de rongeurs pliocènes de Çalta (Ankara, Turquie). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, n° 465, Sciences de la Terre, 61: 89-172.

- 1978. — First study of a Pliocene rodent fauna from Anatolia. *Bulletin of the Mineral Research and Exploration Institute of Turkey*, Ankara 89: 84-89.
- 1982. — Biogéographie et biostratigraphie du Néogène continental de la région égéenne. Apport des rongeurs. *Geobios*, mémoire spécial 6: 465-472.
- 1983. — Rongeurs et lagomorphes du gisement pliocène de Pul-e Charkhi, bassin de Kabul, Afghanistan. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, série 4, C 5 (1) : 33-74.
- in press. — Rodents and insectivores from the late Miocene of Molayan in Afghanistan. *Palaeontology*, Cardiff.
- Sen S. & Bruijn H. de 1977. — Comparaisons des rongeurs du Néogène terminal de Maritsa, Çalta et Tourkobouinia-1, Méditerranée orientale. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, Amsterdam, B 80: 222-227.
- Sen S. & Heintz É. 1977. — Principaux résultats de l'étude des rongeurs pliocènes de Çalta (Ankara, Turquie). *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, D-284: 17-20.
- Sen S. & Rage J.C. 1979. — Pliocene vertebrate fauna of Çalta, Ankara. *Bulletin of the Geological Society of Turkey*, Ankara 22: 155-160.
- Sen S., Heintz É. & Ginsburg L. 1974. — Premiers résultats des fouilles effectuées à Çalta, Ankara, Turquie. *Bulletin of the Mineral Research and Exploration Institute of Turkey*, Ankara 83: 112-118.
- Sen S., Jaeger J. J., Dalfes N., Mazin J. M. & Bocherens H. 1989. — Découverte d'une faune de petits mammifères pliocènes en Anatolie occidentale. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, série II, 309: 1729-1734.
- Shushpanov K. I. 1985. — Voles (Microtinae, Rodentia) from the Pliocene locality of Etulia: 22-49 [in Russian]. in *Late Cenozoic fauna and flora of Moldavia*. Publishing House Shtintsa, Kishinev.
- Storch G. 1987. — The Neogene mammalian faunas of Ertemte and Harr Obo in Inner Mongolia (Nei Mongol), China. 7. Muridae (Rodentia). *Senckenbergiana Lethaea* 67: 401-431.
- Sümengen M., Ünay E., Saraç G., Bruijn H. de, Terlemez I. & Gürbüz M. 1990. — New Neogene rodent assemblages from Anatolia (Turkey), in Lindsay E. H., Fahllbusch V. & Mein P. (eds), *European Neogene Mammal Chronology*. Plenum Press, NATO ASI Ser. A, 180: 61-72.
- Tekkaya I., Saraç G., Arslan F. & Ertürk Ç. 1977. — Ankara ili Yenimahalle ilçesinin Kazan bucagi ile Ayas ilçesi atasındaki karasal Neojen çökellerinin biyostratigrafik çalışması. *MTA Report*, No. 6248, Ankara 62 p. [unpublished].
- Terzea E. 1997. — Biochronologie du Pliocène du bord méridional du bassin dacique (Roumanie), in Aguilar J. P., Legendre S. & Michaux J. (eds), *Actes du Congrès BioChron'97*, Mémoires et Travaux de l'EPHE, Institut de Montpellier 21: 649-660.
- Terzea E. & Boroneanț V. 1979. — Découverte d'une faune de mammifères pliocènes à Ciupereeni (départ. de Teleorman). Remarques sur deux espèces inconnues en Roumanie. *Travaux de l'Institut de Spéologie "Emile Racovitza"*, Bucarest 18: 171-184.
- Tjutkova L. A. 1992. — Rodents and lagomorphs of the late Pliocene Kiikbay fauna (southeastern Kazakhstan). *Paleontological Journal*, Moscow 26 (4): 118-124.
- Tjurkova L. A. & Kaipova G. O. 1996. — Late Pliocene and Eopleistocene micromammal faunas of southeastern Kazakhstan. *Acta Zoologica Cracoviensia* 39: 549-557.
- Tong H. 1989. — Origine et évolution des Gerbillidae (Mammalia, Rodentia) en Afrique du Nord. *Mémoire de la Société géologique de France*, Paris, 155, 120 p.
- Weerd A. van de 1976. — Rodent faunas of the Mio-Pliocene continental sediments of the Teruel-Alfambra region, Spain. *Utrecht Micropaleontological Bulletins*, Special Publication 2: 1-217.
- 1979. — Early Ruscitian rodents and lagomorphs (Mammalia) from the lignites near Ptolemais (Macedonia, Greece). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, Amsterdam, B 82: 127-170.
- Weerd A. van de, Reumer J. W. F. & Vos J. de 1982. — Pliocene mammals from Apolakkia Formation (Rhodes, Greece). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, Amsterdam, B 85: 89-112.
- Zheng S. & Li Y. 1982. — Some Pliocene lagomorphs and rodents from Loc. 1 of Songshan, Tianzu Xian, Gansu province. *Vertebrata Palasiatica* 20: 35-44.

Submitted for publication on 25 February 1998;  
accepted on 18 May 1998.

# Le gisement de vertébrés pliocènes de Çalta, Ankara, Turquie. 5. Carnivores

Léonard GINSBURG

Laboratoire de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle,  
8 rue de Buffon, F-75231 Paris cedex 05 (France)

Ginsburg L. 1998. — Carnivores, in Sen S. (ed.), Le gisement de vertébrés pliocènes de Çalta, Ankara, Turquie. 5, *Geodiversitas* 20 (3) : 379-396.

## MOTS CLÉS

mammifères,  
carnivores,  
Canidae,  
Hyaenidae,  
Felidae,  
nouveaux taxons.

## RÉSUMÉ

Le gisement de Çalta a livré les restes de cinq espèces de carnivores : deux Canidae (*Vulpes galaticus* n.sp. et *Nyctereutes donmezani*), un Hyaenidae (*Chasmaporthetes kani anatolicus* n.ssp.) et deux Felidae (*Lynx issiodorensis* et *Machairodus giganteus*). *Vulpes galaticus* est le plus ancien et le plus carnassier des renards. Il semble être l'ancêtre des *Vulpes* plus récents et d'*Alopex*.

## ABSTRACT

*Pliocene vertebrate locality of Çalta, Ankara, Turkey. 5. Carnivores.* The locality of Çalta yielded the remains of five different taxa of Carnivora: two canids (*Vulpes galaticus* n.sp. and *Nyctereutes donmezani*), one hyaenid (*Chasmaporthetes kani anatolicus* n.ssp.) and two felids (*Lynx issiodorensis* and *Machairodus giganteus*). *Vulpes galaticus* is the oldest fox in the world and the most carnivorous. It seems to be a good ancestor for all the more recent foxes, including the arctic one.

## KEY WORDS

Mammalia,  
Carnivora,  
Canidae,  
Hyaenidae,  
Felidae,  
new taxa.

## INTRODUCTION

Face aux ongulés, les carnivores sont bien rares dans le gisement de Çalta, mais la grande diversité morphologique des dents de ce groupe les rend assez aisément déterminables. Ils sont représentés par cinq taxons. Le matériel est composé essentiellement de crânes, de mandibules et de dents isolées. Les restes post-crâniens sont rares. Les carnivores de Çalta n'ont été l'objet d'aucune étude jusqu'à présent. De même, en Turquie et dans les régions alentour, les gisements pliocènes sont rares et, de ce fait, les carnivores pliocènes de cette région sont à présent très mal documentés. Le gisement de Çalta est désormais le site où ce groupe est le mieux connu.

## ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

Famille CANIDAE Gray, 1821

Genre *Vulpes* Frisch, 1775

ESPÈCE-TYPE. — *Canis vulpes* Linné, 1766.

*Vulpes galaticus* n.sp.  
(Figs 1, 2)

HOLOTYPE. — Mandibule avec i3-m3 droites et i1-m1 gauches (ACA-293a et b).

LOCALITÉ-TYPE. — Çalta, province d'Ankara, Turquie.

ÉTYMOLOGIE. — Du nom ancien de la province où se trouve le gisement.

MATÉRIEL ET MESURES (en mm). — P3 g (ACA-900) : 8,2 × 3,3.

P4 g (ACA-357) : 13,0 (muraille ext.), 14,1 (muraille int.) × 6,0.

M2 (ACA-901) : 4,5 × 5,8.

Mandibule avec i3-m3 d, i1-m1 g (ACA-293a et b) : i1, 1,3 × 1,9 ; i2, 1,9 × 2,0 ; i3, 2,6 × 2,3 ; 2,5 × 2,2 ; c, 5,2 × 3,7 ; 5,0 × 3,8 ; p1, 3,4 × 1,8 ; 3,1 × 1,8 ; p2, 6,7 × 2,4 ; 6,6 × 2,45 ; p3, 7,45 × 2,7 ; 7,5 × 2,7 ; p4, 8,25 × 3,4 ; 8,3 × 3,1 ; m1, 11,8 × 4,9 ; 11,9 × 4,6 ; m2, 5,4 × 4,2 ; 5,5 × 4,4 ; m3, 3,2 × 2,85.

Astragale d (ACA-302) : L × l × DT tête × h = 22,9 × 17,4 × 11,1 × 11,5.

DIAGNOSÉ. — Renard plus petit que *Vulpes vulpes* (Linné, 1758), sensiblement de la taille de *Vulpes alo-*

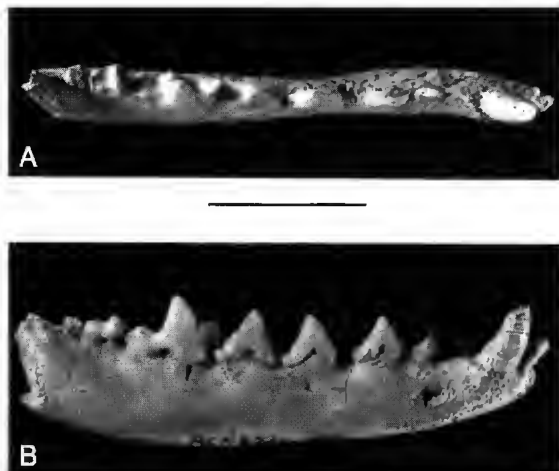


FIG. 1. — *Vulpes galaticus* n.sp., hémimandibule droite (ACA-293a) : A, face occlusale ; B, face labiale. Échelle : 2 cm.

*pecoïdes* (del Campana, 1913), à prémolaires inférieures plus étroites, plus pointues et dépourvues de denticules accessoires (sauf p4). Série prémolaire de la taille de *Vulpes alopecoïdes*, mais série molaire moins développée. M2 moins large que chez les autres espèces.

## DESCRIPTION

*Dentition*

La P3 est une dent haute et pointue. Sa face antérieure est rectiligne et très abrupte, sa pente antérieure moins abrupte. De la pointe descend, vers l'avant et l'intérieur, une petite carène fine. Le cingulum antérieur est insignifiant, le postérieur à peine plus esquissé. Cette dent est plus pointue que chez *Vulpes vulpes*. Les cingulums antérieur et postérieur y sont aussi plus développés.

La P4 est mince et allongée. Le protocône est petit, ponctiforme et situé très en avant du bord antérieur du paracône, comme chez le renard européen. À la différence de ce dernier, le protocône n'est pas rejeté lingualement ; il ne dépasse pas le plan formé par la face interne, tranchante, du paracône et celle du métastyle. De plus, l'arrondi de l'angle antéro-labial de la dent est plus bombé que chez *Vulpes vulpes* et rappelle plus le loup. De la pointe du paracône descend vers l'avant une petite crête qui limite, comme chez *Vulpes vulpes* et *Canis lupus*, la face interne de la face antéro-externe du paracône. Mais contrairement à la disposition de *Vulpes vulpes*, une deuxième crête

descend de la pointe du paracône, plus lingualemment et se dirigeant vers le protocone.

La M2 est moins large que chez *Vulpes vulpes*.

Les incisives inférieures sont petites et de taille croissante de i1 à i3. Elles sont nettement plus basses que chez *Vulpes vulpes*. i3 en particulier, qui est complète, ne présente pas l'étiement en hauteur de notre renard vulgaire et est plus étroite labio-lingualement.

La canine inférieure est gracile, étroite et bien recourbée vers l'arrière.

p1 est petite, uniradiculée et étroite. Elle montre une pointe située antérieurement et un petit renflement talonidien à l'arrière, mieux développé que chez *Vulpes vulpes* et *Canis lupus*.

Les autres prémolaires inférieures sont biradiculées, pointues et étroites. Comme sur p1, leur pointe est légèrement plus antérieure que chez *Vulpes vulpes*, mais montrent un moindre développement du renflement de la base de l'avant de la dent. Ni p2 ni p3 ne présentent de trace de deutéroconide. p4 en présente un léger, très mince, simple exagération de la crête postérieure du protoconide. Un renflement talonidien existe, de plus en plus marqué et large de p2 à p4.

La m1 est longue et étroite. Comme chez *Vulpes vulpes* et à la différence de *Canis lupus*, le métaconide est mince et bien détaché du flanc postéro-lingual du protoconide, et il y a un net creux talonidien délimité à l'avant par le plan vertical formé de l'arrière du métaconide et du protoconide, extérieurement par la crête antérieure de l'hypoconide, intérieurement par la petite crête basse située en avant de l'entoconide et postérieurement (ou plutôt lingualo-postérieurement) à cet entoconide. De même que le creux talonidien est bien formé, l'hypoconide et l'entoconide sont grêles et bien délimités alors qu'ils sont comme empâtés chez le loup.

m2 est très petite, allongée et de profil occlusal bien rectangulaire. Le protoconide et le métaconide sont au même niveau et de la même hauteur. À l'avant du protoconide, l'expansion « paracônidienne » est à peine marquée, contrairement à *Vulpes vulpes*. L'arrière de la dent est plus large par développement de la région postéro-interne.

La m3 est de même type que la m2, mais beaucoup plus petite.

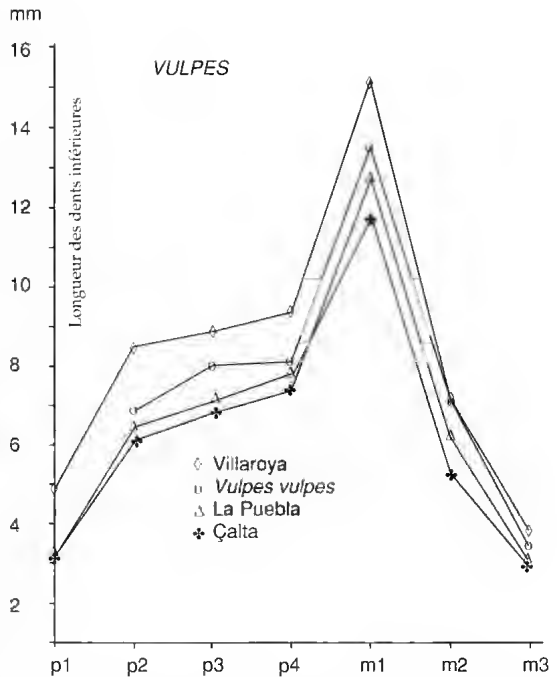


FIG. 2. — Diagramme des longueurs des dents jugales inférieures chez différentes espèces de *Vulpes*. Çalta, *V. galaticus* n.sp.; La Puebla et Villaroya, *V. alopecoides*; *V. vulpes*, Récent.

### Squelette

Un astragale a été conservé. Il diffère de celui de *Nyctereutes donnezani* (Depéret, 1890) par son col plus étroit, plus long et sa tête moins déportée médialement par rapport au corps de l'os. Par tous ces détails, il est identique à celui de *Vulpes vulpes* et d'*Alopex* Kaup, 1829.

### DISCUSSION

Par sa taille, la gracilité générale de ses dents, leur étroitesse (particulièrement celle des prémolaires), notre petit canidé de Çalta est beaucoup plus proche des renards que des loups. Nous soulignons en particulier le protocone de P4 formant une petite pointe bien isolée, les prémolaires inférieures étroites, aux pointes acérées et aux parois subverticales, le talonide de m1 avec un creux talonidien bien formé, une crête antérieure à l'entoconide nette, un entoconide bien isolé, un hypoconide mince et prolongé en avant par une crête fine, enfin une m2 aux tubercules eux aussi bien individualisés.

Le renard de Çalta se distingue nettement du renard européen *Vulpes vulpes* par :

- sa taille très nettement inférieure ;
- la morphologie de sa carnassière supérieure, au bombement antéro-externe plus important, au protocône moins détaché du corps de la dent et à l'existence d'une crête accessoire descendant de la pointe du paracône en direction du protocône ;
- M2 moins large ;
- les incisives plus basses ;
- la canine inférieure plus étroite ;
- les prémolaires inférieures plus étroites, plus effilées, plus simples et plus piquantes ; de ce fait, elles ressemblent à celles des Viverridae ;
- la carnassière inférieure, m1, plus piquante aussi, avec un paraconide un peu plus court, un protoconide un peu plus élevé, un talonide un peu plus bas et moins large ;
- m2 plus rectangulaire, moins élargie au niveau du métaconide.

On peut résumer ces caractères en disant que la dentition de *Vulpes vulpes*, par rapport à celle du renard de Çalta, est moins piquante, moins tranchante et que la partie broyeuse des dents augmente. C'est l'indice d'un régime moins strictement carnivore.

Le renard du Villafranchien d'Europe, *Vulpes alopecoides* montre :

- une P4 morphologiquement identique à celle de *Vulpes vulpes* et une M2 aussi large ;
- des prémolaires inférieures plus piquantes que celles de *Vulpes vulpes*, mais moins que celles du renard de Çalta ; elles sont plus basses qu'à Çalta et aussi plus allongées par l'épaississement de l'avant et de l'arrière de la partie basale tandis qu'elles sont moins hautes ; sur p3 et p4, un petit deutéroconide apparaît, quoique moins développé que sur la forme actuelle ;
- la m1 est plus basse qu'à Çalta, avec un paraconide plus long ;
- la m2 est proportionnellement allongée par rapport à la m1 et le métaconide est devenu très développé.

Elles présentent donc la même tendance à un régime plus omnivore qu'à Çalta, mais de manière un peu moins accusée. La forme villafranchienne apparaît donc comme un bon intermédiaire entre le renard de Çalta, petit et

nettement carnivore, et le renard vulgaire actuel, plus grand et plus omnivore.

Le renard polaire *Alopex lagopus* (Linné, 1758), par rapport à *Vulpes vulpes*, possède des dents plus acérées, des prémolaires plus simples et des tuberculeuses moins développées, indiquant un régime moins omnivore, et montrant un certain rapprochement avec le renard de Çalta. Cependant, ses prémolaires inférieures - les seules que l'on puisse comparer - sont nettement plus basses et plus épaisses que chez ce dernier.

#### CONCLUSION

En conclusion, le renard de Çalta est à la fois le plus ancien et le plus primitif de tous les renards. Il avait un régime purement carnivore. Il peut servir de bon ancêtre tant au renard commun qu'au renard polaire. Ces deux derniers divergent nettement à partir de la forme de Çalta. *Vulpes alopecoides* est dans la voie qui mène à *Vulpes vulpes*.

#### Genre *Nyctereutes* Temmick, 1838

ESPÈCE-TYPE. — *Canis procyonoides* Gray, 1834.

DIAGNOSE DU GENRE. — Canidé de la taille des renards, à canine supérieure un peu moins haute et plus étroite, prémolaires plus courtes, tuberculeuses supérieures beaucoup moins longues par réduction de la région de la fosse centrale, plus trapues, réduction de la hauteur des cuspidés externes. Canine inférieure plus pointue et moins haute, prémolaires inférieures plus robustes et plus pointues. m1 à talonide morphologiquement intermédiaire entre le loup et le renard, avec un creux talonidien important mais moins que chez *Vulpes*, hypoconide et entoconide plus forts mais moins que chez le loup, et reliés l'un à l'autre, comme chez celui-ci, par une fine crête transversale. m2 très allongée, aussi large à l'arrière qu'à l'avant, à protoconide et métaconide hauts, très fort cingulum antéro-externe, talonide long et large avec hypoconide et entoconide bien individualisés.

#### *Nyctereutes donnezani* (Depéret, 1890)

(Figs 3, 4 ; Tableaux 1, 2)

*Vulpes donnezani* Depéret, 1890

MATÉRIEL ET MESURES (en mm). — Crâne complet (ACA-291) : C d (8,5) × 4,8 ; P4 d 14,3 × 7,1 ; P4 g

TABLEAU 1. — Mesures de divers paramètres chez *Nyctereutes* fossiles et actuels.

	Çalta		<i>N. procyonoides</i>		Perrier
	ACA-292	ACA-291	1888-665	1887-572	
Longueur totale	159,4	171,4	110,2	111,6	—
Longueur condylo-basale	148,7	161,8	108,4	108,5	—
Longueur basale	139,9	—	100,5	100,8	—
largeur bimaïstoïdienne	51,8	(52,6)	(44)	40,6	—
largeur condyles occipitaux	29,4	(27,4)	22,3	22,1	—
largeur boîte crânienne	49,8	—	40,9	40,7	53,8
largeur bizygomatique	—	—	60,0	62,4	—
largeur frontaux	45,3	53,0	32,7	33,8	56,6
largeur constriction interorbitaire	27,8	31,6	21,4	20,2	—
largeur palatins entre M1	42,6	42,8	33,4	33,3	—
largeur constriction postorbitaire	25,0	33,6	22,1	20,0	36,0
largeur au niveau des canines	(22,8)	(27,6)	19,6	19,4	—
Longueur P4	15,0	15,1	9,7	9,6	12,25
Longueur P4-M2	32,15	33,7	20,6	22,2	27,7

15,1 × 7,1 ; M1 d 12,3 × 13,6 ; M2 d 8,6 × 9,5.

Crâne complet (ACA-292) : 13 d 5,4 × 4,6 ; P4 g 15,0 × 7,7 ; M1 d 11,4 × 12,9 ; M1 g 11,4 × 13,0 ; M2 d 8,3 × 10,0 ; M2 g 8,3 × 10,1.

P4 g (ACA-357) : 13,0 × 6,0.

P4 g (ACA-298) : 13,0 × 6,6.

M1 d (ACA-197) : 11,8 × 13,05.

M1 g (ACA-296) : 11,6 × 13,3.

M1 d incomplète (ACA-902) : 12,4 × ?

Hémimandibule d avec p2-m3 (ACA-904) : p2, 8,55 × 3,5 ; p3, 9,0 × 3,6 ; p4, 10,3 × 4,5 ; m1, 18,2 × 7,5 ; m2, 10,4 × 7,2 ; m3, 5,2 × 4,55.

Hémimandibule d avec c-p3 (ACA-295) : c, 8,5 × 4,95 ; p1, 4,2 × 2,6 ; p2, ? × 3,6 ; p3, 8,8 × 3,6.

Hémimandibule d avec p4-m2 (ACA-294) : p4, 10,0 × 4,2 ; m1, 16,0 × 6,6 ; m2, 9,4 × 6,15.

Hémimandibule g avec m1-m2 (MTA, Ankara, AKC-134) : m1, 15,2 × 6,6 ; m2, 9,1 × 6,0.

canine g (ACA-299) : 7,9 × 5,4.

m1 d sur fragment d'os (ACA-903) : 15,4 × 7,1.

Radius proximal d (ACA-905) : DT max diaphyse, 11,6 ; DAP diaphyse, 6,0.

Radius d. diaphyse (ACA-906) : DT max diaphyse, 9,4 ; DAP diaphyse, 5,5.

Astragale g (ACA-301) : L × l × DT tête × h = 22,1 × 17,2 × 10,6 × 12,9.

## DESCRIPTION

### Crâne

Le crâne de *Nyctereutes donnezani* de Çalta est étroit et allongé comme celui de *Nyctereutes sinensis* (Schlosser, 1903) de Chine (Teilhard de Chardin & Piveteau 1930, pl. XVII) et du renard européen *Vulpes vulpes*. Le museau est fin comme celui de renard. Il est plus long que celui

de l'actuel *Nyctereutes procyonoides*. Les nasaux sont minces et très longs. La partie postéro-supérieure des maxillaires est très fortement inclinée, comme chez *Nyctereutes sinensis* et bien plus que chez *Vulpes*. Le jugal, ici brisé à l'arrière, est plus long au niveau de l'avant de l'orbite, comme chez *Nyctereutes sinensis* et *Nyctereutes procyonoides* (Gray, 1834) et à la différence de *Vulpes* et *Canis* Linné, 1758, où il est plus aminci. Les apophyses post-orbitaires sont épaisses et bien développées, comme chez les autres espèces de *Nyctereutes* et à la différence de *Vulpes* chez qui elles sont à la fois moins épaisses et plus réduites. De ces deux apophyses partent en arrière deux fortes carènes qui se réunissent sur le plan médian en une très forte carène supratemporale, aussi développée que chez les autres espèces de *Nyctereutes*. La boîte crânienne est fortement bombée, comme chez le renard et les autres *Nyctereutes*. Comme chez ces derniers aussi, elle paraît un peu plus développée à l'avant (c'est-à-dire en avant de la suture frontal-pariétal) que chez *Vulpes*. En arrière, la crête supraoccipitale est forte et domine la face occipitale mieux que chez les renards. Les bulles auditives sont un peu plus gonflées que chez le renard européen et comme chez les spécimens de *Nyctereutes procyonoides* que nous avons pu examiner. Sur les deux spécimens de *Nyctereutes sinensis* du MNHN, Paris (Teilhard de Chardin & Piveteau 1930, pl. XVII, fig. 1 et pl. XVIII, fig. 2), les bulles

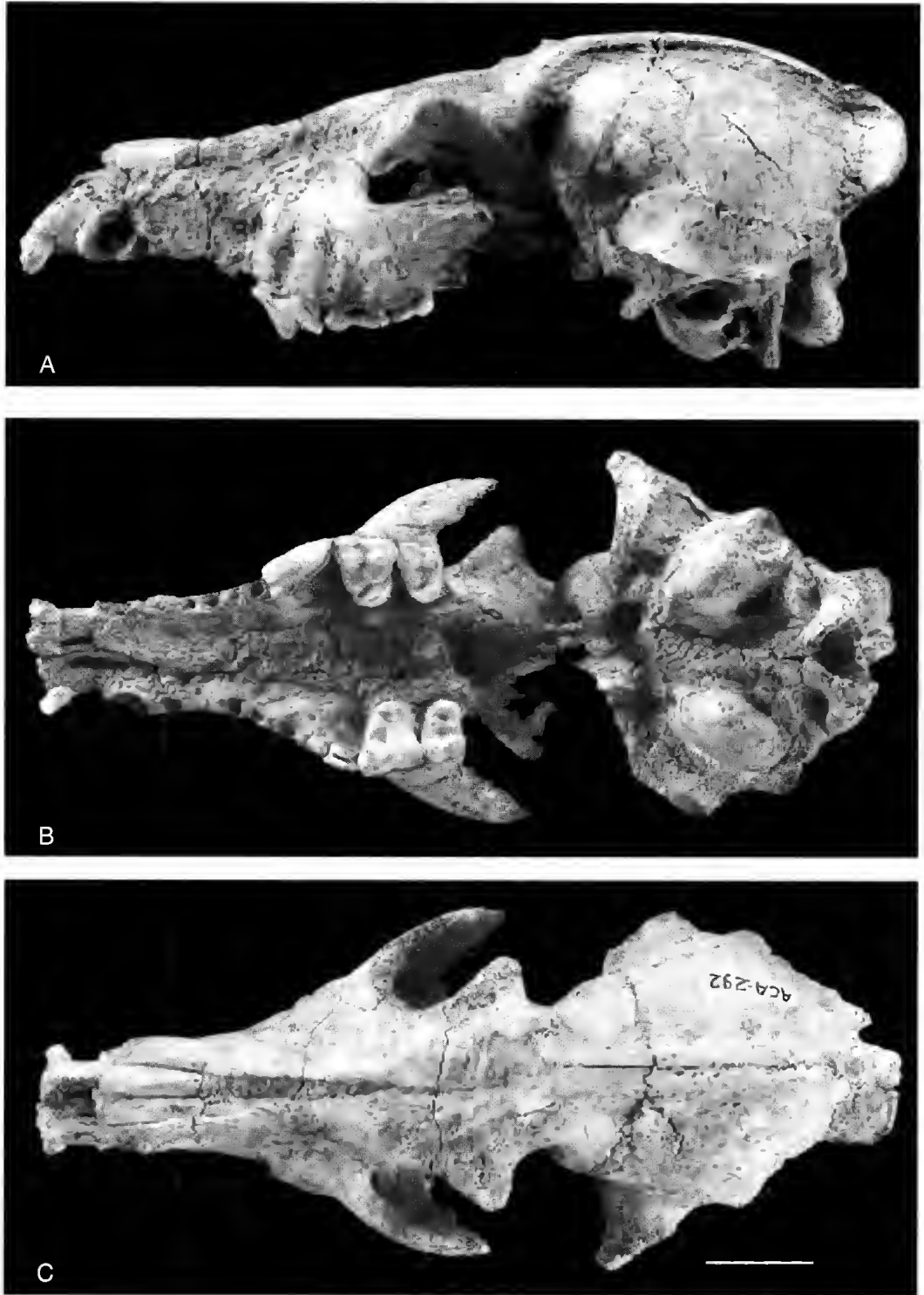


FIG. 3. — *Nyctereutes donnezani* (Depéret, 1890), crâne (ACA-292) ; A, face latérale gauche ; B, face inférieure ; C, face supérieure. Échelle : 2 cm.



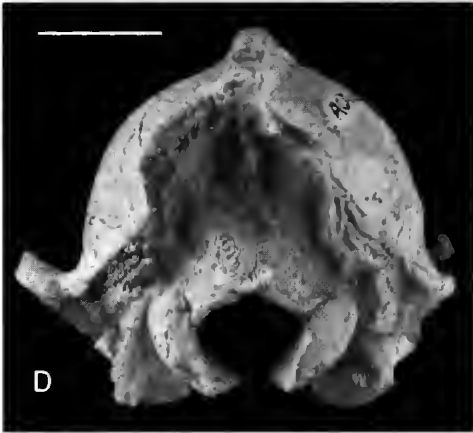


Fig. 3 (suite). — D, face occipitale. Échelle : 2 cm.

sont inégalement développées et cette variation dépasse les variations observables entre le *Nyctereutes* actuel et celui de Çalta. Enfin, l'apophyse paraoccipitale, qui est plaquée contre la face postérieure de la bulle auditive, descend au niveau ou même un peu plus bas que la bulle, c'est-à-dire plus bas que chez *Vulpes vulpes*, le *Nyctereutes megamastoides* (Pomel, 1842) de Perrier, *Nyctereutes sinensis* et *Nyctereutes procyonoides*.

#### Mandibule

Seule la branche horizontale a été conservée. Elle est allongée et relativement basse. Elle porte deux trous mentonniers, l'un au niveau du diastème séparant p1 de p2, l'autre, plus petit, au niveau de l'arrière de p3. Le bord inférieur est légèrement courbe, un peu comme chez *Vulpes vulpes*, mais amorcé en arrière, au niveau de l'insertion du muscle digastrique, une inflexion beaucoup plus accentuée que chez *Vulpes*, mais beaucoup moins que chez les *Nyctereutes* plus récents : *N. megamastoides* de Perrier, de Villaroya (Villalta 1952, pl. IV) ; *N. sinensis* du Nihowan (Teilhard de Chardin & Piveteau 1930, pl. XVIII, fig. 3) ; et la forme actuelle *N. procyonoides*. Cette courbe, convexe, suivie d'une courbe inverse, donc concave, est sensiblement identique à celle que présente le *Nyctereutes donnezani* de Perpignan (Depéret 1890, pl. 3, fig. 5) et de Layna (Soria & Aguirre 1976, fig. 2 et pl. 2, fig. 1). Ce dernier

présente cependant une plus grande accentuation de ces courbes. La forme de Çalta semble intermédiaire. La transformation morphologique commencerait donc entre le niveau de Perpignan et celui de Layna, soulignant la plus grande ancienneté du gisement de Perpignan par rapport à celui de Layna, ainsi que l'ont déjà mentionné Soria & Aguirre (1976).

#### Dentition

I3 est une dent dissymétrique, avec une pointe aiguë placée assez antérieurement. La face antéro-labiale est bombée, la face linguale évasée à la base postéro-lingualement. Une carène aiguë, longitudinale, limite ces deux faces. C'est une dent bien voisine de celle des renards et de *Nyctereutes procyonoides* ; les seules différences (bombement des faces plus accentué) sont à mettre au compte des différences de taille des espèces envisagées.

La canine supérieure a les proportions de celle des renards, de *Nyctereutes sinensis* et du *Nyctereutes donnezani* de Perpignan. Elle est haute, pointue et relativement peu recourbée. Celle de *Nyctereutes procyonoides* est plus étroite, plus courte, moins recourbée en arrière, mais peut-être plus pointue.

P4 est voisine de celle des renards. Elle en diffère par un protocône situé un peu moins en avant, mais dépassant cependant le niveau de l'angle antéro-externe de la dent. De plus, une crête aiguë descend de la pointe du paracône, en avant, tandis que le flanc antéro-externe du paracône est un peu plus bombé. Les P4 de *Nyctereutes donnezani* de Perpignan (Depéret 1890, pl. 3, figs 1, 2) et de Layna (Soria & Aguirre 1976, fig. 3c, pl. 1, figs 1, 3) sont identiques. Celle de *Nyctereutes procyonoides* est du même type, mais le coin antéro-externe du paracône est moins bombé.

M1 est une dent ramassée sur elle-même, presque aussi longue que large. Les tubercules principaux (paracône, métacone, protocône) sont bas. Le métaconule est aussi très développé, mais reste plus bas que le protocône. Un paraconule, plus petit et parfois absent, suivi même parfois d'un pointement accessoire, est à signaler. Le cingulum postéro-lingual se soulève en un tubercule aussi haut que le protocône. Le cingulum labial

TABLEAU 2. — Mesures des dents supérieures et inférieures chez diverses espèces de *Nyctereutes*.

		I3	C	P1	P2	P3	P4	M1	M2
R.1887-572									
<i>N. procyonoides</i>		3,4 × 2,9	4,7 × 3,0	3,4 × 2,3	5,6 × 2,5	6,5 × 3,0	9,8 × 5,0	8,4 × 9,1	5,6 × 5,4
PERRIER	Tête	—	—	—	—	—	12,5 × 6,2	9,9 × 10,8	6,5 × 7,6
<i>N. megamastoides</i>	Max. g.	—	—	—	6,8 × 3,0	8,6 × 3,3	12,8 × 6,4	10,9 × 11,9	7,5 × 8,8
ÇALTA	ACA-292	5,4 × 4,6	—	—	—	—	15,0 × 7,7	11,4 × 12,9	8,3 × 10,0
<i>N. donnezani</i>		—	—	—	—	—	—	11,4 × 13,0	8,3 × 10,1
	ACA-291	—	8,5 × 4,8	—	—	—	14,3 × 7,1	12,3 × 13,6	8,6 × 9,5
		—	—	—	—	—	15,1 × 7,1	—	—
	ACA-197	—	—	—	—	—	—	11,8 × 13,0	—
	ACA-296	—	—	—	—	—	—	11,6 × 13,3	—
	ACA-300	—	8,1 × 4,95	—	—	—	—	—	—
	ACA-902	—	—	—	—	—	—	12,4 × ?	—
	ACA-298	—	—	—	—	—	15,0 × 6,6	—	—
	ACA-357	—	—	—	—	—	13,0 × 6,0	—	—
PERPIGNAN									
<i>N. donnezani</i>	Moulage	—	—	—	—	—	12,8 × 6,4	9,8 × 11,1	—
VENTA DEL MORO									
<i>N. donnezani</i>		—	—	—	—	9,0 × 3,0	15,0 × 6,5	11,3 × 12,3	7,2 × 9,3

		c	p1	p2	p3	p4	m1	m2	m3
R.1887-572		5,3 × 3,3	3,1 × 1,85	5,0 × 2,4	3,75 × 2,6	6,9 × 3,3	12,0 × 5,15	7,2 × 4,15	2,4 × 2,2
PERRIER		—	—	6,5 × 2,8	7,8 × 2,9	9,1 × 3,7	14,3 × 5,8	8,9 × 5,0	4,8 × 3,7
<i>N. megamastoides</i>									
ÇALTA	ACA-904	—	—	8,55 × 3,5	9,0 × 3,6	10,3 × 4,5	18,2 × 7,5	10,4 × 7,2	5,2 × 4,55
	ACA-295	8,5 × 4,95	4,2 × 2,6	? × 3,6	8,8 × 3,6	—	—	—	—
	ACA-294	—	—	—	—	10,0 × 4,2	16,0 × 6,6	9,4 × 6,15	—
	ACA-299	7,9 × 5,4	—	—	—	—	—	—	—
	ACA-903	—	—	—	—	—	15,4 × 7,1	—	—
PERPIGNAN	Moulage	—	4,1 × 2,5	7,3 × 3,2	8,3 × 3,1	—	—	8,7 × 5,85	—
<i>N. donnezani</i>	<i>idem</i>	—	—	—	8,3 × 3,6	10,5 × 5,0	17,3 × 7,6	9,0 × 7,2	—

est fortement marqué. Cette dent diffère de celle de *Vulpes* par sa moindre largeur, due au raccourcissement de la distance paracône-protocône et de la fosse centrale. Le métaconule est aussi bien plus développé que chez *Vulpes*. La M1 des *Canis* sauvages est plus différente, avec un plus grand diamètre transversal et la face linguale de l'ensemble paraconide-métaconide formant un tranchant beaucoup plus important au-dessus de la fosse centrale.

M2 est, comme M1, raccourcie transversalement

par rapport à *Vulpes* et *Nyctereutes tingi* Tedford et Qiu, 1991.

La canine inférieure est un peu plus longue et moins haute que chez *Vulpes*. Celle de la forme actuelle de *Nyctereutes* est encore plus courte et plus pointue, par effacement de la paroi linguale. p1 est unradiculée, étroite, piquante. La pointe est plus haute que chez *Vulpes* et *Canis*.

p2 est biradiculée, longue, étroite, piquante. La face antérieure est rectiligne. Il n'y a ni renflement cingulaire antérieur ni postérieur, à la

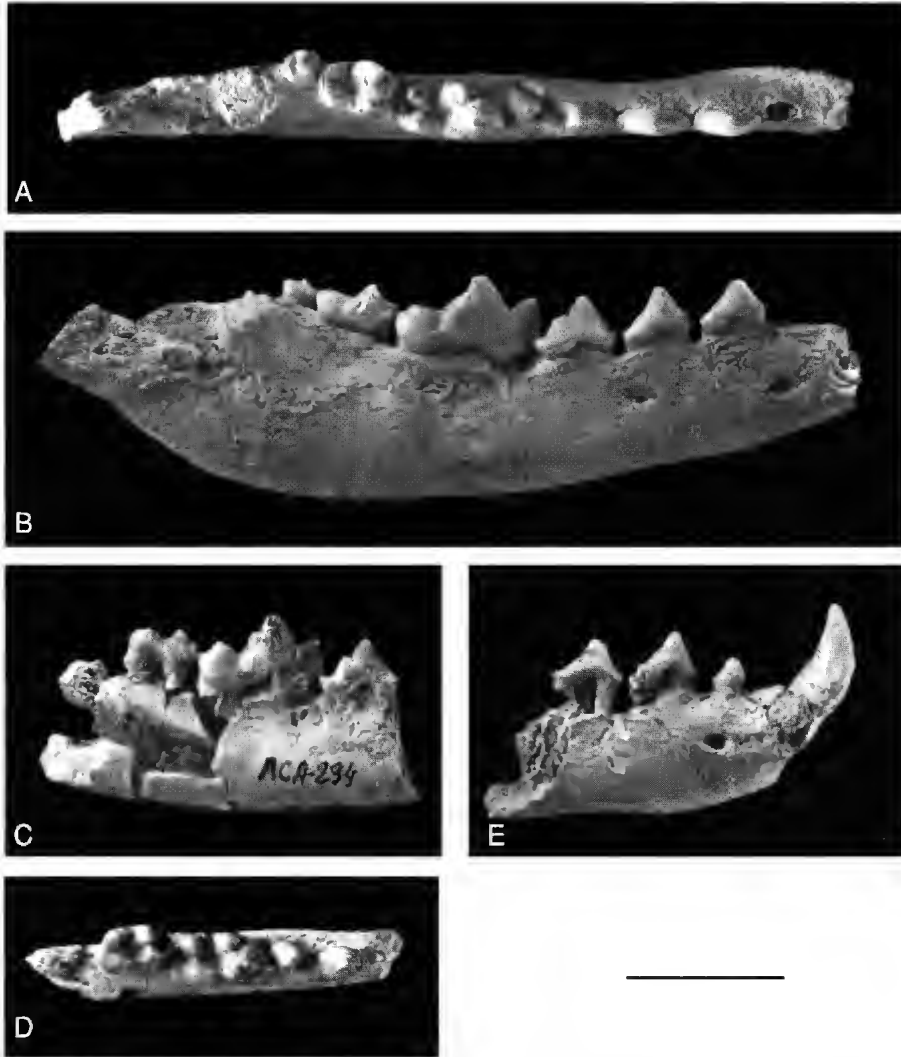


FIG. 4. — *Nyctereutes donnezani* (Depéret, 1890), hémimandibule droite ; **A, B**, ACA-904 ; **A**, face occlusale ; **B**, face labiale ; **C, D**, ACA-294 ; **C**, face labiale ; **D**, face occlusale ; **E**, ACA-295, face labiale. Échelle : 2 cm.

différence de *Vulpes* et *Canis*. Chez la forme actuelle de *Nyctereutes*, la dent est un peu plus haute et un petit relèvement cingulaire s'est développé, tant à l'avant qu'à l'arrière.

p3 est bâtie sur le même modèle que p2, mais est un peu plus développée et plus longue.

p4 est encore un peu plus grande, et possède en plus une cuspide accessoire en arrière du protoconide. Il apparaît aussi un début de cingulum postérieur et postéro-lingual.

m1 est allongée et a sensiblement les proportions de celles des renards, mais le trigonide est plus

bas. Les tubercules principaux du talonide (hypoconide et entoconide) sont nettement plus épais que chez *Vulpes*, réduisant le creux talonidien. L'hypoconide est en position arrière comme chez *Vulpes* et *Canis*. Par contre, l'entoconide est un peu plus avancé ; la place existe cependant encore pour un « pré-entoconide ». En arrière, entre les faces internes (par rapport à l'axe longitudinal de la dent) de l'hypoconide et de l'entoconide existe un petit post-cingulum. La dent homologue du *Nyctereutes* de Perpignan semble identique.

m2 est très allongée, subrectangulaire, basse mais

ses éléments ne sont pas régressés. Le métaconide est bien développé, au bord même de la face linguale. Il est un peu plus haut et un peu plus en arrière que le protoconide. En avant, une crête courbe relie ces deux cuspidés. Sur cette crête s'individualise un paraconide bas. L'hypoconide est allongé et bien pointu. Lingualement, une crête un peu oblique montre un entoconide et un pré-entoconide petits mais bien formés. À l'angle antéro-labial de la dent, un très fort cingulum basilaire se soulève en une véritable lame. Cette m2 évoque de très près celle de *Vulpes* avec son allongement, la forme et la position du protoconide et du métaconide ainsi que l'extraordinaire développement du cingulum antéro-externe. Elle en diffère cependant par le plus grand développement du paraconide et du talonide (elle est plus longue par rapport à m1 que chez *N. tingi*). m3 est toute petite, oblongue avec un protoconide dominant et une muraille linguale sur laquelle se dresse un petit métaconide vestigial.

#### *Squelette appendiculaire*

Deux fragments de cubitus ont été retrouvés. Le plus important comporte les deux tiers proximaux de l'os. La morphologie, les proportions générales et l'emplacement des insertions ligamentaires et musculaires sont très voisins de ceux de *Vulpes*. Les insertions des muscles *supinator brevis*, *pronator teres*, *flexor digitorum profundus* et *biceps brachialis* sont les mêmes que chez *Vulpes* et assez différentes de chez *Canis*. Les proportions générales de l'os indiquent un radius aussi allongé que celui des renards, alors que celui de *Nyctereutes* actuel est proportionnellement beaucoup plus court.

L'astragale est par ses proportions identique à celui du *Nyctereutes megamastoides* de Perrier. Celui de *Nyctereutes procyonoides* est beaucoup plus court, par réduction du col de l'os. Au contraire, celui de *Vulpes* est plus allongé, par allongement du col.

#### DISCUSSION

Classiquement, on admet que *Nyctereutes donnezani* apparaît en Europe au Ruscinién. Cependant, Morales & Aguirre (1976) ont signalé *Nyctereutes* cf. *donnezani* à Venta del Moro, dans la dernière zone du Turolien, à la MN13. Ils

n'ont pas osé attribuer leur matériel à un véritable *Nyctereutes donnezani*, en raison des mesures et des proportions un peu différentes du matériel-type de Perpignan. Mais notre assez riche matériel de Çalta montre une variabilité individuelle qui englobe nettement celui de Venta del Moro. Aussi nous nommerons *Nyctereutes donnezani* ce dernier matériel. En conclusion l'espèce apparaît bien à la MN13.

Famille HYAENIDAE Gray, 1869

Genre *Chasmaporthetes* Hay, 1921

ESPÈCE-TYPE. — *Chasmaporthetes ossifragus* Hay, 1921.

*Chasmaporthetes kani* Galiano et Frailey, 1977  
*Chasmaporthetes kani anatolicus* n.ssp.  
 (Figs 5, 6)

HOLOTYPE. — Fragment de mandibule (ACA-303) avec c-m1.

ÉTYMOLOGIE. — Du plateau anatolien, où se trouve le gisement de Çalta.

MATÉRIEL ET MESURES (en mm). — P3 g (ACA-913) : 23,2 × 14,2.

P4 g (ACA-354) : ? × (19).

i3 g (ACA-914) : 5,7 × 5,9.

Hémimandibule g avec c-p4, type de la sous-espèce, (ACA-303) : p2 g (17,8) × (9,6) ; p3 g 20,1 × 11,1 ; p4 g 24,1 × (11,4).

m1 g (ACA-304) : 24,7 × 10,6.

L'ensemble du matériel semble nettement avoir appartenu à un même individu.

DIAGNOSE. — *Chasmaporthetes* voisin de *C. kani kani*, s'en distinguant par des prémolaires inférieures à denticle principal plus bas, paraconide de p3 plus développé, m1 à entoconide et entoconulide individualisés.

#### DESCRIPTION

Toutes les dents sont très fraîches. À part la m1, aucune ne porte de trace d'usure. Celles de la m1 sont elles-mêmes très petites. La canine et les prémolaires inférieures ne sont pas encore sorties de l'os mandibulaire. Lors de sa mort, l'animal devait porter encore des prémolaires de lait et, des dents définitives inférieures, seule la carnassière devait être en place.

P3 est pointue, large et légèrement allongée. Le denticule principal est haut et sa pente antérieure forte. Le denticule accessoire antérieur est réduit à un renflement de type cingulum. Le denticule accessoire postérieur est plus important. Il est suivi d'un léger cingulum. La dent est nettement renflée à la base, au niveau de la racine linguale. Le cingulum est bien marqué à cet emplacement. Plus en avant, le cingulum a disparu et la dent est nettement plus étroite. Cette dent se distingue de celle de *Chasmaporthetes kani kani* de Malancun (Qiu Zhan-Xiang 1987, pl. 2, fig. 1) par sa pointe principale plus basse et un plus grand élargissement au niveau de la racine linguale. Son profil occlusal se rapproche plus de celui du type d'*Euryboas bielauuskyi* de Perrier (Schaub 1941, pl. 18, fig. 5) dont elle diffère cependant par un protocône moins élevé et un denticule accessoire postérieur plus allongé.

P4 est incomplète, brisée au niveau de la gorge qui sépare le paracône du métacône. Ce dernier élément manque. Le paracône est haut, pointu et précédé par un parastyle bien marqué, haut et pointu aussi. Le protocône est beaucoup plus bas, pointu lui aussi et relativement rond à la base. Sa position est avancée. Son bord antérieur se trouve exactement au niveau du bord antérieur du parastyle. Il n'y a pas de différence sensible avec la P4 de *Chasmaporthetes kani kani*. Sur le maxillaire-type de *Chasmaporthetes kani* (Galiano & Frailey 1977, fig. 1B), le protocône de la P4 droite est plus développé transversalement que son symétrique du côté gauche.

i3 est pointue et très fortement dissymétrique, par adjonction d'un denticule accessoire distal. Ce denticule est bien formé et nettement plus séparé de la cuspidé principale que chez *Hyaena brunnea* Thunberg, 1920. De même, le fort renflement de la base de la dent du côté lingual est beaucoup plus important que chez la hyène rayée. Par contre, la i3 de la hyène tachetée *Crocuta crocuta* (Erxleben, 1777) montre un denticule accessoire distal bien formé, indépendant de la cuspidé principale, et un renflement basolingual très fort. Ces deux éléments sont cependant bien moins marqués que chez notre hyaenidé de Çalta. D'après la figure de Qiu Zhan-Xiang (1987, pl. 2, fig. 2), la i3 de *Chasmaporthetes kani kani* de Malancun semble

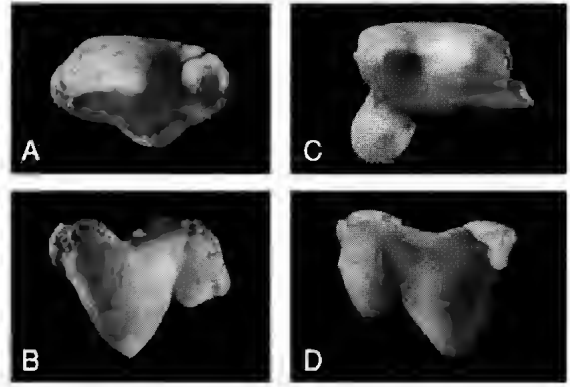


FIG. 5. — *Chasmaporthetes kani anatolicus* n.ssp. ; A, B, P3 g (ACA-913) ; A, face occlusale ; B, face labiale ; C, D, P4 g (ACA-354) ; C, face occlusale ; D, face labiale. Échelle : 2 cm.

beaucoup plus proche de celle de *Hyaena brunnea*, par effacement, ou faiblesse, du denticule latéral et du renflement cingulaire lingual.

De la canine inférieure non sortie du corps de l'os, on ne voit que la partie linguale de la pointe, avec le début de la forte carène antéro-linguale et le bombement de la face linguale. Elle ne diffère pas sur ces points des autres Hyaenidae et en particulier de *Chasmaporthetes kani kani*.

p2 est relativement haute et étroite, pointue et dotée à l'arrière d'un denticule accessoire assez haut, suivi d'un cingulum. Le renflement basilaire antérieur est insignifiant. Elle diffère de son homologue de *Chasmaporthetes kani kani* de Chine par sa pointe principale moins haute, à pente antérieure moins raide et par le développement plus important du cingulum basal arrière.

p3 est aussi, comme chez les autres *Chasmaporthetes* et *Euryboas* Schaub, 1941, une dent nettement plus étroite que chez les autres Hyaenidae. Elle comporte une pointe principale très proéminente, un denticule antérieur net, un denticule postérieur plus haut, plus long, suivi d'un net cingulum basal. La pointe principale est moins haute que chez *Chasmaporthetes kani kani*, mais le denticule antérieur accessoire est plus développé. La partie arrière de la dent semble identique : même développement du denticule accessoire postérieur ; même développement du cingulum basal. Ce cingulum donne même du côté lingual un épaissement en forme de cône

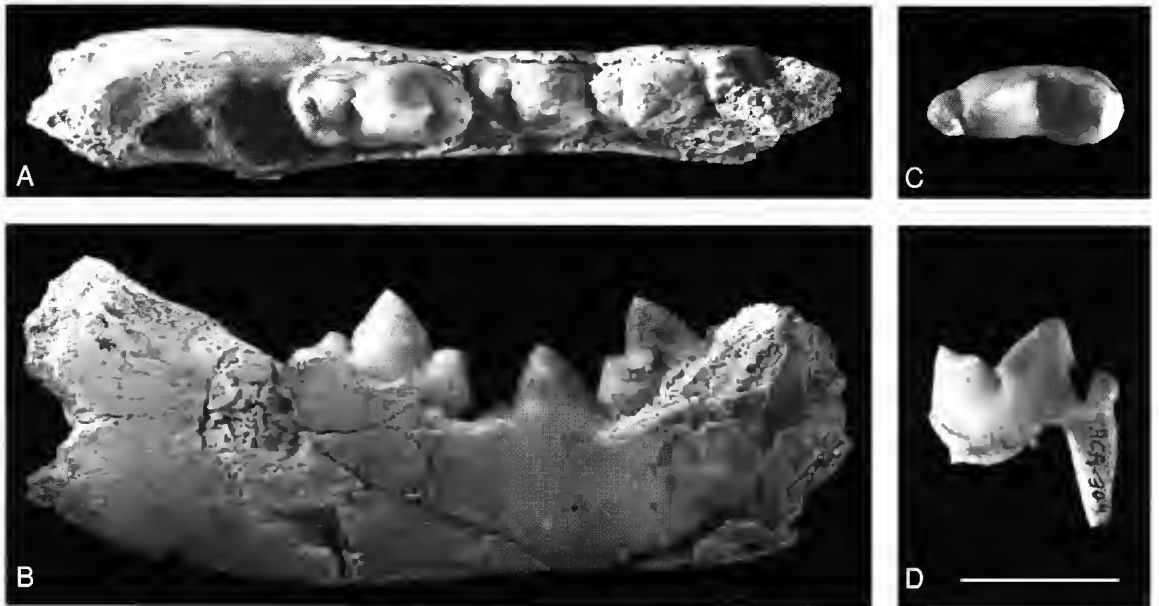


Fig. 6. — *Chasmaporthetes kani anatolicus* n.ssp. : A, B, hémimandibule gauche (ACA-303) ; A, face occlusale B, face linguale ; C, D, m1 g (ACA-304) ; C, face occlusale ; D, face labiale. Échelle : 2 cm.

allongé, comme on le devine sur une mandibule de *Chasmaporthetes kani kani* de Malancun figurée par Qiu Zhan-Xiang (1987, pl. 2, fig. 2).

p4 est formée sur le modèle de p3, mais est plus forte, plus grande et montre un plus grand développement des denticules accessoires et du cingulum distal. Par rapport à la p4 de *Chasmaporthetes kani kani*, ces trois éléments accessoires sont un peu plus développés.

m1 est allongée et relativement basse. Le paraconide et le protoconide ont un développement sensiblement égal. Il n'y a pas trace de métaconide et le talonide est simple et subsymétrique, formé d'un hypoconide central, allongé, bas, d'un minuscule entoconide et d'un entoconulide encore plus petit. Ce n'est ni la structure exacte de *Chasmaporthetes kani kani* ni celle de *Chasmaporthetes kani progressus* (Qiu Zhan-Xiang 1987, fig. 6).

#### DISCUSSION

L'étroitesse des prémolaires inférieures du hyacnidé de Çalta le rend compatible avec les genres *Chasmaporthetes*, *Euryboas*, *Lycaena* Hensel, 1862 et *Hyacnictis* Gaudry, 1861. L'importance des denticules accessoires de ces mêmes prémo-

laires et la structure simple, subsymétrique du talonide de m1 écartent toute possibilité d'attribution aux deux derniers genres cités. Il restent donc *Euryboas* et *Chasmaporthetes*. Ces deux genres sont très proches l'un de l'autre. Parmi les différences retenues par les auteurs (Galiano & Frailey 1977, essentiellement), la principale paraît être la perte de P1 chez *Euryboas* tandis que la même dent s'élargit chez *Chasmaporthetes*. Ce caractère paraît assez illusoire, car la P1 peut manquer chez *Chasmaporthetes*, comme on peut le constater sur le palais-type de *Chasmaporthetes kani* dont le côté droit porte une P1 et le côté gauche en est dépourvu (cf. Galiano & Frailey 1977, fig. 1B). Les autres caractères de différenciation entre les deux genres résident dans les proportions des éléments des prémolaires inférieures. Chez *Chasmaporthetes*, les p2, p3, p4 ont un paraconide (denticule antérieur accessoire) plus important. De plus, selon Galiano & Frailey, le protocone de P4 est un peu plus réculé. C'est vrai sur l'espèce-type *Chasmaporthetes ossifragus* et sur la P4 gauche du maxillaire de *Chasmaporthetes kani*, mais d'autres spécimens de cette dernière espèce montrent un protocone en position plus avancée, comme par exemple sur la

P4 droite du maxillaire-type de *Chasmaporthetes kani* ou le palais V 7277 de la même espèce figuré par Qiu Zhan-Xiang (1987 pl. 1, fig. 1a). Il reste tout de même que sur le maxillaire-type d'*Euryboas hielauskyi* Schaub, 1941 il n'y a, sur la face antérieure de P4, aucune anse, aucun golfe séparant le parastyle du protocône, alors qu'il en existe toujours un chez *Chasmaporthetes*. Ce caractère et la force du paraconide sur p2-p4 sont-ils vraiment des caractères génériques ? Ce premier caractère (position du protocône de P4) semble avoir une valeur générique, les autres n'ayant qu'une valeur de caractère spécifique.

Notre Hyaenidae de Çalta, dont la P4 comporte une très nette concavité sur le bord de sa face antérieure entre le protocône et le parastyle et dont le paraconide de p3 est bien individualisé est à rapporter au genre *Chasmaporthetes*. À l'intérieur de ce genre, c'est avec l'espèce *Chasmaporthetes kani* que les ressemblances sont les plus fortes. Les seules différences notables sont, pour la forme de Çalta, une p2 moins haute, à pente antérieure du protoconide moins raide et à hypoconide un peu plus important, une p3 moins haute et à paraconide plus développé, un p4 à pointes accessoires très légèrement plus importantes et une m1 à talonide un peu différent, avec un plus grand développement de l'entoconide et de l'entoconulide. Ces différences sont bien faibles et ne semblent pas dépasser en importance celles qui séparent *Chasmaporthetes kani kani* de *Chasmaporthetes kani progressus* Qiu Zhan-Xiang, 1987. C'est pourquoi nous considérerons le hyaenidé de Çalta comme une sous-espèce particulière – et nouvelle – de *Chasmaporthetes kani*.

Famille FELIDAE Gray, 1821

Genre *Lynx* Kerr, 1792

ESPÈCE-TYPE. — *Felis lynx* Linné, 1766.

*Lynx issiodorensis* (Croizet et Jobert, 1828)

(Fig. 7A-H)

*Felis issiodorensis* Croizet et Jobert, 1828

MATÉRIEL ET MESURES (en mm). — I3 g (ACA-907) :

4,4 × 6,4.

C d (ACA-908).

P4 d (ACA-909) : 19,3 × 9,95.

Hémimandibule d avec c, p3, p4, m1 (ACA-910) :

p3, 11,3 × ? ; p4, 13,6 × ? ; m1, 15,9 × 7,0.

Hémimandibule d avec p3-m1 (MTA, Ankara, AKC-133) :

p3, 10,0 × 5,2 ; p4, 12,2 × 5,7 ; m1, 13,9 × 6,4.

d3 g (ACA-348) ; 8,7 × 3,3.

p4 d, fragment postérieur (ACA-911).

p4 g, fragment antérieur (ACA-912).

m1 g (ACA-910) : 15,9 × 6,9.

Cubitus g proximal (ACA-186) : DT × DAP au niveau de l'apophyse coronéide, 19,0 × 28,2.

#### DESCRIPTION

La I3 de Çalta est typique des *Felis* de petite et moyenne taille. Elle est épaisse, pointue, très fortement dissymétrique. La face labiale, orientée antéro-externe, est bombée et moins haute mésialement que distalement. Elle est formée d'une lame labiale prédominante et d'un cingulum lingual beaucoup plus bas. La lame labiale occupe toute la face labiale, où elle est bombée et moins haute mésialement que distalement. Cette face labiale est limitée de la face linguale de la lame par deux crêtes très dissymétriques qui se rejoignent à la pointe de la dent, laquelle est en position plus médiale que distale. Intérieurement, le cingulum, mince, forme en avant une pointe qui se continue en arrière, tourne et rejoint l'extrémité distale de la crête distale de la face labiale.

La canine supérieure est un croc à peu près droit, épais, formé d'une face labiale très bombée et d'une face linguale bombée beaucoup plus faiblement. Ces deux faces sont limitées par deux crêtes assez acérées. La face labiale est marquée par deux forts sillons très rapprochés l'un de l'autre. Cette dent est presque identique à celle des *Lynx* actuels.

La carnassière supérieure, P4, est aussi très voisine de celle des *Lynx* actuels. Elle est formée d'un paraconé pointu et dominant, d'un méta-style mince et allongé, d'un protocône très bas, ponctiforme et en position très antérieure. En avant de la crête antérieure du paraconé se dresse un petit parastyle pointu. Un petit pointement accessoire se trouve en contrebas du parastyle, formant l'angle antéro-labial de la dent. Ce pointement accessoire est légèrement plus développé que sur la P4 du crâne-type de l'espèce.

Comme chez les *Lynx*, la mandibule est relativement étroite et l'angle mentonnier est net. Deux trous mentonniers existent, l'un sous le diastème post-canine, l'autre, presque aussi important, sous la p3.

La canine inférieure, incomplète, est bien pointue et courte à sa base, comme chez les *Lynx*, plus courte à sa base que chez les *Panthera* Oken, 1816, et de morphologie similaire. Sa face labiale est marquée d'un fort sillon longitudinal. Un court diastème sépare la canine de la p3.

p3 est incomplète à la base. Elle est proportionnellement plus étroite et gracile que la p3 des *Lynx* actuels et du *Felis issiodorensis* de Perrier-les-Étouaires. Le protoconide est dominant. Il est plus abrupt à l'arrière qu'à l'avant. À son pied antérieur se trouve une pointe accessoire (paraconide) basse. En arrière, un hypoconide est bien individualisé, étroit et très proche du protoconide. On ne distingue pas sur le spécimen si l'hypoconide était ou non suivi d'un cingulum.

p4 est allongée et dominée par un protoconide pointu. Le paraconide est bien formé, petit, bas. L'hypoconide est en position relativement labiale. Il est suivi d'un cingulum plus important lingualemment que labialement. Cette dent est très proche de celle du *Felis issiodorensis* décrit par Croizet & Jobert (1828, pl. V, fig. 4).

m1 est nettement du type des *Felis issiodorensis* du Villafranchien ; le paraconide est un peu plus court et un peu plus bas que le protoconide, qui est suivi d'un métaconide vestigial, flanqué, à la base de son arête postérieure et légèrement vers l'intérieur, d'un petit renflement qui correspond au reste du cingulum distal. Le développement de ces deux éléments est aussi faible que dans le type de *Felis issiodorensis*.

La d3 conservée est une élégante petite dent, haute, piquante, étroite et plus longue que haute. Le protoconide, dominant, est élevé et pointu ; son arête antérieure descend abruptement et, à part la région apicale, est rectiligne ; son arête postérieure montre de profil une assez forte convexité. En avant se trouve, bien isolée, une pointe qui correspond au paraconide. Ce paraconide est bas, mais bien développé et bien individualisé. En arrière de la pointe principale se trouvent deux pointes alignées. L'une, dite habituellement deutéroconide, correspond à l'hypo-

conide et l'autre à la partie postérieure, axiale, du cingulum distal. L'hypoconide est bien détaché du protoconide, deux fois plus bas que cette pointe, mais cependant un peu plus élevé que le paraconide. La pointe postérieure, ou pointe cingulaire, est bien plus basse ; son sommet forme un petit tranchant orienté longitudinalement. Les deux axes longitudinaux de la dent, l'un reliant le protoconide au paraconide, l'autre reliant le protoconide à l'hypoconide et à la pointe cingulaire postérieure, forment entre eux un angle très ouvert. En vue occlusale, la partie antérieure de la dent est aussi large au niveau du paraconide que du protoconide ; la partie postérieure est de même largeur au niveau du protoconide que de l'hypoconide, mais l'arrière de la dent se trouve réduit en pointe par l'existence d'un chanfrein oblique (inhabituelle chez les carnivores) situé à l'angle postéro-lingual de la dent. Ce chanfrein devait toucher la face antéro-labiale du paraconide de la d4 et indique une nette étroitesse de l'os mandibulaire à ce niveau.

#### *Squelette appendiculaire*

Le cubitus est pratiquement identique à ceux du *Lynx issiodorensis* du gisement des Étouaires à Perrier (Puy-de-Dôme). La taille et les principales caractéristiques anatomiques sont les mêmes. C'est un os long et étroit, avec deux cavités sigmoïdes relativement étroites. L'olécrane est long et haut, avec une tubérosité antéro-externe plus épaisse en position plus antérieure que la tubérosité antéro-interne. L'apophyse coronoïde se termine par une petite lèvre qui pique vers le bas. Sur la face externe, le bord postérieur de l'os est en net relief au-dessus du plan de la surface d'insertion du muscle *extensor indicis* depuis le niveau du milieu de la grande cavité sigmoïde, jusque vers le milieu de la longueur de l'os où ce rebord est plus plat et domine la surface d'insertion du muscle *extensor ossi metacarpi pollicis*.

En vue antérieure, l'os est pincé juste sous le niveau de l'apophyse coronoïde, puis est relativement large au niveau du ligament inter-osseux.

Sur la face interne, l'empreinte, arquée et très étroite, de l'attache du muscle *biceps brachialis* est bien marquée par une petite crête en relief. On notera que toutes ces caractéristiques, tant morphologiques que dimensionnelles, sont celles du



cubitus de *Pseudaelurus quadridentatus* (Blainville, 1843) de Sansan (Ginsburg 1961, fig. 59-6) et que le cubitus du *Lynx issiodorensis* de Çalta ne diffère que par la taille de celui du *Pseudaelurus lorteti* Gailard, 1899 de Sansan et d'Artenay.

#### DISCUSSION

Comme on vient de le voir, le *Lynx* de Çalta ressemble dent par dent au *Felis issiodorensis* de la montagne de Perrier. La seule différence notable réside dans l'étréitesse de p3. Mais ce caractère n'a ici pas grande signification, car sur les différents spécimens des Étouaires, c'est justement la p3 qui montre la plus grande variété morphologique. La p3 de la figure 2 de la planche 5 de Croizet & Jobert (1828) est plus haute, plus courte et beaucoup plus mince à l'avant que celle de la figure 5 de la même planche, qui est d'ailleurs mal dessinée, le dessinateur ayant eu tendance à la doter d'un protoconide plus court et plus pointu que dans la réalité.

La pièce la plus intéressante et la plus originale du lot de Çalta est sans doute la d3 car c'est la première fois qu'une telle dent est retrouvée chez cette espèce. Elle ressemble à la p4 des *Pseudaelurus* Gervais, 1848-1852 et des *Felis* de moyenne taille, en particulier la P4 du *Lynx pardina* (Temnick, 1827) de la grotte de l'Observatoire (Boule 1910, pl. XXXII, figs 10-12) et du *Lynx spelea* (Boule, 1906) de la grotte de l'Escale (Bonifay 1971, figs 62, 64), ainsi que la p4 du *Lynx caracal* (Schreber, 1776) et du *Felis serval* Schreber, 1776 actuels. Elle s'en distingue principalement par sa pointe principale plus courte. Elle est aussi nettement plus étroite et, proportionnellement, la pointe antérieure (paraconide) est un peu plus développée. Ses proportions sont celles de la d3 de *Panthera parvus incurva* Ewer, 1956 de Swartkians (Pléistocène du Transvaal, Afrique du Sud) figurée par Ewer (1956). La détermination de Ewer n'est pas contestable car la d3 est en connexion avec une d4 caractéristique, sur un fragment de mandibule.

Comme Viret (1954) l'a noté, le *Felis* sp. de Nihowan figuré par Teilhard de Chardin & Piveteau (1930, pl. XXI, fig. 3) est identique aux pièces des Étouaires et appartient donc au même taxon.

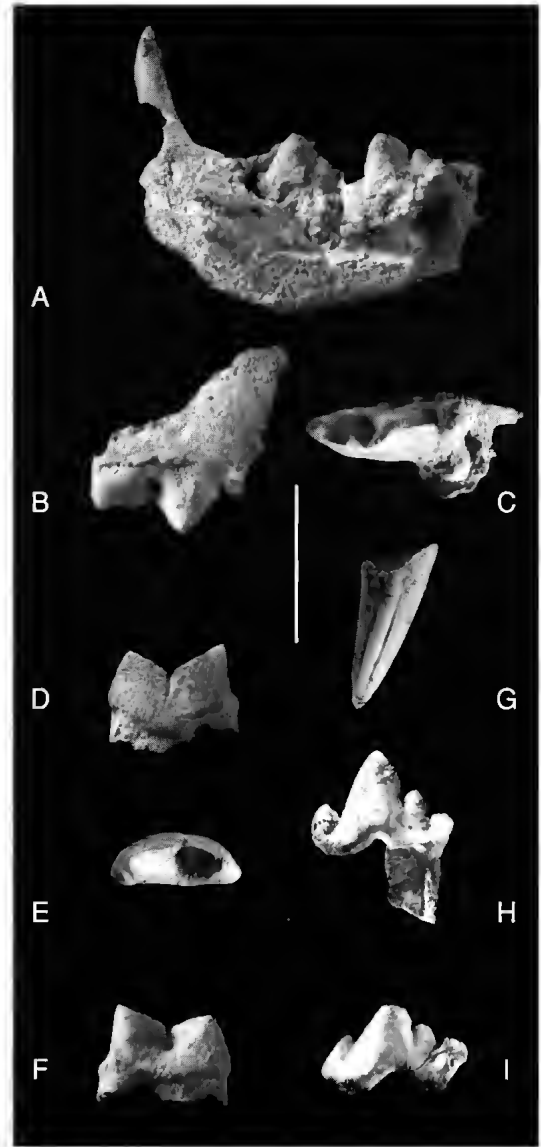


FIG. 7. — A-G *Lynx issiodorensis* (Croizet et Jobert, 1828) : A, némandibule droite (ACA-910), face linguale ; B, C, P4 d (ACA-909) ; B, face labiale ; C, face occlusale ; D-F, m1 g (ACA-910) ; D, face labiale ; E, face occlusale ; F, face linguale ; G, canine supérieure gauche (ACA-908), face labiale ; H, d3 gauche (ACA-348), face labiale ; I, *Machairodus giganteus* (Wagner, 1848), p3 g (ACA-351) face labiale. Echelles : A-G 1, 2 cm ; H, 1 cm.

L'intérêt des pièces de Çalta est de confirmer la longévité de l'espèce *Lynx issiodorensis* puisqu'elle est maintenant connue du Ruscinién inférieur (MN14) de La Gloria 4 et La Calera dans le bas-

sin de Teruel (Alcala 1994) au Villafranchien moyen de Saint-Vallier-sur-Drôme et de La-Puebla de Valverde (Kurten & Crusafont 1977) dans le MN17.

Sous-famille MACHAIRODONTINAE Gill, 1872  
Genre *Machairodus* Kaup, 1833

ESÈCE-TYPE. — *Ursus cultridens* Cuvier, 1824.

*Machairodus giganteus* (Wagner, 1848)  
(Fig. 71)

*Felis gigantea* Wagner, 1848.

MATÉRIEL ET MESURE (en mm). — p3 gauche, moitié externe (ACA-331) : L 17.9.

RÉPARTITION. — *Machairodus giganteus* est connu de la Chine à l'Espagne au Turolien. De Beaumont (1975, fig. 13) fait monter l'espèce dans l'Astien, c'est-à-dire dans le Ruscinién.

#### DESCRIPTION

De cette dent, fendue longitudinalement, seule la moitié labiale a été retrouvée. La dent est dominée par le protoconide qui est long à la base, relativement haut et incliné vers l'arrière. En avant, le tubercule accessoire antérieur (paraconide) est plus de la moitié plus bas. Il est incliné vers l'arrière. En arrière du protoconide, le tubercule accessoire postérieur (ou deutéroconide, ou hypoconide) est plus haut et moins long que le paraconide. Il est suivi par le cingulum postérieur qui, vu de profil, est aussi long que le deutéroconide. Une amorce de cingulum labial existe à la partie antérieure de la base du protoconide. En vue occlusale, la dent est renflée à ce niveau, et le bord externe du paraconide est très oblique par rapport au bord externe du reste de la dent, qui est subrectiligne.

#### DISCUSSION

Par ses proportions, le nombre et l'importance de ses constituants, cette dent appartient bien à un Machairodontinae. Elle ressemble à une P3 mais s'en distingue aisément par l'importance de son tubercule antérieur et aussi celui de son cingulum postérieur. Elle s'écarte aussi nettement des p4 de Machairodontinae par l'inclinaison de son

protoconide et la moindre hauteur tant du paraconide que du cingulum postérieur. Elle convient, par contre, fort bien en tant que p3. De Beaumont (1975) a montré que la p3 de *Machairodus giganteus* était une dent assez variable tant par sa taille que par les proportions de ses constituants. Le paraconide est souvent presque inexistant, comme sur la mandibule de Chine attribuée à *Machairodus palanderi* Zdansky, 1924 par Zdansky (1924, pl. XXVI, fig. 2), celles de Pikermi figurées par de Beaumont (1975, fig. 6c, d) ou celle de Pavlodar figurée par Orlov (1936, pl. I, fig. 3). Mais la p3 de la mandibule de Samos figurée par de Beaumont (1975, fig. 6f) et surtout celle de Los Mansuetos figurée par Morales & Soria (1979, pl. I, fig. 5) lui sont presque superposables. L'espèce voisine *Machairodus aphanistus* (Kaup, 1833) est moins bien représentée, mais les deux mandibules figurées par de Beaumont (1975, pls I, II) et provenant des sables à *Dinotherium* des environs de Darmstadt montrent des p3 sensiblement identiques entre elles et différentes de la p3 de Çalta par un paraconide nettement plus petit et un cingulum postérieur bien plus court. Morphologiquement, notre dent s'accorde donc mieux avec *Machairodus giganteus*. La taille s'inscrit bien dans les limites de variation de cette espèce qui, toujours d'après de Beaumont (1975, fig. 12), oscillent entre les extrêmes de 15 mm à 26 mm pour la longueur.

La p3 de la mâchoire récoltée au mont Lubéron par Gaudry (1873, pl. II, fig. 1) montre un protoconide identique mais une pointe antérieure plus longue et moins inclinée vers l'arrière ainsi qu'un deutéroconide moins haut et un cingulum postérieur moins développé.

#### CONCLUSIONS

L'étude des carnivores de Çalta a permis d'obtenir les résultats suivants :

1. La liste de ces carnivores s'établit ainsi :

#### CANIDAE

*Vulpes galaticus* n.sp.

*Nyctereutes donnezani* (Depéret, 1890)

## HYAENIDAE

*Chasmaporthetes kani anatolicus* n.ssp.

## FELIDAE

*Lynx issiodorensis* (Croizet et Jobert, 1828)

*Machairodus giganteus* (Wagner, 1848)

2. Le renard de Çalta, *Vulpes galaticus*, est le plus ancien des renards, et celui dont le régime alimentaire est le plus strictement carnassier. Il fait figure de bon ancêtre pour le renard eurasiatique actuel *Vulpes vulpes*. L'espèce villafranchienne *Vulpes alopecoides* paraît un intermédiaire phylogénérique acceptable, avec un régime alimentaire moins carnassier que *Vulpes galaticus* mais plus que *Vulpes vulpes*. Le renard des neiges *Alopex lagopus* pourrait aussi dériver du renard de Çalta.

3. La nouvelle sous-espèce de *Chasmaporthetes kani* ne se distingue de la forme-type *Chasmaporthetes kani kani* que par des prémolaires inférieures un peu plus basses et à denticules accessoires plus développés.

## Remerciements

Je tiens à remercier ici É. Heintz qui a été l'initiateur des fouilles de Çalta, S. Sen qui nous y a conduit, et a participé à toutes les recherches, et M. Gürbüz qui a fouillé avec nous en 1972. Je remercie également D. Soria et L. de Bonis qui ont revu le manuscrit. D. Serrette a réalisé les photographies de cet article. Le MNHN et le CNRS nous ont fourni les crédits nécessaires à nos recherches en Turquie. Le MTA nous a procuré les autorisations pour effectuer ces recherches.

## RÉFÉRENCES

- Alcala Martínez L. 1994. — Macromamíferos neogenos de la fosa de Alfambra-Teruel. *Instituto de Estudios Turolenses, Museo Nacional de Ciencias Naturales*, 554 p.
- Baumont G. de 1975. — Recherches sur les Félidés (Mammifères, Carnivores) du Pliocène inférieur des sables à *Dinotherium* des environs d'Eppelheim (Rheinessen). *Annales Scientifiques de Genève* 28 (3): 369-405.
- Berta A. 1981. — The Plio-Pleistocene hyaena *Chasmaporthetes ossifragus* from Florida. *Journal of Vertebrate Paleontology* 1 (3-4): 341-356.
- Bonifay M. F. 1971. — Carnivores quaternaires du Sud-Est de la France. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, N. S., C 21 (2): 43-277.
- Bonis L. de & Koufos G. 1981. — A new hyaenid (Carnivora, Mammalia) in the Vallesian (Late Miocene) of northern Greece. *Scientific Annals of the Faculty of Physics and Mathematics of the University of Thessaloniki* 21: 79-94.
- 1994. — Some Hyaenidae from the late Miocene of Macedonia (Greece) and a contribution to the phylogeny of the hunting hyaenas. *Müncher Geowissenschaftliche Abhandlungen, A* 26: 81-96.
- Boule M. 1889. — Le *Canis megamastoides* du Pliocène moyen de Perrier (Puy-de-Dôme). *Bulletin de la Société géologique de France*, série 3, 17: 321-330.
- 1910. — *Les grottes de Grimaldi (Baoussé-Roussi) — Paléontologie*. 1 (3): 155-362. Imprimerie de Monaco.
- Campana D. del 1913. — I cani plioceni di Toscana. *Paleontologia Italica* 19: 189-254.
- 1914. — La *Lycyaena lunensis* n. sp. dell'ossario pliocenico di Olivola (Val di Magra). *Paleontologia Italica* 20: 87-104.
- Croizet J. B. & Jobert A. 1828. — Recherches sur les ossements fossiles du département du Puy-de-Dôme. Thibaud-Landriot Imp., Clermont, 224 p.
- Depéret C. 1890. — Les animaux pliocènes du Roussillon. *Mémoires de la Société géologique de France* 3: 1-194.
- Dubois A. & Stehlin H. G. 1932. — La grotte de Cotencher, station moustérienne. I. *Mémoires de la Société paléontologique suisse* 52: 1-178.
- Ewer R. F. 1956. — The fossil carnivores of the Transvaal caves: Felinae. *Proceedings of the Zoological Society of London* 126 (1): 83-95.
- Galiano H. & Frailey D. 1977. — *Chasmaporthetes kani*, new species from China, with remarks on phylogenetic relationships of genera within the Hyaenidae (Mammalia, Carnivora). *American Museum Novitates* 2632: 1-16.
- Gaudry A. 1862. — *Animaux fossiles et géologie de l'Ainque*. Éditions Savy, Paris, volume I: 218 p., volume II: Atlas.
- 1873. — *Animaux fossiles du Mont Lèberon (Vauchse)*. Éditions Savy, Paris, 180 p.
- Gervais P. 1848-1852. — *Zoologie et Paléontologie française*. Arthus Bertrand Éditions, Paris, 544 p.
- Ginsburg L. 1983. — Sur les modalités d'évolution du genre *Pseudaelurus* (Felidae, Carnivora, Mammalia). *Collection du CNRS* 330: 131-136.
- Koufos G. 1987. — *Chasmaporthetes bonisi*, a new hyaenid (Carnivora, Mammalia) from the late Miocene of Macedonia (Greece). *Bulletin de la Société géologique de France* (8) 3 (5): 913-920.
- Kurten B. & Crusafont-Pairo M. 1977. —

- Villafranchian carnivores (Mammalia) from La Puebla de Valverde (Teruel, Spain). *Commentate Biologica*, Helsinki 85: 1-39.
- Morales J. 1984. — Venta del Moro: su macrofauna de mamíferos y biostratigrafía continental del Mioceno terminal mediterráneo. Thèse, Madrid, 340 p.
- Morales J. & Aguirre E. 1976. — Carnívoros de Venta del Moro (Valencia). *Trabajos sobre Neogeno-Cuaternario*, Madrid 5: 31-74.
- Morales J. & Soria D. 1979. — Nuevos datos sobre los carnívoros del área de Teruel. Síntesis y biostratigrafía. *Estudios Geológicos* 35: 497-504.
- Ozansoy F. 1965. — Étude des gisements continentaux et des mammifères du Cénozoïque de Turquie. *Mémoires de la Société géologique de France*, Paris, N.S., 102: 1-92.
- Pomel A. 1842. — Nouvelle espèce de chien fossile découverte dans les alluvions volcaniques de l'Auvergne. *Bulletin de la Société géologique de France* 14: 38-41.
- Qiu Zhan-Xiang 1987. — Die Hyaeniden aus dem Ruscium und Villafranchium Chinas. *Müncher Geowissenschaftliche Abhandlungen*, A 9: 1-110.
- Schaub S. 1941. — Ein neues Hyaenidengenus von der Montagne de Perrier. *Eclogae Geologiae Helveticae* 34 (2): 279-286.
- Schmidt-Kittler N. 1976. — Raubtiere aus dem Jungtertiär Kleinasien. *Palaeontographica*, A 155: 1-131.
- Soria D. & Aguirre E. 1976. — El Canido de Layna: revisión de los *Nyctereutes* fósiles. *Trabajos sobre Neogeno-Cuaternario*, Madrid 5: 83-115.
- Tedford R. H. & Qiu Z. 1991. — Pliocene *Nyctereutes* (Carnivora: Canidae) from Yushe, Shanxi, with comments on Chinese fossil racoon-dogs. *Vertebrata Palasiatica* 29: 176-189.
- Teilhard de Chardin P. & Piveteau J. 1930. — Les Mammifères fossiles de Nihowan. *Annales de Paléontologie* 19: 1-134.
- Villalta J. F. de 1952. — Contribución al conocimiento de la fauna de mamíferos del Plioceno de Villaroya (Logroño). *Boletín del Instituto geológico y Minero de España*, 64: 1-201.
- Viret J. 1954. — Le loess à bancs durcis de Saint-Vallier (Drôme) et sa faune de Mammifères villafranchiens. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon* 4: 1-200.
- Werdelin L. & Solounias N. 1991. — The Hyaenidae: taxonomy, systematics, and evolution. *Fossils and Strata* 30: 1-104.
- Zdansky O. 1924. — Jungtertiäre Carnivoren Chinas. *Palaeontologia Sinica*, Ser. C, 2: 1-149.

*Soumis pour publication le 5 février 1998 ;  
accepté le 14 mai 1998.*

# Le gisement de vertébrés pliocènes de Çalta, Ankara, Turquie. 6. Rhinocerotidae

Claude GUÉRIN

Centre de Paléontologie stratigraphique et Paléoécologie, UMR 5565,  
UFR des Sciences de la Terre, université Claude Bernard-Lyon I,  
27-43 boulevard du 11 novembre 1918, F-69622 Villeurbanne cedex (France)  
guerin@cismsun.univ-lyon1.fr

Sevket SEN

Laboratoire de Paléontologie, URA 12 du CNRS, Muséum national d'Histoire naturelle,  
8 rue de Buffon, F-75231 Paris cedex 05 (France)  
sen@cimrs1.mnhn.fr

Guérin C. & Sen S. 1998. — Rhinocerotidae, in Sen S. (ed.), Le gisement de vertébrés pliocènes de Çalta, Ankara, Turquie. 6, *Geodiversitas* 20 (3) : 397-407.

## RÉSUMÉ

Le site ruscinién supérieur de Çalta a livré six restes de Rhinocerotidae attribuables à *Dicerorhinus megarhinus* (de Christol, 1834) : un magnum incomplet, un astragale, trois métatarsiens dont un MIII complet, une phalange I latérale. Ce rhinocéros est une espèce classique du Ruscinién d'Europe ; pendant cette période, il évolue et sa taille se réduit ; le matériel de Çalta est très évolué, il correspond à la partie supérieure de la zone MN15 et confirme ainsi l'âge attribué au gisement. Le biotope préférentiel de *D. megarhinus* était la forêt claire en climat chaud et humide.

**MOTS CLÉS**  
Rhinocerotidae,  
Pliocène,  
Turquie,  
biostratigraphie,  
paléoenvironnement.

## ABSTRACT

*Pliocene vertebrate locality of Çalta, Ankara, Turkey. 6. Rhinocerotidae.* Six rhinocerotid remains were found in the upper Ruscinian site of Çalta: a magnum, an astragalus, three metatarsals including a complete third one, and a phalanx. They belong to the most recent form of *Dicerorhinus megarhinus* (de Christol, 1834) which is the standard and most common rhinoceros from the European Ruscinian. Fossil species from the upper Ruscinian (MN15) are clearly smaller than the individuals found from the lower Ruscinian (MN14) and the bones from Çalta belong to the most evolved type. The ecological requirements of *D. megarhinus* were an open forest in a warm and wet climate.

**KEY WORDS**  
Rhinocerotidae,  
Pliocene,  
Turkey,  
biostratigraphy,  
palaeoenvironment.

## HISTORIQUE ET GÉNÉRALITÉS

Les publications préliminaires du gisement de Çalta, dont l'âge a été considéré d'emblée comme « Ruscinien élevé », font état de la découverte de quelques fragments d'os des membres et d'un métapode complet rapportés à un rhinocérotidé appartenant peut-être au genre *Dicerorhinus* Gloger, 1841 (Ginsburg *et al.* 1974 ; Sen *et al.* 1974).

En 1986, A. J. Van der Meulen & T. Van Kolfshoten indiquent, dans leur revue des faunes du Turolien supérieur au Pléistocène moyen ancien de Grèce et de Turquie, la présence de rhinocérotidés dans les six sites suivants, outre Çalta qu'ils hésitent à situer au début du Ruscinien moyen (zone MN15) dans leur figure 2, ou à la fin du Ruscinien inférieur (MN14) dans leur figure 3 :

– Maramena (Grèce), Turolien supérieur (zone MN13 ; âge confirmé par Sen & Leduc 1996) : *Diceros neumayri* Osborn, 1900.

– Dinar-Akçaköy (Turquie), Ruscinien ancien (zone MN14 ; âge confirmé par Sen & Leduc 1996) : *Dicerorhinus* sp.

– Rhodos Apolakkia (Grèce), Ruscinien moyen (MN15 ; âge confirmé par Sen & Leduc 1996) : Rhinocerotidae g. et sp. indet.

– Gülyazi (Turquie), Villanyien inférieur récent (Villafranchien inférieur, zone MN16b ; âge confirmé par Sen & Leduc 1996) : *Dicerorhinus megarhinus*. L'âge villafranchien inférieur attribué à ce site en ferait, et de loin, le plus récent dans lequel l'espèce est attestée ; le matériel nous semble devoir être révisé.

– Wolaks (Grèce), Villanyen, Villafranchien (zone MN17 pour Sen & Leduc 1996) : *Dicerorhinus* sp.

– Megalopolis (Grèce), Villanyien supérieur (zone MN18) dans la figure 2 de Van der Meulen & Van Kolfshoten, Biharien inférieur (MN19 ou 20) dans leur figure 3. Pour Sen & Leduc (1996), il existe plusieurs niveaux dans ce gisement, correspondant aux zones 18 et 20. Le rhinocéros présent est *Dicerorhinus etruscus* (Falconer, 1859), forme classique du Villafranchien d'Europe occidentale.

Par ailleurs, *D. megarhinus* est connu à Kvabebi en Géorgie, dont l'âge est à notre avis ruscinien

supérieur (Vekua 1972, figs 34-43, tabl 48-53, pls XXII-XXVI).

On constate ainsi qu'à la fin du Miocène, au Turolien supérieur, les faunes d'Europe sud-orientale et du Proche-Orient sont bien différentes de celles d'Europe occidentale. C'est vrai notamment pour la famille des Rhinocerotidae : les deux espèces dominantes en Europe occidentale pendant la zone MN13 sont *Dicerorhinus schleiernacheri* (Kämp, 1832) et *Aceratherium incisivum* Kaup, 1832 (Guérin 1980), alors qu'on trouve à la même époque au Proche-Orient une forme évoluée de grand *Diceros* du groupe *pachygnathus/neumayri* à jugales hypsodontes et un *Chilotherium schlosseri* (Weber, 1905) de petite taille (Heissig 1975).

Le passage au Pliocène se caractérise dans les deux régions par un renouvellement presque total des faunes de mammifères, et aussi par une homogénéisation biogéographique de ces faunes. Au Ruscinien, le rhinocéros dominant est le même partout : c'est le grand *Dicerorhinus megarhinus*, accompagné en Occident d'une forme un peu plus petite et beaucoup plus rare, *Dicerorhinus miguclerusafonti* Guérin et Santafé, 1978. La similitude des espèces principales entre Europe occidentale et Proche-Orient se perpétuera au Villafranchien, avec *Dicerorhinus etruscus*. Ces diverses espèces ne sauraient être incluses dans le genre *Stephanorhinus* Kretzoi, que nous considérons comme non valide (Guérin 1980 : 442-444). Le rhinocéros de Çalta confirme ces observations : représenté par un matériel réduit mais caractéristique, il peut être déterminé comme un *D. megarhinus* évolué semblable à ceux déjà connus en Occident dans la zone MN15.

## ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

Famille RHINOCEROTIDAE Owen, 1845

Genre *Dicerorhinus* Gloger, 1841

*Dicerorhinus megarhinus* (de Christol, 1834)

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Magnum gauche incomplet (ACA-325) ; astragale gauche (ACA-215) ; métatarsien II droit (ACA-45) ; métatarsien III droit (ACA-44) ; métatarsien IV droit incomplet distale-

TABLEAU 1. — Dimensions comparées des astragales du *Dicerorhinus megarhinus* de Çalta.

Astragale	Çalta	<i>D. megarhinus</i>		mini	maxi	écart-type	coeff. var.	log. moyen.
	ACA-215	nombre	moyenne					
I maxi de l'os	94	32	101,73	92,5	113	4,58	4,50	2,01
Hauteur de l'os	82	32	97,31	88	110	5,66	5,82	1,99
DAP int.	57,5	32	67,13	59	75	4,27	6,36	1,83
DT artic. dist.	64,5	31	81,74	71	91	4,58	5,61	1,91
DAP artic. dist.	41,5	25	49,56	45,5	58	3,00	6,05	1,70
Dist. 2 lèvres	59	33	69,91	53	81	5,25	7,51	1,84
DT dist.	71,5	31	87,19	78	99	4,74	5,43	1,94

Astragale	<i>D. gr. pachygnathus/neumayri</i>		mini	maxi	écart-type	coeff. var.	log. moyen.
	nombre	moyenne					
I maxi de l'os	6	98,50	94	104	3,99	4,05	1,99
Hauteur de l'os	6	87,17	84	92	3,54	4,07	1,94
DAP int.	6	63,00	61	65	1,90	3,01	1,80
DT artic. dist.	6	80,67	76,5	86	3,19	3,95	1,91
DAP artic. dist.	6	50,50	45	53,5	3,49	6,92	1,70
Dist. 2 lèvres	6	69,83	61	77,5	5,77	8,26	1,84
DT dist.	5	84,90	82	90,5	3,47	4,09	1,93

Astragale	<i>D. miguelcrusafonti</i>		mini	maxi	écart-type	coeff. var.	log. moyen.
	nombre	moyenne					
I maxi de l'os	3	85,67	85	86	0,58	0,67	1,93
Hauteur de l'os	3	89,67	89	90	0,58	0,64	1,95
DAP int.	1	59,00	59	59			1,77
DT artic. dist.	2	71,50	71	72	0,71	0,99	1,85
DAP artic. dist.	1	43,50	43,5	43,5			1,64
Dist. 2 lèvres	3	63,17	60	66	3,01	4,77	1,80
DT dist.	2	78,50	78,5	78,5	0,00	0,00	1,89

Astragale	<i>D. jeanvireti</i>		mini	maxi	écart-type	coeff. var.	log. moyen.
	nombre	moyenne					
I maxi de l'os	15	99,70	92	107,5	5,28	5,30	2,00
Hauteur de l'os	13	91,04	87	104	4,36	4,79	1,96
DAP int.	11	65,18	62	72	3,03	4,64	1,81
DT artic. dist.	8	77,69	70	85	6,28	8,09	1,89
DAP artic. dist.	8	48,19	46	52	2,03	4,22	1,68
Dist. 2 lèvres	11	65,18	62	69	3,00	4,61	1,81
DT dist.	10	85,25	77	94	6,55	7,68	1,93

ment (ACA-46) ; phalange I latérale (ACA-324). Toutes ces pièces, à l'exception de la phalange, sont très caractéristiques par leur morphologie, leurs dimensions et leurs proportions (Guérin 1980). Nous les avons comparées avec le matériel homologue connu dans le Ruscinien d'Europe (*Dicerorhinus megarhinus* et *D. miguelcrusafonti* des zones MN14 et 15), dans le Villafranchien inférieur d'Europe

(*Dicerorhinus jeanvireti* Guérin, 1973 de la zone 16) et dans le Turolien supérieur du Proche-Orient (*Diceros* groupe *pachygnathus/neumayri* de Pikermi et de Turquie). Les échantillons sont ceux présentés par C. Guérin en 1980, quelque peu enrichis grâce à du matériel nouveau, notamment des restes de *D. neumayri* de Turquie conservés au Musée de Munich et que nous avons pu étudier grâce à l'obligeance de

TABLEAU 2.— Dimensions comparées du métatarsien II du *Dicerorhinus megarhinus* de Çalta.

MtlI	<i>D. megarhinus</i>		mini	maxi	écart-type	coeff. var.	log. moyen.	
	Çalta ACA-45	nombre						moyenne
L	175,5	7	182,93	174,5	191	6,23	3,40	2,26
DT prox.	env. 43	9	35,67	31,5	42,5	3,28	9,19	1,55
DAP prox.	env. 32	7	48,50	42	53	3,38	6,97	1,69
DT dia.	29	8	33,94	27	38,5	3,54	10,43	1,53
DAP dia.	29,5	8	29,56	24	33	3,56	12,04	1,47
DT maxi. dist.	37,5	6	47,08	43	52,5	3,14	6,66	1,67
DT artic. dist.	33	7	40,71	36,5	45	2,74	6,72	1,61
DAP dist.	38,5	7	42,64	37	46	3,08	7,22	1,63

MtlI	<i>D. jeanvireti</i>		mini	maxi	écart-type	coeff. var.	log. moyen.
	nombre	moyenne					
L	6	182,75	179	189	3,71	2,03	2,26
DT prox.	8	35,13	30	40	3,31	9,43	1,55
DAP prox.	7	46,21	45	50	2,00	4,32	1,66
DT dia.	8	30,00	22	33	3,46	11,55	1,48
DAP dia.	8	28,81	23	34	3,23	11,21	1,46
DT maxi. dist.	7	43,07	39	46	2,32	5,38	1,63
DT artic. dist.	9	38,72	36	40	1,20	3,10	1,59
DAP dist.	9	43,44	41	47	1,76	4,05	1,64

MtlI	<i>D. gr. pachygnathus/neumayri</i>		mini	maxi	écart-type	coeff. var.	log. moyen.
	nombre	moyenne					
L	5	153,70	147,5	157,5	4,04	2,63	2,19
DT prox.	5	33,60	30,5	37	3,03	9,01	1,53
DAP prox.	5	45,70	42,5	49	2,73	5,97	1,66
DT dia.	5	32,80	24	37,5	5,32	16,23	1,52
DAP dia.	5	25,20	23,5	27	1,48	5,89	1,40
DT maxi. dist.	4	43,50	40	45	2,38	5,47	1,64
DT artic. dist.	5	39,30	36,5	41	1,75	4,46	1,59
DAP dist.	5	43,50	39	47	2,96	6,80	1,64

MtlI	<i>D. miguelcrusafonti</i>		mini	maxi	écart-type	coeff. var.	log. moyen.
	nombre	moyenne					
L	5	163,00	158,5	166	3,02	1,85	2,21
DT prox.	4	32,00	26,5	38	5,21	16,29	1,51
DAP prox.	4	41,38	37,5	44,5	3,66	8,85	1,62
DT dia.	4	30,50	29,5	32	1,22	4,02	1,48
DAP dia.	4	28,88	28	30	0,85	2,96	1,46
DT maxi. dist.	4	41,13	37	45	3,97	9,64	1,61
DT artic. dist.	4	35,75	33	38	2,22	6,20	1,55
DAP dist.	4	40,88	38,5	45	2,84	6,95	1,61

K. Heissig. Une comparaison détaillée avec *Dicerorhinus etruscus*, apparu en zone MN16, et *Chilotherium*, fréquent dans le Turolien supérieur du Proche-Orient, ne nous a pas paru utile car ils ne peu-

vent être confondus avec *D. megarhinus* : le premier est beaucoup plus petit que le rhinocéros de Çalta, le second, lui aussi bien plus petit, a en outre des os des membres aux proportions très différentes.



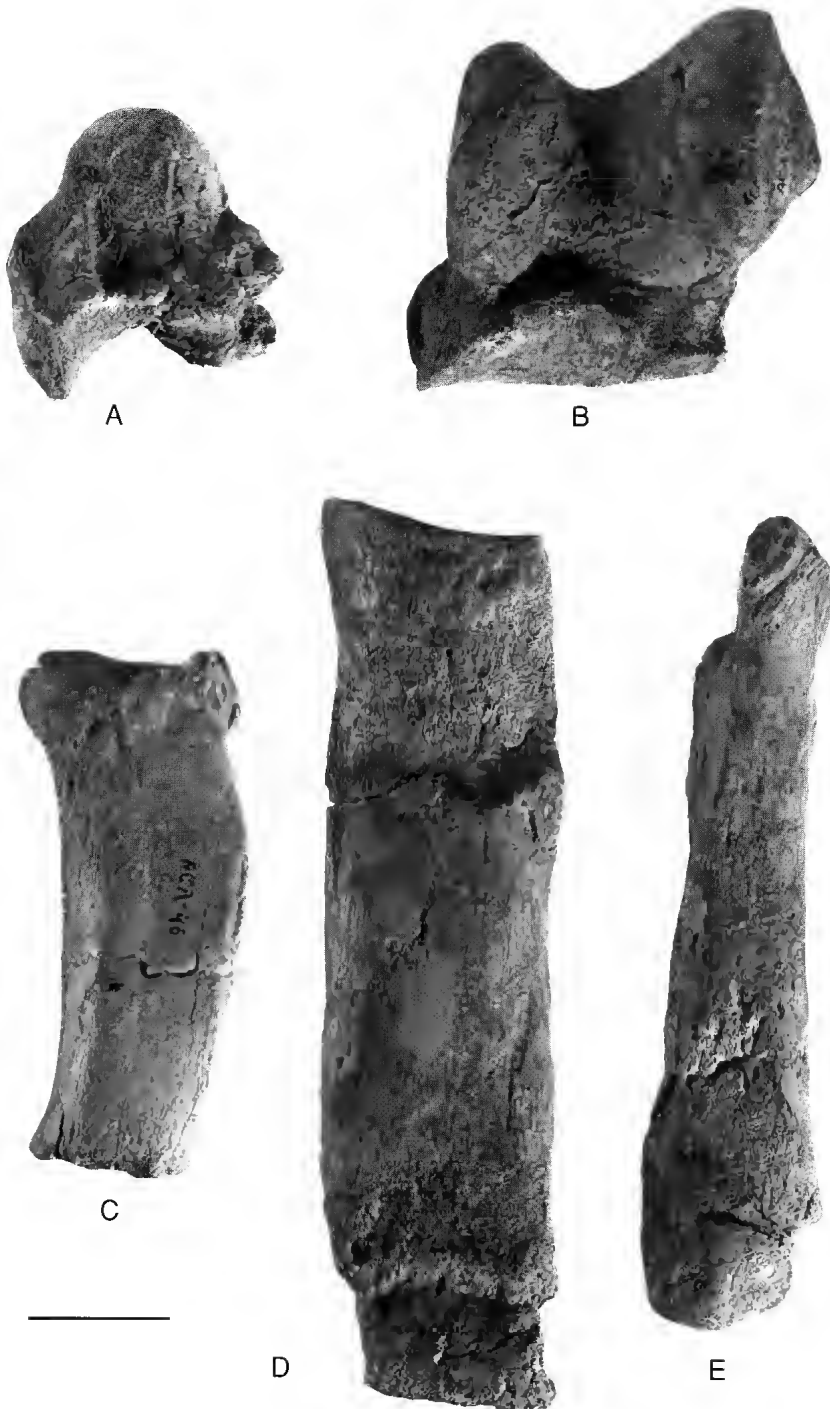


FIG. 1. — *Dicerorhinus megarhinus* de Çalta ; **A**, magnum gauche incomplet, vue latérale (ACA-325) ; **B**, astragale gauche, vue de face (ACA-215) ; **C**, métatarsien II droit, vue de face (ACA-45) ; **D**, métatarsien III droit, vue de face (ACA-44) ; **E**, métatarsien IV droit incomplet, vue de face (ACA-46). Échelle : 3 cm.

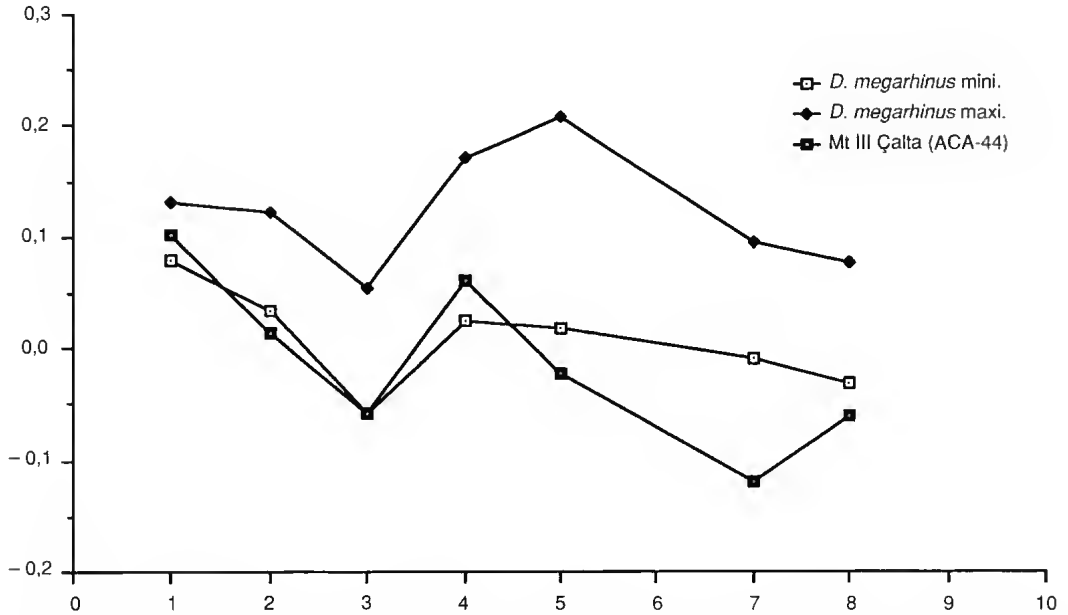


FIG. 2. — Diagramme des rapports des dimensions du MtIII du *Dicerorhinus megarhinus* de Çalta comparés aux valeurs minimales et maximales connues dans la même espèce. Le référentiel est *Diceros bicornis*.

## DESCRIPTION

### Magnum

L'apophyse postérieure a été brisée. La face antérieure, comme chez *D. megarhinus* et *D. miguclerufonti*, a un contour pentagonal simple, avec une forte extension transversale médiale. La facette onciformienne de la face latérale est un rectangle plus haut que long (Fig. 1A) ; la longueur est plus forte chez *D. miguclerufonti*. La face articulaire distale est trapézoïdale, allongée, très élargie en avant, avec une forte échancrure médiane sur son bord latéral ; cette échancrure est plus faible pour *D. miguclerufonti*. Cette morphologie est différente chez *D. jeanvireti*, et encore plus pour *Diceros* gr. *pachygnathus/neumayri*.

La largeur de la face antérieure est 47 mm, la hauteur sus-articulaire atteint 60 mm. Ces valeurs correspondent à un petit *D. megarhinus* (Guérin 1980, tableau 99).

### Astragale

L'astragale est complet et bien conservé.

En vue de face (Fig. 1B), sa poulie articulaire est large et profonde, bien dissymétrique avec une

lèvre latérale en pente douce et une lèvre médiane abrupte ; c'est ce que l'on observe chez *D. megarhinus* alors que chez *D. miguclerufonti* la poulie, par ailleurs plus oblique, est moins dissymétrique car la lèvre latérale est à forte pente ; chez *D. jeanvireti*, la poulie plus large est moins profonde, plus dissymétrique et son obliquité est plus forte.

En face médiale, le tubercule distal est important, situé au milieu de la face et bien distant de son bord distal, comme pour *D. megarhinus* ; chez *D. jeanvireti* le tubercule est plus postérieur et plus proche du bord distal.

En face inférieure, le bord antérieur de l'articulation distale est légèrement déprimé et le bord antérieur de la facette cuboïdienne est décalé en avant par rapport à celui de la facette naviculaire ; ce sont là des caractères de *D. megarhinus*, alors que l'on n'observe pas de décalage chez *D. miguclerufonti* et que, chez *D. jeanvireti*, le bord antérieur est légèrement convexe.

Les dimensions (Tableau 1) sont un peu inférieures aux plus petites observées sur un échantillon de vingt-cinq à trente-trois *D. megarhinus* adultes, mais les proportions sont voisines.

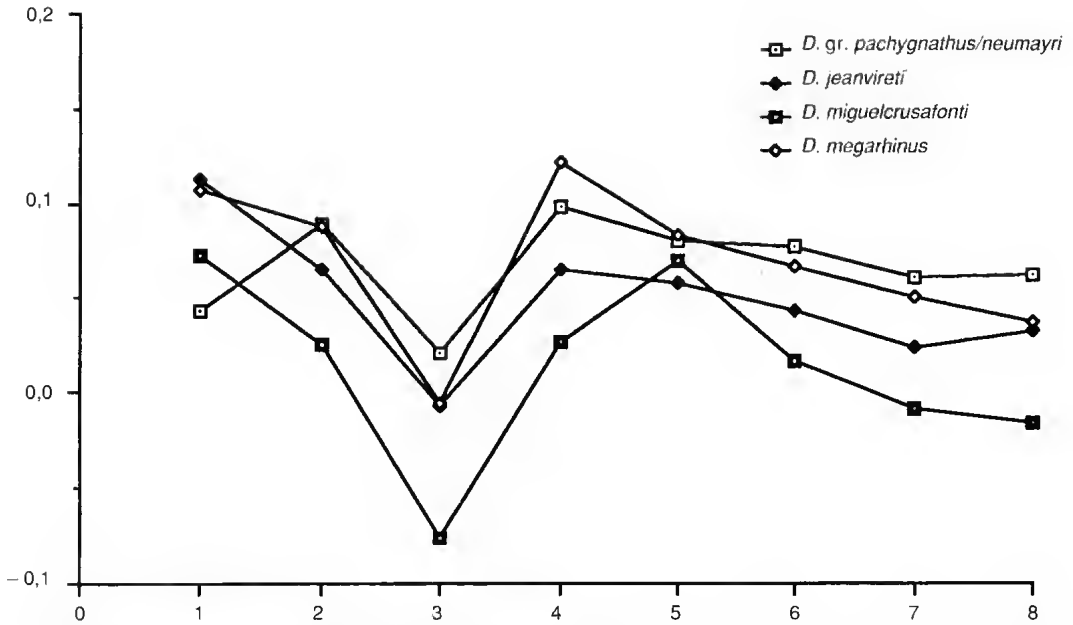


FIG. 3. — Diagramme des rapports des dimensions moyennes du MIII des rhinocéros du Turolien supérieur du Proche-Orient et du Ruscinien d'Europe et du Proche-Orient. Le référentiel est *Dicerus bicornis*.

Même si nous avons affaire à un spécimen sub-adulte dont la croissance n'est pas entièrement achevée, ce qui est toujours difficile à reconnaître sur un astragale de rhinocéros, cette similitude des proportions et les caractères qualitatifs permettent d'attribuer le spécimen de Çalta à *D. megarhinus*.

#### Métatarsien II

Il manque toute la partie postérieure de l'épiphyse proximale ; la longueur de l'os peut toutefois être mesurée avec une précision satisfaisante (Fig. 1C).

Il n'est pas possible d'observer l'articulation proximale qui n'est conservée que dans sa partie la plus antérieure, mais on peut voir que, comme pour *D. megarhinus*, la tubérosité antérieure est réduite : le point le plus antérieur de l'articulation est proche du point le plus antérieur de l'épiphyse, alors qu'il est plus en retrait chez *D. miguelcrusafonti* et *D. jeanvireti*.

La section de la diaphyse, qui n'est pas déformée, est pentagonale avec un bord antérieur convexe et un bord latéral plus étendu que le bord médial ; elle est caractéristique de *D. megarhinus*. Rappelons qu'elle est différente chez *D. miguel-*

*crusafonti* (le polygone est plus irrégulier, le bord postérieur plus convexe, le bord médial plus concave) et chez *D. jeanvireti* (la section est tétra- ou pentagonale, plus régulière et plus arrondie). L'élargissement distal de la diaphyse est moins marqué que pour *D. miguelcrusafonti*, mais plus que pour *D. jeanvireti*.

Les dimensions comparées sont données au tableau 2 ; elles montrent que le spécimen de Çalta est proche des plus petits individus de *D. megarhinus*, qui sont tous à rapporter à la zone MN15.

#### Métatarsien III

L'os, un peu aplati et légèrement déformé en parallélogramme, est à peu près complet : il ne lui manque que la partie latérale de son élargissement sus-articulaire distal (Fig. 1D).

L'articulation proximale est caractéristique de *D. megarhinus* : son bord antérieur faiblement concave du côté médial devient régulièrement convexe en direction du côté latéral ; ce dessin est différent pour *D. miguelcrusafonti*, chez qui la face est par ailleurs plus large, et pour *D. jeanvireti*, qui possède au contraire une face supérieure plus étroite. Les facettes articulaires des faces latérale et médiale de l'épiphyse proximale pré-

TABLEAU 3. — Dimensions comparées du métatarsien III du *Dicerorhinus megarhinus* de Çalta.

MIII	<i>D. megarhinus</i>		mini	maxi	écart-type	coeff. var.	log. moyen.	
	Çalta ACA-44	nombre moyenne						
L	200	18	202,53	190	213,5	5,76	2,84	2,31
DT prox.	50,5	19	60,03	53	65	3,38	5,63	1,78
DAP prox.	42,5	14	47,93	42,5	55	3,64	7,60	1,68
DT diaphyse	49	22	56,16	45	63	5,08	9,04	1,75
DAP diaphyse	20	22	25,55	22	34	2,82	11,04	1,41
DT artic. dist.	42	19	53,26	46,5	59	3,22	6,05	1,73
DAP dist.	36	18	43,92	37,5	48	2,49	5,68	1,64

MIII	<i>D. jeanvireti</i>		mini	maxi	écart-type	coeff. var.	log. moyen.
	nombre	moyenne					
L	7	205,29	200	212	4,39	2,14	2,31
DT prox.	10	57,00	53	60,5	2,64	4,62	1,76
DAP prox.	6	47,83	44	52	3,25	6,80	1,68
DT diaphyse	11	49,36	46	53	2,35	4,75	1,69
DAP diaphyse	8	24,06	21	25	1,43	5,92	1,38
DT maxi. dist.	6	61,83	58	65,5	2,70	4,36	1,79
DT artic. dist.	9	50,17	45	54	2,54	5,06	1,70
DAP dist.	9	43,44	40	45	1,81	4,17	1,64

MIII	<i>D. gr. pachygnathus/neumayri</i>		mini	maxi	écart-type	coeff. var.	log. moyen.
	nombre	moyenne					
L	9	174,56	165	194,5	8,56	4,90	2,24
DT prox.	8	60,06	57	64,5	2,32	3,86	1,78
DAP prox.	8	50,88	45	57,5	4,96	9,74	1,71
DT diaphyse	9	53,22	51,5	55	1,23	2,31	1,73
DAP diaphyse	9	25,33	22,5	28,5	1,97	7,77	1,40
DT maxi. dist.	7	66,93	60,5	71,5	3,76	5,61	1,83
DT artic. dist.	8	54,50	49,5	60,5	3,64	6,69	1,74
DAP dist.	8	46,50	41,5	49	2,41	5,17	1,67

MIII	<i>D. miguelcrusafonti</i>		mini	maxi	écart-type	coeff. var.	log. moyen.
	nombre	moyenne					
L	3	186,83	186	187,5	0,76	0,41	2,27
DT prox.	4	52,00	51,5	52,5	0,41	0,79	1,72
DAP prox.	2	40,75	40,5	41	0,35	0,87	1,61
DT diaphyse	2	45,25	45	45,5	0,35	0,78	1,66
DAP diaphyse	2	24,75	24,5	25	0,35	1,43	1,39
DT maxi. dist.	3	58,17	56	60	2,02	3,47	1,76
DT artic. dist.	3	46,50	45	47,5	1,32	2,84	1,67
DAP dist.	3	38,83	38	40	1,04	2,68	1,59

sentent la même disposition que *D. megarhinus*. La section de la diaphyse a un contour en trapèze arrondi plus proche de *D. megarhinus* que de *D. miguelcrusafonti* ou de *D. jeanvireti*.

Les dimensions comparées sont données dans le tableau 3 : elles correspondent à un *D. megarhinus* de taille plutôt médiocre et à diaphyse relativement plate (mais la valeur mesurée est infé-

rière à la valeur réelle du fait de la déformation post-mortem).

C'est ce que confirment les diagrammes des rapports des figures 2 et 3. La figure 2 montre la similitude du MtIII de Çalta avec les plus petits spécimens de *D. megarhinus* de notre échantillon de comparaison (quarante à vingt-deux spécimens) ; ces petits spécimens sont tous issus de gisements datés de la zone MN15.

La figure 3 compare les proportions relatives des moyennes de *Dicerorhinus megarhinus*, *D. miguclcrusafonti*, *D. jeanvireti* et *Diceros gr. pachygnathus/neumayri*. Ce dernier diffère de tous les autres par sa brièveté et sa robustesse ; sa largeur et son épaisseur sont toujours très importantes, c'est la seule espèce des quatre qui ne soit pas coureuse. *D. jeanvireti* se présente comme une forme plus allongée et plus gracile que *D. megarhinus*. *D. miguclcrusafonti* est plus petit que les précédents et sa diaphyse est plus épaisse.

#### Métatarsien IV

La pièce, qui ne s'articule pas avec la précédente et appartient donc à un individu différent, est incomplète distalement (Fig. 1E) ; en conséquence nous ne donnerons pas ses dimensions puisqu'il ne nous est pas possible de savoir si nous avons affaire à un spécimen adulte.

Le contour de l'articulation proximale est plus proche de *D. megarhinus* que de *D. miguclcrusafonti* (chez qui il est plutôt quadrangulaire) ou de *D. jeanvireti* (le contour est pentagonal). Les deux facettes articulaires de la face médiale de l'épiphyse proximale rappellent également par leur disposition celles de *D. megarhinus*.

La section de la diaphyse, en trapèze aux angles arrondis, est proche de celle de *D. megarhinus* et aussi de celle de *D. jeanvireti* puisque son bord médial est plus court que son bord latéral.

#### Phalange

Longue de 53 mm, avec un diamètre transversal proximal de 42,5 mm et un diamètre antéro-postérieur de 40 mm, elle correspond à la première phalange d'un doigt latéral (doigt II ou IV) d'un rhinocéros de grande taille. Le manque de matériel de comparaison ne nous permet pas de préciser notre détermination.

#### AFFINITÉS

*Dicerorhinus (Dicerorhinus) megarhinus* (de Christol, 1834) est la forme de rhinocéros la plus typique du Ruscinién d'Europe. Elle est de très grande taille. Le crâne à massif facial long est dépourvu de cloison nasale ossifiée. La denture antérieure ne comporte plus que deux incisives inférieures vestigiales non fonctionnelles, dites « en bouton ». Le squelette post-cranien montre des os longs grands et massifs, un troisième segment des membres allongé, des métapodes médians longs, larges et aplatis.

Dans l'état actuel de nos connaissances, *Dicerorhinus megarhinus* est présent, en dehors de la Turquie, dans les gisements suivants (Guérin 1980, mis à jour) :

#### FRANCE

Autrey près Gray, Haute-Saône, MN15 ; Beauvoisin, Gard, MN14 ; Caluire/Collonges, Rhône, MN14 ; Celleneuve, Hérault, MN14 ; Île-sur-Têt, Pyrénées-Orientales, Ruscinién ; Jassans, Ain, MN15 ; Lens-Lestang, Drôme, MN14 ; Massiac, Cantal, Ruscinién ; Mélias-les Assions, Ardèche, MN15 ; Meyrargues, Bouches-du-Rhône, MN14 ; Millas, Pyrénées-Orientales, MN14 (c'est le gisement du néotype de l'espèce) ; Montgardon, Ain, MN15 ; Montpellier, Hérault, MN14 ; Perpignan, Pyrénées-Orientales, MN15 ; Pézenas-Saint-Palais, Hérault, MN15 ; Saint-Germain-au-Mont-d'Or, Rhône, MN14 ; Saint-Laurent-des-Arbres, Gard, MN14 ; Trévoux, Ain, MN14 ; Vendargues, Hérault, MN14.

#### ALLEMAGNE

Wölfersheim, MN15.

#### AUTRICHE

Alt-Lichtenwarth, Ruscinién.

#### BELGIQUE

Anvers, MN15.

#### ESPAGNE

Maia de Montcal, Catalogne, Ruscinién.

#### GÉORGIE

Kvabebi en Transcaucasie (Vekua 1972) ; au vu de la liste faunique, ce site nous paraît dater plutôt du Ruscinién supérieur que du Villafranchien.

#### HONGRIE

Gödöllő près de Budapest, Ruscinién.

#### ITALIE

Buca, Val di Pugna, Ruscinién ; Dusino/San Paolo, Piémont, Ruscinién ; Fangò Nero, Sienne, MN14 ; Imola, MN14 ; Monte Bianco près Bologne, MN14 ; Monte Giogo près Plaisance, MN15 ; Montelungo di Musiano près Bologne, Ruscinién ; Monte Pastore près Bologne, Ruscinién ; Monte Zago, MN15 ; Palaia, Valdarno inférieur, MN15 ; Ponte Mammolo, Ruscinién ; Rio Secco, Sasso, région de Bologne, Ruscinién ; San Paolo Solbriro, Piémont, MN15 ; San Regolo, Valdarno inférieur, MN15 ; Serchio, prov. de Lucca, MN14.

#### MOLDAVIE

Moldavie du Sud ; H. Tobien (1981) place la formation en zone MN16 inférieure, ce qui demande vérification.

#### POLOGNE

Weze I, Ruscinién.

#### ROUMANIE

Capeni-Virghis dans le bassin de Brasov ; P. M. Samson *et al.* (1971) et H. Tobien (1981) situent le gisement dans le Villafranchien inférieur, en zone MN16, mais d'après l'ensemble de sa faune il est plus probablement ruscinién.

#### UKRAINE

Odessa, Ruscinién.

L'espèce semble donc exclusivement rusciniénne (zones MN14 et 15), elle est répandue pendant cette période dans toute l'Europe et jusqu'au Proche-Orient. Pendant sa durée de vie, elle évolue nettement et le matériel du Ruscinién supérieur (zone MN15) se distingue bien de celui du

Ruscinién inférieur (zone MN14) ; pour ne parler que des restes présents à Çalta, C. Guérin (1980) a montré que le magnum et l'astragale sont globalement plus petits en zone 15 ; le MtIII de la zone 15 est significativement plus court et plus gracile que celui de la zone 14, notamment pour le diamètre transversal articulaire distal ; le MtIV est plus petit en zone 15, avec une différence significative pour le diamètre antéro-postérieur de la diaphyse. Le rhinocéros de Çalta présente, poussées à l'extrême, toutes les caractéristiques de la forme rusciniénne supérieure de *Dicerorhinus megarhinus* et confirme ainsi l'âge attribué au gisement.

Les exigences écologiques de l'espèce ont été établies par C. Guérin (1980) en fonction des flores et faunes qui lui sont habituellement associées, et de ses caractéristiques anatomiques. Les plus significatives de ces dernières sont sa brachydomie très marquée, l'anatomie du squelette de ses membres (l'allongement du segment distal montre qu'il s'agit, en dépit de sa masse dépassant largement la tonne, d'un rhinocéros coureur) et l'allure générale de l'animal, qui avait un port de tête haut. Son biotope préférentiel est la forêt claire entrecoupée d'étendues herbeuses, en climat humide et sans doute assez chaud.

#### CONCLUSION

Le rhinocéros de Çalta, attesté par six restes osseux, est un *Dicerorhinus megarhinus* (de Christol) particulièrement évolué, ce qui contribue à dater le site de la fin du Ruscinién supérieur. Il témoigne d'un environnement de forêt claire en climat chaud et humide et constitue probablement le point le plus oriental de l'aire de distribution de l'espèce.

#### Remerciements

Nous remercions vivement M. Noël Podevigne, de l'université Claude Bernard-Lyon 1, pour les photographies illustrant cet article, ainsi que K. Heissig et J. Morales qui ont relu notre manuscrit.

## RÉFÉRENCES

- Ginsburg L., Heintz E. & Sen S. 1974. — Le gisement pliocène à Mammifères de Çalta (Ankara, Turquie). *Comptes Rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des Sciences*, Paris, D 278 : 2739-2742.
- Guérin C. 1980. — Les rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale. Comparaison avec les espèces actuelles. *Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon* 79 (1-3), 1185 p.
- Heissig K. 1975. — Rhinocerotidae aus dem Jungtertiär Anatoliens: 145-151, in Sickenberg O. (ed.), "Die Gliederung des höheren Jungtertiärs und Altquartärs in der Türkei nach des Vertebraten und ihre Bedeutung für die internationale Neogen-Stratigraphie", *Geologisches Jahrbuch*, Hannover, B, 15, 167 p.
- Meulen A. J. Van der & Kolfschoten T. Van. 1986. — Review of the late Turonian to early Biharian Mammal faunas from Greece and Turkey. *Memoria della Società Geologica Italiana*, Pisa 31: 201-211.
- Samson P., Radulesco C. & Kisgyorgi Z. 1971. — Nouvelles données sur la faune de mammifères du Villafranchien inférieur de Capeni-Virghis (Dépression de Brassov, Roumanie). *Eiszeitalter und Gegenwart* 22: 64-88.
- Sen S., Heintz E. & Ginsburg L. 1974. — Premiers résultats des fouilles effectuées à Çalta, Ankara, Turquie. *Bulletin of mineral research and exploration institute of Turkey*, Ankara 83: 112-118.
- Sen S. & Leduc P. 1996. — Diversity and dynamics of late Neogene and Quaternary mammalian communities in the Aegean area. *Acta zoologica cracoviensia* 39 (1): 491-506.
- Sickenberg O. (ed.). 1975. — Die Gliederung des höheren Jungtertiärs und Altquartärs in der Türkei nach des Vertebraten und ihre Bedeutung für die internationale Neogen-Stratigraphie. *Geologisches Jahrbuch*, Hannover, B 15, 167 p.
- Tobien H. 1981. — Mammals of the Neogene/Quaternary boundary in the Eastern Mediterranean area and from the Upper Sivaliks. *Proceedings of the Field conference on Neogene/Quaternary boundary (India, 1979)*, Calcutta: 185-197.
- Vekua A. K. 1972. — *La faune des vertébrés akchaghliens de Kvabebi*. Nauka, Moscou, 351 p. [en russe].

*Soumis pour publication le 25 juillet 1997 ;  
accepté le 6 janvier 1998.*





# Pliocene vertebrate locality of Çalta, Ankara, Turkey. 7. *Hipparion*

Véra EISENMANN

Laboratoire de Paléontologie, URA 12 du CNRS, Muséum national d'Histoire naturelle,  
8 rue de Buffon, F-75231 Paris cedex 05 (France)

Paul SONDAAR

Natuur Museum Rotterdam, P.O. Box 23452,  
3001 KL Rotterdam (The Netherlands)

Eisenmann V. & Sondaar P. 1998 — *Hipparion*, in Sen S. (ed.), Pliocene vertebrate locality of Çalta, Ankara, Turkey. 7, *Geodiversitas* 20 (3) : 409-439.

## ABSTRACT

The genus *Hipparion* is represented in the Pliocene of the Western Region, Turkey, at Çalta, by fragmentary skulls, mandibles, teeth and limb bones. Two large species are present; most of the fossils belong to a robust form, which we consider as a new species: *Hipparion beintzi*. A few bones belong to a slender hipparion, *Hipparion* cf. *longipes* Gromova, 1952. Equations to predict body weight using metapodial and tooth variables are proposed. Estimations of body weights based on sections of metapodials (distal breadths multiplied by distal depths) seem less approximative than those based on occlusal tooth surfaces (lengths multiplied by breadths).

## KEY WORDS

Pliocene,  
Turkey,  
Mammalia,  
Perissodactyla,  
*Hipparion beintzi* n.sp.,  
*Hipparion* cf. *longipes*,  
body weight estimations.

## RÉSUMÉ

*Le gisement de vertébrés pliocènes de Çalta, Ankara, Turquie. 7. Hipparion.* Deux espèces de grande taille sont présentes à Çalta. La plupart du matériel (restes crâniens, dentaires et squelettiques) est rapporté à une nouvelle espèce très robuste, *H. beintzi*, dont on discute les différences avec *H. crassum*. Quelques restes squelettiques appartiennent à *H. cf. longipes* Gromova, 1952, une espèce extrêmement gracile. Leur coexistence et la prédominance de restes robustes sont surprenantes dans un milieu considéré comme steppique. On propose de nouvelles équations d'estimation du poids du corps des équidés à partir de dimensions de métapodes et de la M1 supérieure. Les équations fondées sur le produit d'une largeur distale par un diamètre antéro-postérieur distal semblent moins sujettes à caution que les estimations fondées sur la surface occlusale d'une dent, surtout pour les hipparions graciles.

## MOTS CLÉS

Pliocène,  
Turquie,  
Mammalia,  
Perissodactyla,  
*Hipparion beintzi* n.sp.,  
*Hipparion* cf. *longipes*,  
estimations du poids corporel.

## INTRODUCTION

Within the updated European Land Mammal Zones (MN) of Mein (1990), Çalta is supposed to belong in the MN15 zone. The fauna is rich in fossils, poor in species, and points to a steppic environment (Sen 1977). Preliminary studies of the Çalta hipparions have noted the similarities (but not the identity) of the robust form with *H. crassum* (Ginsburg *et al.* 1974; Sen *et al.* 1974) and referred the rests of the slender form to *H. longipes* (Heintz *et al.* 1975). Both *H. crassum* and *H. longipes* are poorly known species. *H. longipes* was described by Gromova (1952) from Pavlodar, Kazakstan, and is said to belong in the MN13 zone, in a dry environment (Vangenheim *et al.* 1993). *H. crassum* was described from Perpignan but was also believed to be present at Montpellier (Gervais 1859, 1869; Depéret 1885, 1890). Accordingly it belongs in the MN15 zone, and possibly also in the MN14 (Alberdi & Aymar 1995). The context is humid (Aguilar *et al.* in press; Aymar 1992).

Collections of Çalta are currently housed in the Laboratoire de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, France (MNHN), and in MTA (Genel Müdürlüğü Tabiat Tarihi Müzesi), Ankara, Turkey (Forsten 1997).

The material was measured according to the recommendations of the "New York International Hipparion Conference" (Eisenmann *et al.* 1988) with one exception: on the third metapodials, the minimal distal depth (MC13 or MT13) is measured on the medial condyle, not on the lateral. The reason is that most of our metapodials were already measured in this way (Eisenmann 1979) before the New York Conference. Since the minimal depth of the lateral condyle is somewhat smaller than the medial, but not always in the same way, we must stick to the original system if we want to use our data for comparisons. Metrical data are in tables 1 to 14. Scatter diagrams and ratio diagrams (Simpson 1941) are used for comparisons.

Order PERISSODACTYLA Owen, 1848  
Family EQUIDAE Gray, 1821  
Genus *Hipparion* de Christol, 1832

*Hipparion* cf. *longipes* Gromova, 1952

## DESCRIPTION

We refer to *H. cf. longipes* one entire MtIII, a proximal fragment of a juvenile MtIII; a proximal fragment of a McIII; one entire and one fragmentary first phalanges; one entire second phalanx; one entire third phalanx – all from the main digit, and probably all posterior; three tali (Figs 1-3, 15A, B, 16A; Tables 1-3). The entire McIII is so long and so slender that it obviously cannot belong to the robust hipparion of Çalta. The same is true for the entire first phalanx of the central digit. For other bones the differences between the two hipparions of Çalta are not as big as could be supposed. Indeed, the specific assignment of some second phalanges is doubtful: are ACA-83 and ACA-113 posterior phalanges of *H. heintzi*, or anterior phalanges of *H. cf. longipes* (Table 14, Fig. 13F)?

The entire MtIII was described in detail by Heintz *et al.* (1975). As can be seen from figure 1, the lateral metapodials were situated well at the back of the diaphysis. The diaphysis and the epiphyses are deep: the antero-posterior diameters are large in comparison with the breadths (Fig. 2). Similar proportions (big depth relatively to breadth) characterize all the other limb bones and enable to assign to *H. cf. longipes* three tali and the fragmentary metapodials and first phalanx.

Although the material is poor, it gives information about the limb proportions (Fig. 4): compared to the metatarsal length, the length of the first phalanx is short.

## COMPARISONS

Metatarsals of about the same size and proportions (Eisenmann & Sondaar 1989) were found at Pavlodar (*H. longipes*), Karaburun, and Layna (*H. fissuræ*). Of similar proportions but smaller size are the MtIII of La Gloria 4 and Kalmakpai (Eisenmann & Mein 1996).

Pavlodar and Kalmakpai are situated in Kazakhstan. Both faunas bear evidence of dry conditions and are supposed to belong in the MN13 zone, although Kalmakpai would be drier and closer to the Mio-Pliocene boundary



FIG. 1. — *H. cf. longipes*, third metatarsal (ACA-214); **A**, anterior; **B**, medial; **C**, lateral; **D**, posterior views. Scale bar: 10 cm.

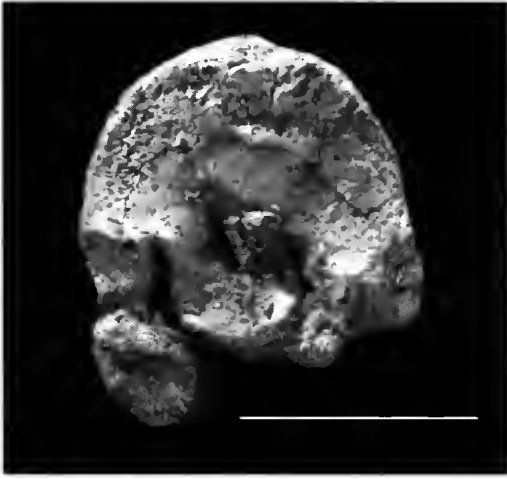


FIG. 2. — *H. cf. longipes*, third metatarsal (ACA-214), proximal view. Scale bar, 3 cm.

(Vangenheim *et al.* 1993). At Pavlodar, Gromova (1952) described two species of hipparions: the larger as *H. longipes*, the smaller as *H. elegans*. Both forms are slender-built. Both have long metapodials and short first phalanges relative to the proximal limb bones (Fig. 4, Table 4). The skull of *H. elegans* has a preorbital fossa; there is no skull of *H. longipes*. Gromova insisted on the morphological resemblances between the teeth of both species, which cannot be differentiated otherwise than by the size, while *H. longipes* seems more adapted to a dry and open environment than *H. elegans* [Gromova's argumentation (1952 : 275) is: in *H. longipes*, the metapodials are longer than in *H. elegans*, the third metatarsal facets for the cuneiforms I and II and for the cuboideum are larger, and the trapezoideum is (at least in some cases) articulated with the third metacarpal; therefore the limbs were longer and a smaller part of the body weight was born by the lateral digits: these (and some other characters) indicate a better specialization for running and therefore a drier and more steppic environment than for *H. elegans*]. But Gromova was puzzled by the great degree of the enamel plication, surprising in dry conditions. In short, *H. longipes* looks like a large *H. elegans*, with possibly more weight born by the central digits, and more robust first phalanges. Both species were recently reviewed by Forsten (1997).

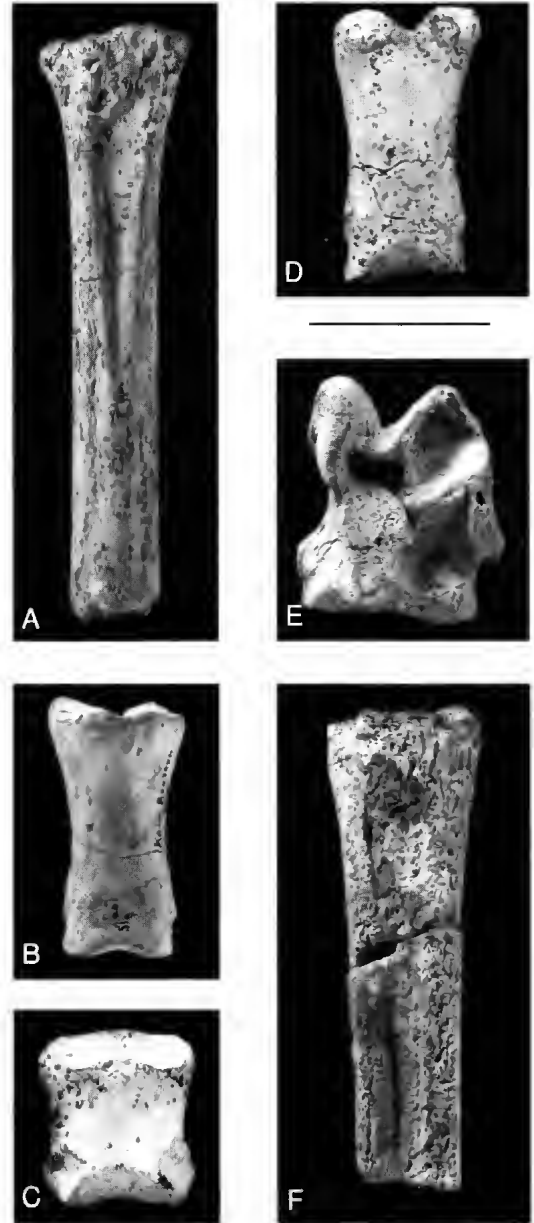


FIG. 3. — *H. cf. longipes*, A, third metatarsal (ACA-55), posterior view; B, first phalanx of the central digit, Karaburun, anterior view; C, posterior (?) second phalanx of the central digit (ACA-84) anterior view; D, first phalanx of the central digit (ACA-82), anterior view; E, talus (ACA-92), posterior view; F, third metacarpal (ACA-56), posterior view. Scale bar: 5 cm.

As can be seen from the table 1, the third metapodials of Pavlodar are slightly smaller than those of Çalta; the same is true for the tali (Table 3). The first phalanges of the central digit are not

only shorter but also more robust (Gromova 1959 : 236).

At Kalmakpai, a few teeth were referred to *H. elegans*, while most of the material, including skulls without fossa, was referred to *H. hippidiodus* by Zhegallo (1978) and to *H. cf. mogoicum* by Forsten (1997). There is some heterogeneity among the metapodials, both in size and in proportions, and some of the metapodials seem too small to fit with the size of the skull (Eisenmann & Mein 1996). Forsten also (1997 : 20) remarked the small size of the limb bones of Kalmakpai, comparative to the large skull. All the upper cheek teeth look alike, however, with rather rounded protocones and a moderately plicated enamel. The lower cheek teeth could be easily referred to *H. cissum*, although, according to Forsten (review of the present paper), the protostylids are better developed in *H. cf. mogoicum*. One first phalanx of the central digit is as long as in *H. longipes* but much more slender. In short, the taxonomy of the hipparion(s) of Kalmakpai is not quite clear.

La Gloria 4 (Spain) is another locality where the fauna indicates dry conditions. It is situated in the middle of MN14 zone. The entire MtIII is like one specimen of Kalmakpai, but the upper cheek teeth are much smaller and have elongated protocones (Eisenmann & Mein 1996). The material is scarce.

*H. fissurae* of Layna (Crusafont & Sondaar 1971) is not very well known either. Although logically it should be closely related to the hipparion of La Gloria 4 (which was indeed referred to *H. fissurae* by Alberdi & Alcalá 1992), the resemblances are not as marked as could be expected (Eisenmann & Mein 1996). From what is known about the limb bones, *H. fissurae* looks rather like the *H. cf. longipes* of Çalta, but is smaller (Fig. 4). Layna is believed to belong in the top of MN15 (Mein 1990).

The precise age of the MtIII collected from the cliffs of Karaburun (Macedonia) is not known (Sondaar & de Bruijn 1979). From Karaburun, there is also a first phalanx, preserved in the collections of the Laboratoire de Paléontologie, MNHN, Paris (Fig. 3, Table 2). Both the MtIII and the first phalanx are very similar to *H. cf. longipes* of Çalta (Fig. 3, Table 4).

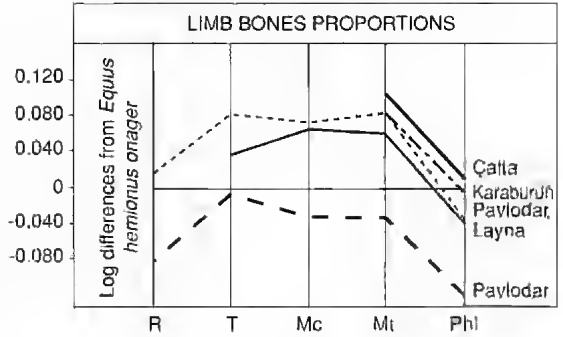


FIG. 4. — Ratio diagrams of lengths of : R, radii; T, tibiae; Mc, third metacarpals; Mt, third metatarsals; Phi, first phalanges. The corresponding data are in table 4. Çalta and Karaburun, *Hipparion cf. longipes*; Pavlodar, *H. longipes* and *H. elegans*; Layna, *H. fissurae*.

#### CONCLUSION

Except for their remarkable slenderness and sometimes large size, all these Late Turolian or Ruscinian hipparions are very poorly known. They all seem to belong in steppe or desertic faunas, but there is no unequivocal evidence that they were more “grazers” than “browsers”. They may have lacked preorbital fossa – if the Kalmakpai skulls without fossa are indeed associated with the slender limb bones. The *H. cf. longipes* of Çalta resembles most closely the Karaburun hipparion; unfortunately, the precise age of the latter is not known.

#### THE ROBUST HIPPARION OF ÇALTA

##### DESCRIPTION

###### Skull

Although we have no absolute proof that the skull fragments do belong to the robust hipparion of Çalta, their relative abundance renders this attribution most probable. There are three fragmentary skulls (Table 5). One belongs to an old adult; it is restricted to the palate, the upper cheek teeth rows and the facial areas. It has no collection number but it is in Ankara; we know it only by photographs (Fig. 5). The length of the upper cheek teeth can be estimated at about 160 mm (Fig. 6). The other two fragments belong to foals (ACA-336, dP2-dP4, M1 not



FIG. 5. — Fragment of an adult skull without number, Ankara; profile. Scale bar: 5 cm.

erupted; ACA-337, dP2-M1, M2 erupting, associated with a mandible). The best preserved of them (ACA-336, Fig. 7) is striking by the breadth and height of the face, and by the concavity below the broad and bulging nasals. There is no preorbital fossa. The orbits are placed very high. The overall impression is not unlike that of a camel skull, and suggests an unusual development of the nasal cavity. Another striking character is the thickness of the post-orbital process (about 20 mm), particularly surprising in a juvenile animal. Although the young age and the state of preservation do not allow certainty, it seems that the nasal opening was deep (the profile view is slightly reminiscent of *H. dermatorhinum* as illustrated by Sefve 1927, plate I). It seems also that there was a contrast between the width of the nasal opening and the small distance between the premaxillaries, like in *Proboscoidiparion sinense* (Sefve 1927, plates VI, VII).

#### Mandible

There is one complete mandible (ACA-337)

associated with the eldest foal fragmentary skull. The definitive I1 are erupting; they are grooved and have cups. The ascending ramus is high, and nearly at a straight angle with the horizontal ramus (Fig. 8). The horizontal ramus is relatively high (Table 6).

#### Upper cheek teeth

In addition to the adult upper cheek series at Ankara (Fig. 6), there are two little worn adult specimens: a left P3 or P4 (ACA-258: 55 mm high, Fig. 9A) and a right M1 or M2 (ACA-72: 51 mm high, Fig. 9B). Both were sectioned at mid-height (Fig. 10A and 10B). The protocones are small, rounded on the vestibular side but flattened on the lingual one. The fossettes are plicated and the pli caballins are multiple. The lacteal upper cheek teeth (Fig. 11A) are large and plicated.

#### Lower cheek teeth

There is no adult moderately worn specimen. The lacteal teeth are illustrated on figure 11B.

### Limb bones

The material is relatively rich (about seventy specimens), with some associations, and well-preserved although some bones are distorted (Tables 7 to 14). As a taphonomical curiosity, it can be noted that out of eight humeri, seven are right, and that out of six tarsi, five are also right. The limb bones are big and very robust. The occurrence of several entire proximal limb bones brings interesting information as to the limb proportions (Fig. 12). Let us stress that the proportions of a single bone (robustness – gracility) should not be confused with relative limb bone proportions: thus, the first phalanges (Fig. 13D, E, G) are robust, meaning that their width is huge relative to their length; they are also long, when compared to more proximal limb bones (Fig. 12); like the first phalanges, the metapodials are robust (Fig. 13A, C) but they are very short relative to the radii and the tibia (Fig. 12).

### Metapodials

The diaphyses of the central metapodials are wide and flat, the depth (antero-posterior diameter) being small relative to the breadth. The attachment areas of the interosseous ligaments uniting the lateral metapodials to the third metapodial are very wide (Fig. 13A, C). They seem situated more on the lateral side of the central metacarpals than in most hipparions. In this respect, the hipparion of Çalta resembles *H. crassum* from Perpignan. The distal supra-articular tuberosities are more developed than in *H. crassum*. All these characters are more pronounced on the metacarpals than on the metatarsals. The lateral metacarpals are especially large and laterally situated, rather like in *Auchitherium*. On the third metacarpals, the articular facets for the fourth metacarpal are in continuity (not divided in one anterior and one posterior facets). So are the facets for the fourth carpal (Fig. 14A). The facet for the fourth carpal (hamatum) is nearly in the same subhorizontal plane as the facet for the magnum. The angulation between the hamatum facet and the magnum facet is rather like in *Equus*, much less than in most hipparions. The fifth metacarpals seem to be fused with the fourth, and can be seen as a distinct tuberosity on two specimens (ACA-134 and ACA-257) out of four

(Fig. 14A). All second metacarpals bear a small facet for a trapezium.



Fig. 6. — Fragment of an adult skull without collection number, Ankara; left cheek teeth row. Scale bar: 5 cm.

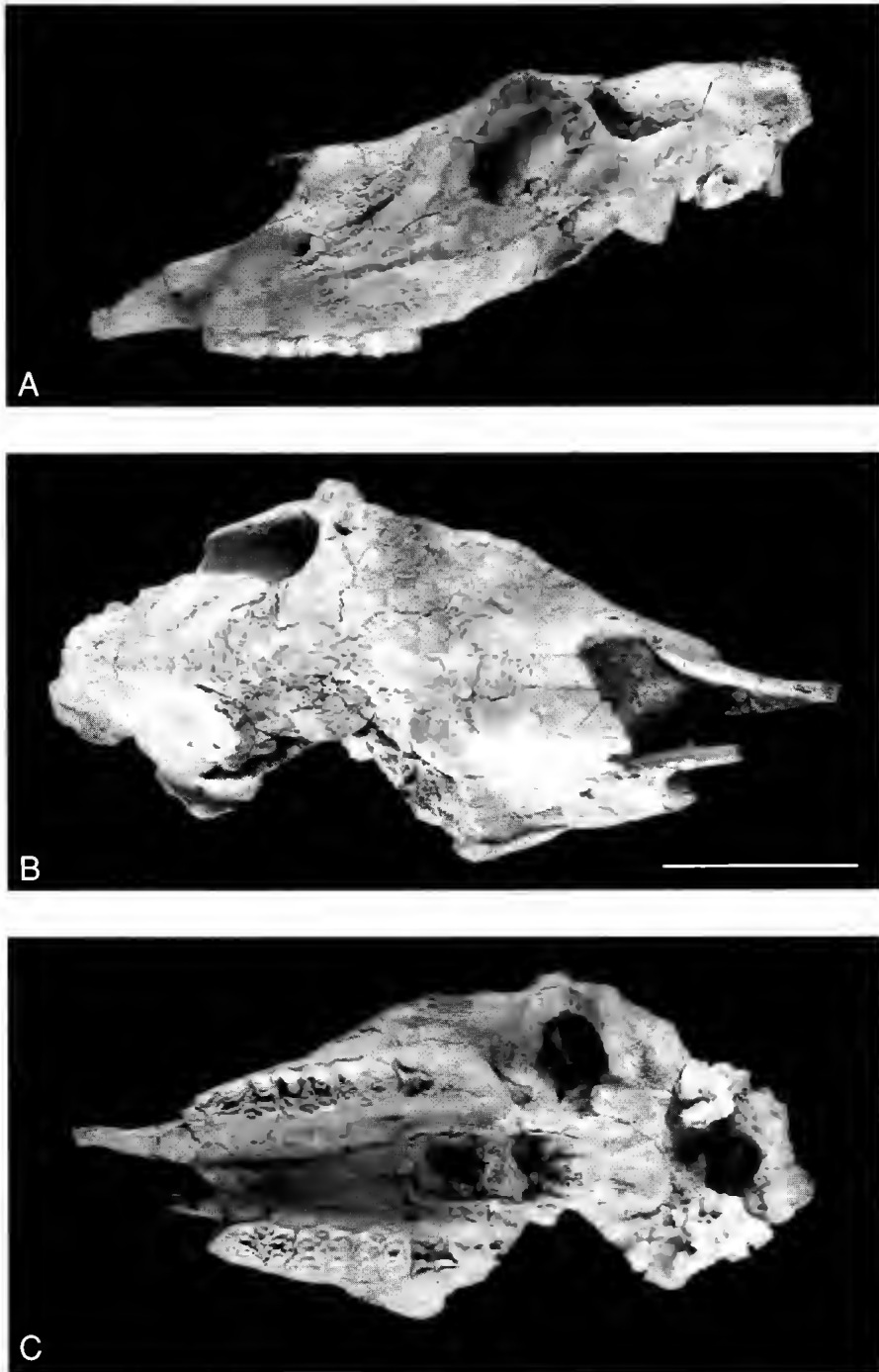


FIG. 7. — Fragment of a juvenile skull (ACA-336); **A**, profile; **B**, dorsal view; **C**, ventral view. Scale bar: 10 cm.





FIG. 8. — Juvenile mandible (ACA-337), profile. Scale bar: 10 cm.

#### *Third phalanges*

Both the anterior and posterior third phalanges are very wide (Fig. 16B, C); the sole is nearly flat (Fig. 15D, F), while it is well excavated in *H. cf. longipes* (Fig. 15B). In a lateral view, the sole appears convex (Fig. 15C, E) and the phalanx rocks on a horizontal plane, while it is stable in *H. cf. longipes* (Fig. 15A). The general shape is reminiscent of *Anchitherium* (Fig. 15G, H). Possibly the robust hipparion of Çalta, or at least its front foot, was subunguligrade like *Anchitherium*, with a large surface of contact with the ground. This feature may be of functional significance for walking on soft ground.

The conjunction of all these particularities leads us to propose a new specific name for the robust hipparion of Çalta.

#### *Hipparion heintzi* n.sp. (Fig. 13A)

**HOLOTYPE.** — Right McIII of the central digit (ACA-49a), associated with the entire McII (ACA-149c) and the proximal part of the McIV (ACA-49b). Collections of the Laboratoire de Paléontologie, MNHN, Paris.

**PARATYPE.** — Third anterior phalanx of the central digit (ACA-125; Fig. 16C)

**DERIVATIO NOMINIS.** — In honour of Emile Heintz as a friendly tribute to his work on Neogene Mammals in general, and to his excavations at Çalta in particular.

**TYPE LOCALITY.** — Çalta, Turkey.

**AGE.** — Ruscinian.

**DISTRIBUTION.** — Turkey.

**DIAGNOSIS.** — Large and robust hipparion, about the size of *H. primigenium* of Höwenegg and *H. brachypus* of Pikermi. Metapodials wide, flat, and extremely short relative to the radii and tibiae. First phalanges of the central digit robust but long relative to the metapodials, radii, and tibiae. Third anterior phalanges extremely wide, flat, and rocking on a horizontal plane, possibly subunguligrade. The fifth metacarpals are fused (or at least tend to be fused) with the fourth. If the skulls do belong to the same species, *H. heintzi* had no preorbital fossa, very high

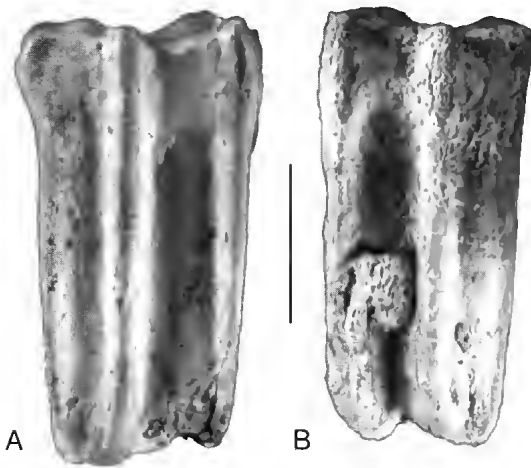


FIG. 9. — A, left P3 or P4 (ACA-258), vestibular view; B, right M1 or M2 (ACA-72), vestibular. Scale bar: 2 cm.

orbits, and a well-developed nasal cavity. The length of the cheek teeth was about 160 mm. The post-orbital process was very thick (at least it is so on the skull ACA-337). The horizontal ramus of the mandible was high.

#### COMPARISONS

Large and robust hipparions with wide and flat diaphyses are known in the Vallesian and the Turolian (Eisenmann 1995), as well as in the Pliocene (Eisenmann & Sondaar 1989). The Vallesian *H. primigenium* and the Turolian *H. brachypus* need not be discussed because they had well-developed preorbital fossae while the fossa is lacking in the skulls referred to *H. heintzi*. There is no definitive information about the facial area in *H. tehicoicum* but Zhegallo (1978: 90) supposes the preorbital fossa was present, because of the association of what he believes to be functionally related characters; at all events, the fossa is present in *H. insperatum*, a probably close relative of *H. tehicoicum* (Qiu *et al.* 1988) or may be even a synonym (Forsten 1992). Anyway, *H. tehicoicum* is clearly different from the Çalta robust form; *H. tehicoicum* has a very shallow mandible, and reduced cups, or no cups at all, on the lower incisors (Qiu *et al.* 1987, fig. 29; Eisenmann 1998). The remaining question therefore is whether the robust hipparion of

Çalta may, or may not, be a close relative or maybe even only a subspecies of *H. crassum* (Alberdi & Aymar 1995).

According to the descriptions by Gervais (1859) and Depéret (1885; 1890) *H. crassum* is characterized by its very large size, plicated upper cheek teeth with rounded protocones, not plicated lower cheek teeth, laterally compressed roots on the incisors, and short and robust third metapodials. A complementary description of the presently available material is in preparation but we may already note several points.

The skull of *H. crassum* mentioned by Depéret (1890) and chosen as lectotype by Forsten (1968) was never described in detail and seems lost. In particular, there is no information about the occurrence of a preorbital fossa. The only measurements given by Depéret are the distance between the prosthion and the posterior border of M3 (325 mm) and the length of the upper and lower cheek rows (respectively 170 and 164 mm). The muzzle was therefore about 155 mm in length, the longest recorded in hipparions.

Several fragmentary mandibles belonging to the collections of the Muséum d'Histoire naturelle de Lyon could be found and restored. The extremely elongated and narrow muzzle points to a selective browser diet (Eisenmann 1998). The incisors are long, straight and grooved, very much like those of African evolved hipparions (Eisenmann 1985, pl. 1). Like in most hipparions, the cups are well-developed and bordered by a wavy enamel.

The upper cheek teeth have ten to thirty-eight fossette plications, multiple plis caballin, and

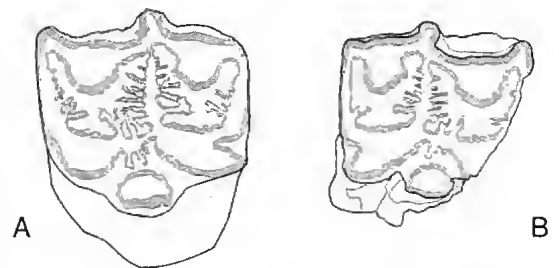


FIG. 10. — A, left P3 or P4 (ACA-258), section at mid-height; B, right M1 or M2 (ACA-72), section at mid-height. Scale bar: 2 cm.

very short and rounded protocones. The sizes at mid crown vary between 21 mm (smallest M1 or M2) and 29 mm (largest P3 or P4). An unworn premolar is 53 mm high; an unworn molar is 49 mm high.

The lower cheek teeth have quite variable enamel patterns and degrees of plication. Little worn teeth may have a nearly caballoid pattern and wrinkled fossettes. When the teeth are more worn (or cut at mid-crown), the enamel is usually (but not always) less wrinkled. Little worn premolars and molars may be up to 54 mm high.

The metapodials are rather wide and flat, although not all of them to the same degree. They seem short relative to the tibiae and to the first phalanges. The articular facets for the fourth carpal and the fourth metacarpal are continuous (Fig. 14B). The attachment areas of the interosseous ligaments are wide. There is an articular facet for the fifth metacarpal (Fig. 14B) observable on two specimens. The metapodials II and IV were situated laterally to the third.

Of *H. crassum* of Perpignan, there are two probably juvenile third central phalanges. Although the retro-osseous apophyses are not developed (possibly because of the young age), the general aspect is more like in usual hipparions: these phalanges are more stable on a horizontal plane than in *H. heintzi*. The third phalanx illustrated by Depéret (1890, pl. XIX, fig. 10) looks very wide (unfortunately, we have not been able to locate the phalanges illustrated by Depéret on this plate).

As already pointed out by Forsten (1968), *H. crassum* is not unlike *H. primigenium*, and the fossils found in its company point also to humid conditions and forest environment (Aymar 1992; Aguilar *et al.* in press).

#### DISCUSSION

The large overall size, the robustness, even the upper cheek tooth morphology, are rather similar in *H. crassum* and *H. heintzi*. The main differences are the larger size of *H. heintzi*, its exaggerated tendency to wide and flat metapodials, and a relatively reduced and subhorizontal facet for the hamatum. Actually, the resemblances are very



FIG. 11. — A, upper lacteal cheek teeth; B, lower lacteal cheek teeth (ACA-337). Scale bar: 3 cm.

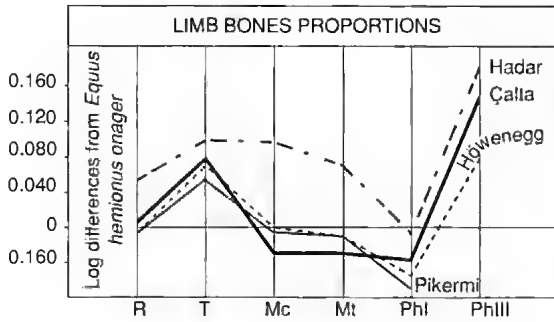


FIG. 12. — Ratio diagrams of lengths of: R, radii, T, tibiae, Mc, third metacarpals, Mt, third metatarsals, Phi, first phalanges. The corresponding data are in table 4. Hadar, *H. cf. afarensis* (AL 155-6); Çalta, *H. heintzi*; Höwenegg, *H. primigenium*; Pikermi, *H. brachypus*.

puzzling in face of the radically different environment evidenced by the associated fauna.

One of the striking characters of *H. heintzi* is the shortness of the metacarpals relatively to the radii. When these lengths are plotted for several hipparions together with the corresponding lengths of mountain and plains zebras (Fig. 17), *H. heintzi* is the only hipparion to come close to the mountain zebra (there are no data for the radius length of *H. crassum*). We were tempted to consider this feature as an evidence of adaptation to climbing steep slopes, as could be also the case of one "capra-like" bovid (Bouvrain, this volume). The shape of the third phalanges is, however, in contradiction with such an interpretation: hooves are usually narrow in climbing ungulates.

Although the material does not permit quite satisfactory comparisons, the shape of the mandible and of the muzzle were probably different in *H. crassum* and *H. heintzi*. *H. crassum* had an extremely elongated muzzle which can be considered as belonging to a browser (Eisenmann 1998). As much as can be seen from the juvenile mandible referred to *H. heintzi*, the muzzle was shorter. When juvenile mandibles of the same age are compared (ACA-337, Pp 206, Pp 209), the ascending ramus and the horizontal ramus are higher in *H. heintzi* relative to the length dP2-Gonion (Table 6).

## BODY WEIGHT ESTIMATIONS

After the present paper was finished, S. Sen asked us for measurements of the lower molars of Çalta hipparions in order to calculate their body weights. The material is very poor or lacking; besides, we were sceptic about the reliability of the technique itself. After some discussion, it was decided that we would estimate body weights, using what techniques we considered to be the best, and compare the results with other authors works.

A previous study (Eisenmann & Karchoud 1982) addressed the question of size correlation between skull and metapodial variables in equids for which one of us (VE) has collected and published numerous data. On a sample of 138 modern equids, it was found that the basi-cranial length is less correlated with the lengths of metapodials than with their widths (in particular the distal supra-articular width of the third metacarpal: MC10) and depths (in particular the distal minimal depth of the medial condyle of the third metacarpal: MC13). This can be understood intuitively, since the skull is "supported" by the sections of the bones, not by their lengths. We considered to using the "section", i.e. the product of these widths and these depths (MC10 and MC13) to see if the correlation would be better, but we had no time to do it. In a recent paper, Alberdi *et al.* (1995) used skeletal data and data on weights of different extant equids to compute regression lines and predict body weights of fossil species. According to them, the body weights correlate best with the depths of the first phalanges, and the minimal depths of the medial condyle of the third metacarpals (MC13). It is interesting to note that the last one also correlates extremely well with the basi-cranial length (Eisenmann & Karchoud 1982).

The problem of body weight correlations with skeletal variables is, however, very difficult because of the poor information on body weights. Individual weights of animals to which the skeletons available in osteological collections belonged are, in general, not recorded. The published "average" data on live animals may be given separately for males and females, or lumped. The size

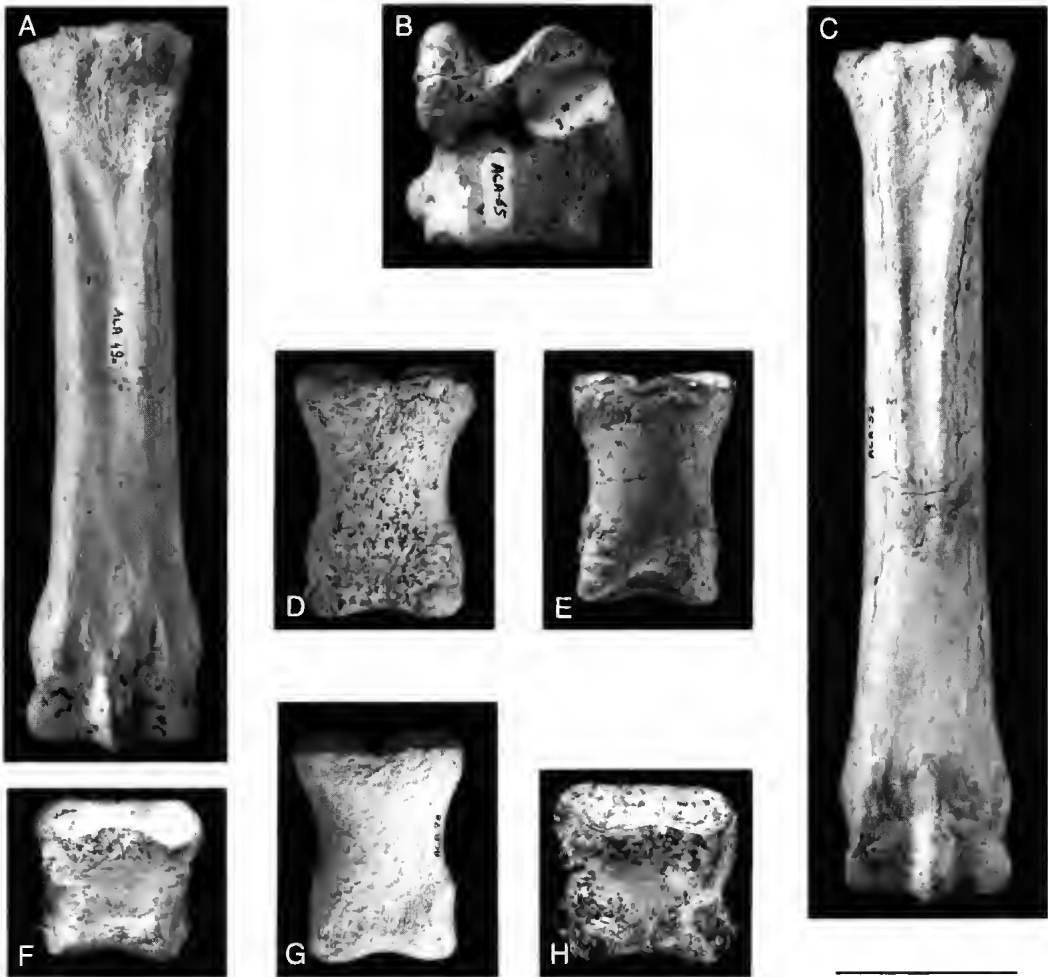


FIG. 13 — A-H, *H. heintzi*: A, metacarpal III (ACA-49A), ventral view; B, talus (ACA-65), ventral view; C, metatarsal III (ACA-52), ventral view; D, first anterior phalanx of the central digit (ACA-106), dorsal view; E, first posterior phalanx of the central digit (ACA-122), dorsal view; F, second phalanx of the central digit (ACA-113), dorsal view. Posterior of *H. heintzi* or anterior of *H. cf. longipes*? G, first anterior phalanx of the central digit (ACA-78), dorsal view; H, second anterior phalanx of the central digit (ACA-81), dorsal view. Scale bar: 5 cm.

of the sample and the range of variation may be not known. Moreover, some published data may be incorrect. Thus a weight of 400 kg for the extinct quagga is very probably excessive: quaggas and plains zebras skeletons and skulls are about the same size; if plains zebras weigh about 235 kg (Alberdi *et al.* 1995; see also Kingdon 1979), quaggas could not weigh nearly the double. One should also consider with caution the value of 350 kg used for Przewalski's horses (Alberdi *et al.* 1995). The most reliable data on

body weight of Przewalski's horses are those recorded for members of the first and second generation at Askania Nova: three adult males weighed 278-297.2 kg; one male, three years old, weighed 260 kg, and two adult females weighed 240 and 280 kg (Groves 1994). We have contacted Dr Zimmermann, a specialist of Przewalski's horses (Zoological Garden of Köln, Germany) who confirmed that, according to her data, the average weight of Przewalski's horses was about 275 kg, not 350 kg.

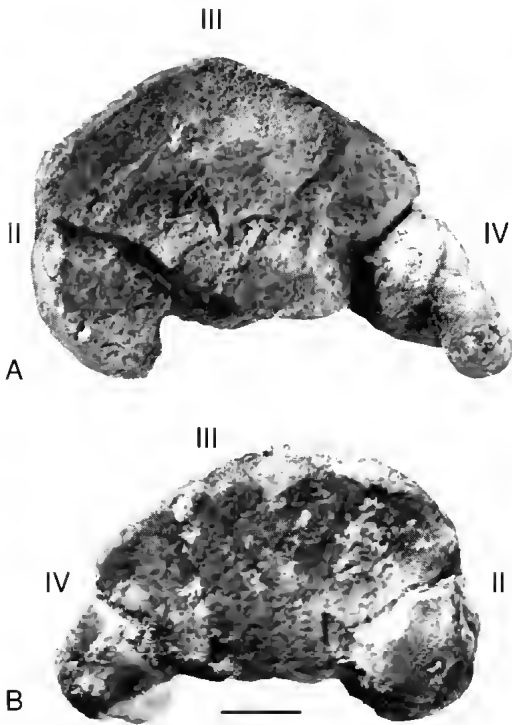


FIG. 14. — A. *H. heintzi*, metacarpals II, III, IV, and V (ACA-257), proximal view; B. *H. crassum*, metacarpals II, III, and IV (PER 48), proximal view. Scale bar; 1 cm.

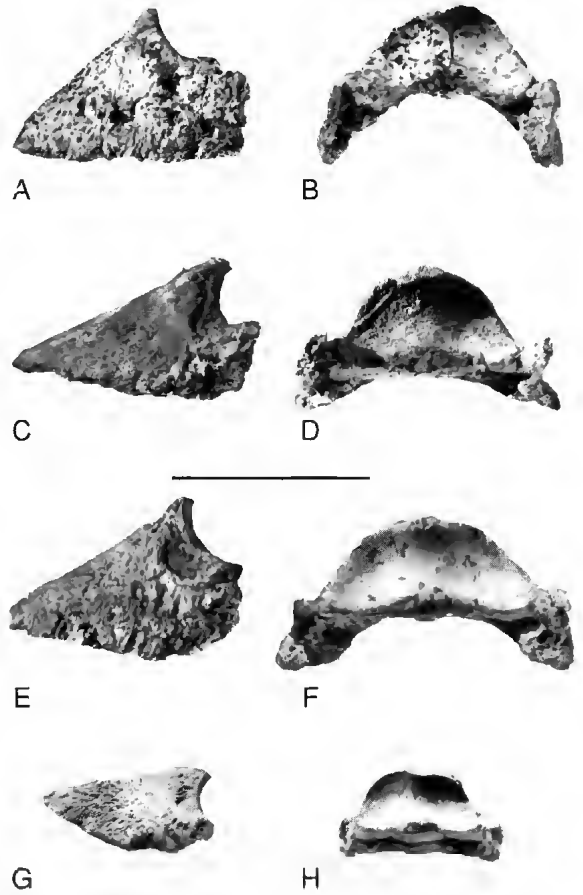


FIG. 15. — *H. cf. longipes*, third posterior (?) phalanx of the central digit (ACA-87); A, profile; B, articular view; *H. heintzi*, third posterior phalanx of the central digit, ACA-89 C, profile, D, articular view. *H. heintzi*, third anterior phalanx of the central digit (ACA-125); E, profile; F, articular view. *Anchitherium aurelianense*, Sansan, third anterior phalanx of the central digit (Sa4997); G, profile; H, articular view. Scale bar: 5 cm.

In spite of all these difficulties, we tried to see what could be done with the information at our disposal that we judged reliable (Table 15). Data on body weights of individual domestic horses and donkeys were found in the collections of the Institut für Haustierkunde of Kiel (Germany), and of the Comparative Anatomy Laboratory, Paris (France). For Przewalski's horses, we accepted an average body weight of 275 kg (Groves 1994; Zimmermann pers. com.), Body weights of Hartmann's zebras come from Joubert (1974) and Penzhorn (1988). Kingdon (1979) reports body weights of plains zebras and Grévy's zebras. The maximum weight of the Poitou donkeys was taken from Audiot (1977). Data on skulls, metapodials, and teeth are our own (most of them published in Eisenmann 1979, 1980). For Przewalski's horses, we have taken care to use only the osteological material of old collections (mostly St Petersburg and Moscow). For moun-

tain zebras, we have used only the data on the subspecies *E. zebra hartmannae* (which is larger than *E. zebra zebra*).

ESTIMATIONS OF BODY WEIGHT BASED ON THE THIRD METACARPALS

*Dispersion diagram of weight versus distal depth of McIII (MC13)*

Since the data are very scanty, we did not calculate regression lines but just plotted our values (Fig. 18). As can be seen, similar weights (around 140 kg) may be found in animals with different

values of MC13: 19.5 to 22 mm. On the other hand, similar values of MC13 (between 28 and 28.5 mm) may correspond to quite different body weights: 207 kg for a donkey (Kiel No. 1395), 263 kg for a domestic horse (Kiel No. 131431), 275 kg for an average Przewalski's horse, 343 kg (maximum for Hartmann's zebras), and 400 kg for an average Grévy's zebra. Note that the domestic horse plots close to the average Przewalski's horse.

*Scatter diagram of weight versus product of distal depth of McIII (MC13) by distal width (MC10)*

The values for domestic horses and donkeys are better aligned (Fig. 19) but the wide range of variation discussed above still exists for values of the product comprised between 1200 and 1300 square millimeters. It looks as if donkeys, horses, and plains zebras were on a line with a smaller intercept than the lines of Hartmann's and Grévy's zebras.

One possible reason may lie in the different sizes of the skulls. Indeed, values of 28–28.5 mm of the distal depth of the medial condyle (MC13) correspond to basilar lengths of: 452 mm in the donkey, 492 mm in the domestic horse, an average of 487 mm in eleven Przewalski's horses, a maximum of 510 mm in forty-six Hartmann's zebras, and an average of 532 mm in fifty-one Grévy's zebras (Table 15). Although this particular explanation (skull size) may be incorrect, or play a minor role, it is clear that body weight estimations cannot be accurate if they take into account only one parameter, because one parameter does not reflect the whole anatomical specificity of a taxon.

*Computed regressions*

Alberdi *et al.* (1995) have published tables of correlation between weights and skull, teeth and limb bone measurements in modern equid species, and given corresponding equations for predicting body weights. According to them, one of the best predictors is a distal depth of the third metacarpal: 9.39% for the Standard Error of the Estimate. Their computations were performed on natural logarithmic values (Ln).

Following the advice of Leslie Marcus, we have tested the equations proposed by Alberdi *et al.*

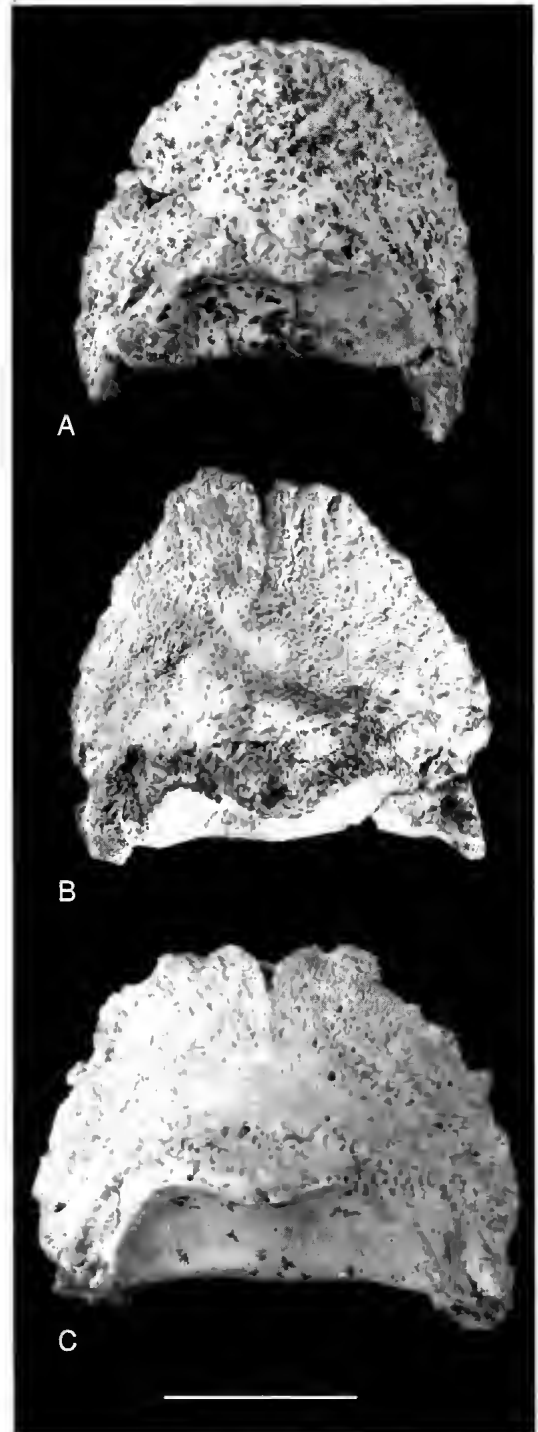


FIG. 16. — A, *H. cf. longipes*, third posterior (?) phalanx of the central digit (ACA-87), dorsal view; B, C, *H. heintzi*; B, third posterior phalanx of the central digit (ACA-89), dorsal view; C, third anterior phalanx of the central digit (ACA-125), dorsal view. Scale bar: 3 cm.

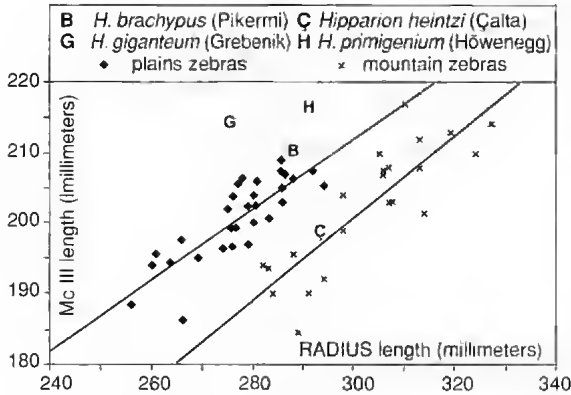


FIG. 17. — Scatter diagram of third metacarpal and radius lengths in equids. In the mountain zebras, the metacarpal is shorter relative to the radius than in the plains zebras. *H. heintzi* is the only "robust" hipparion to plot close to the mountain zebras.

(1995) on the means calculated with the data in our table 15 and on the maximal values for the Poitou donkeys. It is interesting to note (Table 16) that the best estimations are not always obtained with the same variables: MC10 gives less errors for Przewalski's horses, donkeys, and Hartmann's zebras; MC13 gives better estimates for the other forms. The weight of Przewalski's horses is notably overestimated (23.3 and 37.5% error). The percentage of error for the weight of the Poitou donkey is small with MC10 (7.6%) large with MC13 (36.3%).

Using the same data, we have also computed new slopes and intercepts for three metacarpal variables. The equations are:

$$\begin{aligned} \text{Ln of the weight} = \\ - 5.768 + 3.011 (\text{Ln MC10}). R = 0.94 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{Ln of the weight} = \\ - 3.152 + 2.665 (\text{Ln MC13}). R = 0.92 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{Ln of the weight} = \\ - 4.525 + 1.434 (\text{Ln of the product of MC10 by MC13}). R = 0.94 \end{aligned}$$

The correlation is better for MC10 and its product by MC13, than for MC13. As could be

expected, since the animals tested were also used to compute slopes and intercepts, our error percentages are less than those obtained with Alberdi *et al.* (1995) equations (Table 16). For the product of MC10 by MC13, the errors are intermediate between errors for MC10 and errors for MC13. This product does better only for the weight of small donkeys (overestimated by MC13, and underestimated by MC10).

It is more interesting to remark that, whatever the equations used, the weight of Grévy's zebras is overestimated, while the weight of Przewalski's horses is underestimated. As noted above for the diagrams of dispersion, the regression lines of these two forms differ probably by the intercepts; the regression computed for all equids together is a compromise; it cannot provide correct predictions for every species.

#### ESTIMATIONS OF BODY WEIGHT BASED ON THE THIRD METATARSALS

On the whole, the observations made for third metacarpals are valid for third metatarsals.

The equations computed with our data are:

$$\begin{aligned} \text{Ln of the weight} = \\ - 4.362 + 2.634 (\text{Ln MT10}). R = 0.93 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{Ln of the weight} = \\ - 4.552 + 3.100 (\text{Ln MT13}). R = 0.94 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{Ln of the weight} = \\ - 4.585 + 1.443 (\text{Ln of the product of MT10 by MT13}). R = 0.94 \end{aligned}$$

Error percentages are compared in table 16.

#### ESTIMATIONS BASED ON A TOOTH

Using the surface of an *Equus* tooth [occlusal length (Ol) multiplied by occlusal breadth (Ob)] to predict weight seems an enterprise doomed to give approximations such as "it is a small horse", or "it is a big horse". There are many reasons for that. First there is the matter of tooth wear, which reduces the occlusal surface; then the technique of measure (with or without cement); then the individual intraspecific variation which is much bigger for teeth than for limb bones. Moreover, some equids are microdont, and others macrodont. For example, the index of the



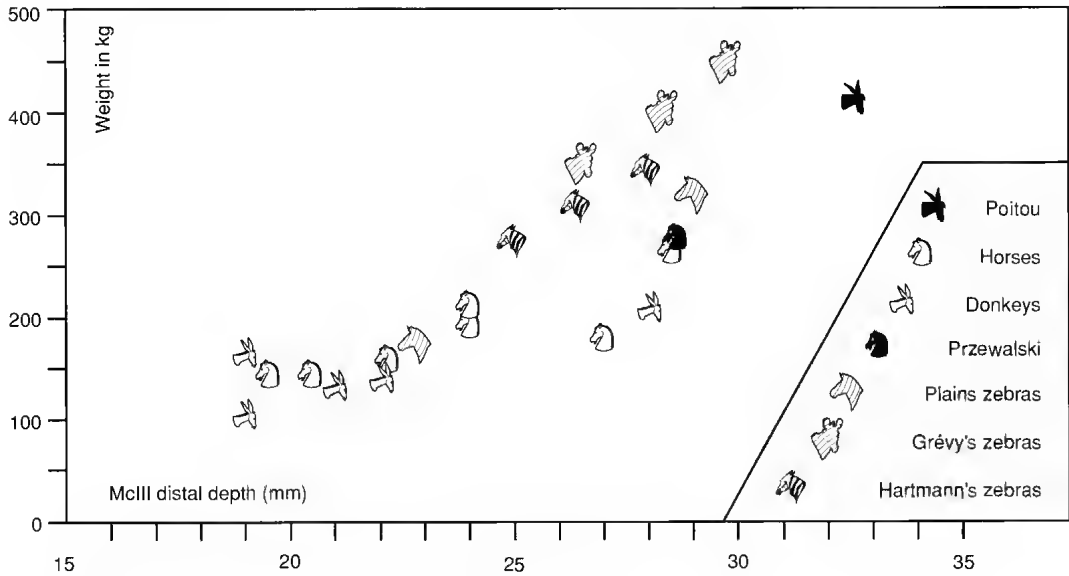


FIG. 18. — Scatter diagram of the body weight versus the distal minimal medial depth of the third metacarpal (MC13).

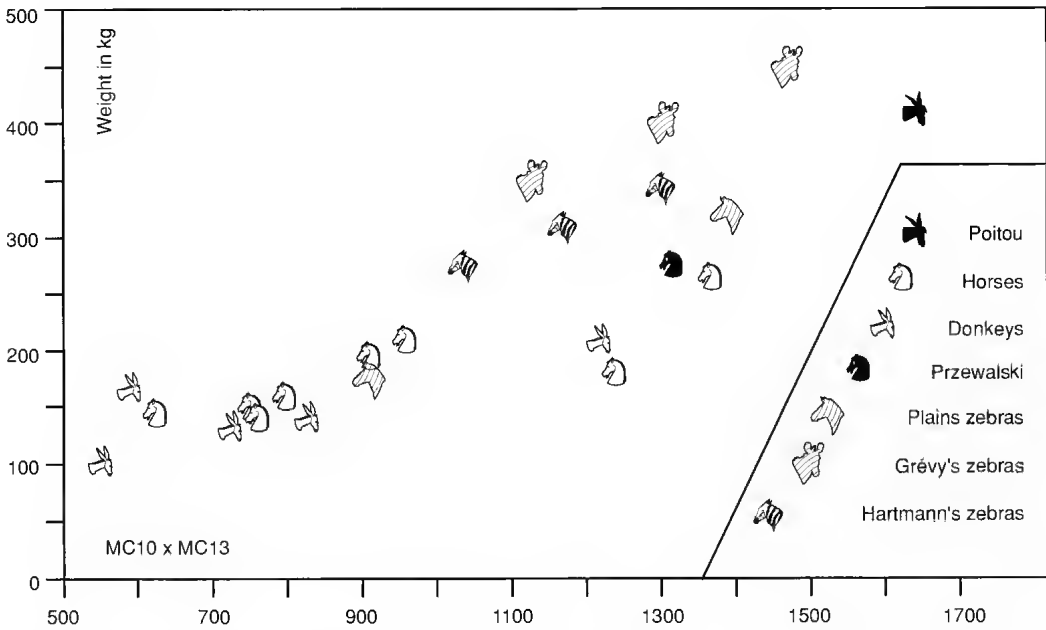


FIG. 19. — Scatter diagram of the body weight versus the product of the distal maximal supra-articular breadth (MC10) by the distal minimal medial depth of the third metacarpal (MC13).

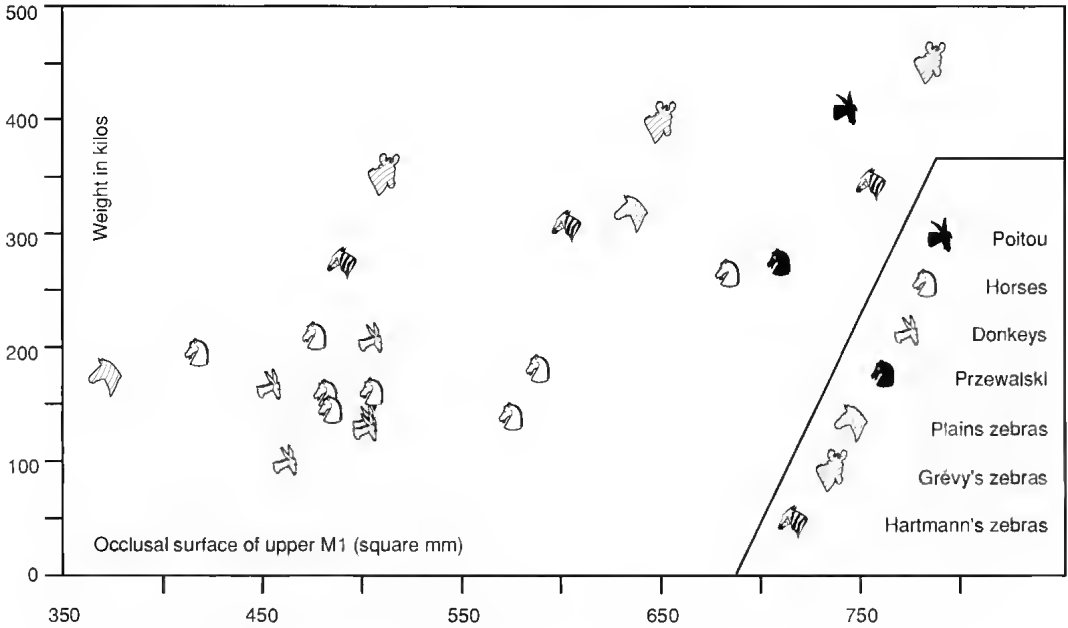


FIG. 20. — Scatter diagram of the body weight versus the occlusal surface of the upper M1.

occlusal surface of M1 to the product  $MC10 \times MC13$  is 54% in Przewalski's horses, but less than 50% in Grévy's zebras.

#### Scatter diagram of weight vs occlusal surface of upper M1

As could be expected, and as can be seen on figure 20, horses tend to have relatively bigger occlusal surfaces than Grévy's zebras. All the points are, however, quite scattered.

#### Computed regressions

As noted by Alberdi *et al.* (1995), dental variables are not very good to predict body mass. We have compared the percentages of error in the same ways as for the metapodial variables (Table 16). Using the equation of Alberdi *et al.* (1995), weights are quite overestimated for horses and donkeys.

The equation computed with the means calculated on the data of table 15, and on the maximal values for the Poitou donkeys is:

$$\text{Ln of the weight} = -6.388 + 1.873 (\text{Ln surface M1}). R = 0.82$$

It tends to overestimate the weights of horses (because they are relatively macrodont), and underestimate the weights of the (relatively microdont) zebras (Table 16).

Although there exists a correlation ( $R = 0.82$ ) between the occlusal surface of the upper M1 and the body weight, it does not grant an acceptable estimation of the latter.

#### ESTIMATIONS IN THE HIPPARIONS OF ÇALTA AND PAVLODAR (Fig. 21)

For *H. heintzi*, the techniques based on the metacarpal and metatarsal variables, whatever the equations used, give estimations comprised between 300 and 360 kg. When the estimations are done from the surface of the M1, values of 240 to 280 kg are found. According to the index of the occlusal surface of M1 to the product  $MC10 \times MC13$ , which is less than 43%, *H. heintzi* is quite microdont, so naturally the weight will be underestimated using tooth size as predictor. For *H. heintzi*, the body weight is probably better estimated by the metapodial variables.

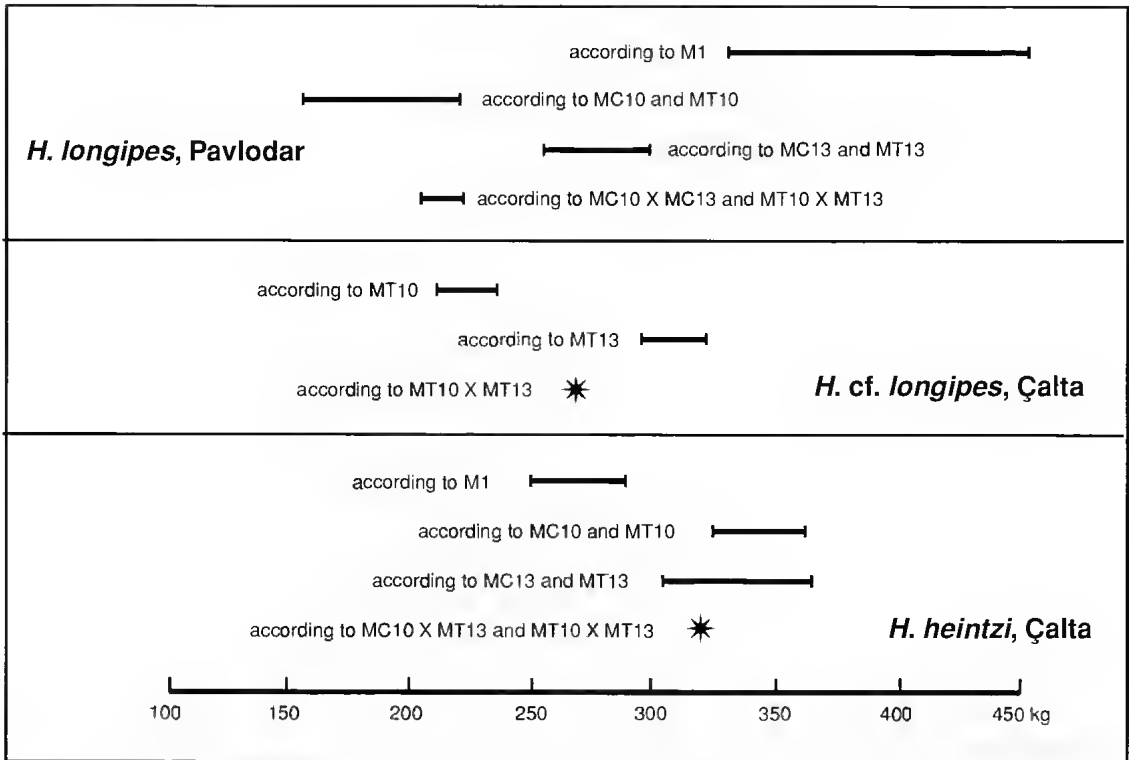


FIG. 21. — Comparison of hipparion body weight estimations based on the surface of the upper M1, and on various metapodial variables: **MC10**, **MT10**, distal maximal supra-articular breadths of McIII and MtIII; **MC13**, **MT13**, distal minimal medial depths of McIII and MtIII; **MC10 × MC13** and **MT10 × MT13**, products of distal maximal supra-articular breadths by the distal minimal medial depths in McIII and MtIII.

For *H. cf. longipes* of Çalta, using the metatarsal equations (there are no teeth and no distal metacarpals), the estimated weights range from 212 to 323 kg. *H. cf. longipes* differs from all the equids used to compute these equations by a very narrow and very deep distal MtIII. Consequently the equations based on MT10 give much smaller estimations than those based on MT13. In this case, it is probably safer to use the product of MT10 by MT13 and estimate the weight at about 256 kg.

More problems arise in the case of *H. longipes* of Pavlodar. We have no data on the size of its teeth other than those published by Gromova (1952) who has probably included the cement in her measurements. If we use these data, *H. longipes* appears extremely macrodont: the indices of the occlusal surface of M1 to the products MC-MT10 × MC-MT13 are more than 66%. Accordingly, weights estimated on the M1 surfa-

ce range from 331 to 457 kg (more than for *H. heintzi*!). On the other hand, weights estimated on MC10 and MT10 range only from 158 to 221 kg. Using the products of MC10 × MC13 and MT10 × MT13 gives a (probably not too bad) weight estimate of 210-222 kg.

#### CONCLUSIONS

Different forms of *Equus* are not constructed in the same way: some have big heads, some have wide or deep bones, some have small teeth. Equations computed on any variable, for all forms of *Equus*, will result in compromises: the weights of some species will be correctly estimated, the weights of other species will be over- or underestimated. In practice, the tooth surface is among the worse parameters to predict body weight. Estimations based on limb bones widths and/or depths are more reliable. In some cases, it

may be safer to combine width and depth (using their product). In *H. longipes* for example, metapodials are extremely narrow and deep; such morphologies, unknown in modern *Equus*, could not be considered when computing the equations. Thus the *Equus* equations give fantastic indications for the weight of this hipparion: 158 or 177 kg according to the width of the McIII; 263 or 296 kg using the depth of the same bone. Tentatively, we propose weights of 300-350 kg for *H. heintzi*, 250-260 kg for *H. cf. longipes* of Çalta, and 210-220 kg for *H. longipes* of Pavlodar.

As always, the most difficult part of the work is to find reliable data. One must constantly be aware that the use of statistical equations cannot improve poor and rare data. Confidence in the results should be more proportional to the quality of the data, than to the sophistication of the methods.

## CONCLUSIONS

The rodents of Çalta (Sen 1977) bear evidence of a steppe environment. The presence of *Pliospalax* (16% of the rodents) and the high number of the gerbilline *Pseudomeriones abbreviatus tchaltuensis* (56.8% of the rodents) are remarkable in this aspect. The low specific diversity of the fauna (but there are two equids) suggests an also somewhat isolated biotope. Both are well in accord with the geographic situation of Çalta (Central Anatolia) and the altitude (more than 1000 m, probably the same now and during the Pliocene). Both are at the opposite of what we know of Perpignan which is located near the Mediterranean and yielded a diversified fauna (but with one equid only) belonging in a forest environment.

During the Pliocene, Old World hipparions become rare in comparison with other large herbivorous ungulates like bovids and cervids (Sen *et al.* 1978). They also show extreme specializations: dolichopodial and slender hipparions like *H. cf. elegans* at La Gloria 4 (Eisenmann & Mein 1996) and *H. fissurae* at Layna (Crusafont & Sondaar 1971) or brachypodial and robust forms like *H. crassum* at Perpignan. The dolichopodial and slender forms are found in arid contexts,

while *H. crassum* is part of a humid fauna. What is unique about Çalta, is the occurrence of a brachypodial and robust hipparion in an arid context. Surprisingly enough, the robust *H. heintzi* is even more abundant than the slender *H. cf. longipes*.

We tentatively propose that *H. heintzi* was a subunguligrade walking on a soft soil. The occurrence and abundance of *Pseudomeriones* and *Pliospalax* (burrowing species) are consistent with this hypothesis. The fragmentary skulls referred to *H. heintzi* may have borne nasal specializations (like what may be found in camels and saigas) consistent with an arid climate. But we are fully aware that our interpretation would have been quite different in other contexts. Had we not had the extremely wide third phalanges at our disposal, we would have interpreted the shortness of the metapodials relative to the proximal limb bones as an adaptation for climbing. Had the rest of the fauna not been so clearly steppic, we would have taken the robustness of the metapodials as evidence of a humid climate.

Inside the same genus, different species frequently associate similar characters in different ways (Eisenmann & Mein 1996; Forsten 1997; Eisenmann 1998). A species may be recognized by its own, peculiar, mosaic of characters but each character taken separately is not diagnostic of the species. At most, an isolated character may give an ecological hint, although some of the classically accepted "hints" do not seem to fit with what we suppose about Çalta: such is the case of the robustness of the bones and the high degree of enamel plication of *H. heintzi* that are usually considered as tokens of humidity.

## Acknowledgements

We wish to thank particularly N. Durand and Ph. Richir for their patient and skilful help in curating the fossils, M. Lemoine for the beautiful sections of the teeth, H. Lavina for their scanning and the artistic diagrams, D. Merlette and D. Serrette for the photographs, and F. Pilard for the composition of the plates. M.-T. Alberdi, A. Forsten, L. Marcus, and W. Zimmermann contributed to this paper by various explanations, discussions, and advices.

## REFERENCES

- Alberdi M.-T. & Alcalá L. 1992. — El genero *Hipparion* en la fossa de Alfambra — Teruel. *Paleontología i Evolucio* 23: 105-109.
- Alberdi M.-T. & Aymar J. 1995. — Étude et comparaison des restes d'*Hipparion crassum* Gervais (Perissodactyla, Mammalia) provenant de la nouvelle localité « Le Soler (Lit de la Têt) », Pyrénées Orientales, France. *Estudios Geológicos*, Madrid 51: 75-82.
- Alberdi M. T. Prado J. I. & Ortiz-Jaureguizar E. 1995. — Patterns of body size changes in fossil and living Equini (Perissodactyla). *Biological Journal of the Linnean Society* 54: 349-370.
- Aguilar J.-P., Legendre S., Michaux J. & Montuire S. 1998. — Pliocene mammals and climatic reconstruction in the Western Mediterranean area, in Wrenn J. H., Suc J.-P. & Leroy S. A. G. (eds), *The Pliocene: Time of change*, *American Association of Stratigraphic Palynologists*: 109-120.
- Audiot A. 1977. — *Le Baudet du Poitou et la production mulassière en 1977*. Institut National de la Recherche Agronomique, CNRS, Jouy-en-Josas. Mémoire de fin d'études, 129 p.
- Aymar J. 1992. — Nouvelles découvertes de Vertébrés dans le Pliocène (Ruscinién) du Roussillon. *Naturalia Rusciniensis* 2: 5-24.
- Crusafont M. & Sondaar P. Y. 1971. — Une nouvelle espèce d'*Hipparion* du Pliocène terminal d'Espagne. *Palaeovertebrae* 4: 59-66.
- Depéret C. 1885. — Description des Vertébrés fossiles du terrain pliocène du Roussillon. *Ordre des Solipèdes*, *Annales des Sciences géologiques* 17: 187-196.
- 1890. — Les animaux pliocènes du Roussillon. *Mémoires de la Société géologique de France*, Paléontologie, 3, 194 p.
- Eisenmann V. 1979. — Les métapodes d'*Equus* sensu lato (Mammalia, Perissodactyla). *Geobios* 12 (6): 863-886.
- 1980. — Les Chevaux (*Equus* sensu lato) fossiles et actuels : crânes et dents jugales supérieures. *Cahiers de Paléontologie* 186 p.
- 1985. — Les Équidés des gisements de la vallée de l'Omo en Éthiopie (collections françaises) in Les Faunes plio-pléistocènes de la basse vallée de l'Omo (Éthiopie), Tome 1 : Perissodactyles, Artiodactyles (Bovidae), *Cahiers de Paléontologie*, Travaux de Paléontologie est-africaine, CNRS (eds), Paris: 13-55.
- 1995 — What metapodial morphometry has to say about some Miocene Hipparions: 148-162, in Vrba E. S., Denton G. H., Partridge T. C., Burckle L. H. (eds), *Paleoclimate and Evolution, with Emphasis on Human Origins*. Yale University Press, New Haven and London.
- 1998. — Folivores et rondeurs d'herbe : forme de la symphyse mandibulaire des Équidés et des Tapiridés (Perissodactyla, Mammalia). *Geobios* 31(1): 113-123.
- Eisenmann V. & Karchoud A. 1982. — Analyses multidimensionnelles des métapodes d'*Equus* sensu lato (Mammalia, Perissodactyla). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, série 4, C 4 (1-2): 75-103.
- Eisenmann V., Alberdi M.-T., De Giuli C. & Staesche U. 1988. — Methodology, in: Woodburne M. & Sondaar P. (eds), *Studying fossil horses, Collected papers after the "New York International Hipparion Conference, 1981"* Volume I. E. J. Brill, Leiden, 71 p.
- Eisenmann V. & Sondaar P. Y. 1989. — Hipparions and the Mio-Pliocene boundary. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana* 28 (2-3): 217-226.
- Eisenmann V. & Mein P. 1996. — Revision of the faunal list and study of *Hipparion* of the Pliocene locality of La Gloria 4 (Spain). *Acta Zoologica Cracoviensis*, Krakow 39 (1): 121-130.
- Forsten A. M. 1968. — Revision of the Palearctic *Hipparion*. *Acta Zoologica Fennica* 119, 134 p.
- Forsten A. 1992. — *Hipparion ichicoicicum* Ivanjev, une forme particulière d'Équidés tridactyle pliocène d'Asie. *Geobios* 25 (2): 167-173.
- 1997. — A review of Central Asiatic hipparions (Perissodactyla, Equidae). *Acta Zoologica Fennica* 205: 1-26.
- Gervais P. 1859. — Sur une nouvelle espèce d'*Hipparion* découverte auprès de Perpignan. *Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences*, Paris 48: 1117-1118.
- 1869. — Nouvelle espèce d'*Hipparion* découverte auprès de Perpignan dans le terrain miocène supérieur. *Zoologie et Paléontologie générales*: 154-156.
- Ginsburg L., Heintz E., Sen S. 1974. — Le gisement pliocène à Mammifères de Çalta (Ankara, Turquie). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, Série D, 268: 2739-2742.
- Gromova V. I. 1952. — *Hipparion* (rod *Hipparion*) po materialam Taraklii, Pavlodara i drugim. *Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR* 36, 475 p. [in Russian].
- Groves C. P. 1994. — Morphology, Habitat, and Taxonomy: 39-59. in Boyd L. and Houpt K. A. (eds), *Przewalski's horse, the history and biology of an endangered species*. State University of New York Press.
- Heintz E., Ginsburg L. & Sen S. 1975. — *Hipparion langipes* Gromova du Pliocène de Çalta (Ankara, Turquie), le plus dolichopodial des hipparions. *Koninkl. Nederl. Akademie van Wetenschappen, Proceedings, Series B*, 78 (2): 77-82.
- Joubert E. 1974. — Size and growth as shown by pre- and postnatal development of the Hartmann zebra *Equus zebra hartmannae*. *Madoqua*, serie 1, 8: 55-58.
- Kingdon J. 1979. — East African mammals: 120-179, in *An atlas of evolution in Africa*, volume III B.

- Equids. Academic Press.
- Mein P. 1990. — Updating of MN zones: 73-90, in Lindsay E. H. *et al.* (eds), *European Neogene Mammal Chronology*. Plenum Press, New York.
- Penzhorn B. L. 1988. — *Equus zebra*. *Mammalian Species* n° 314: 1-7.
- Qiu Zhansiang, Huang Weilong & Guo Zhihui 1988. — The Chinese Hipparionine Fossils. *Palaeontologica sinica*, Beijing, 175, New Series C, 25, 250 p.
- Sefve I. 1927. — Die Hipparionen Nord-Chinas. *Palaeontologia sinica*, Peking, Series C, 4 (2), 93 p.
- Sen S. 1977. — La faune de Rongeurs pliocènes de Çalta (Ankara, Turquie). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, série 3, 465, Sciences de la Terre 61 : 89-171.
- Sen S., Heintz É., Ginsburg L. 1974. — Premiers résultats des fouilles effectuées à Çalta, Ankara, Turquie. *Bulletin of the Mineral Research and Exploration Institute of Turkey* 83: 112-118.
- Sen S., Sondaar P. Y. & Staesche U. 1978. — The biostratigraphical applications of the genus *Hipparion* with special reference to the Turkish representatives. *Kon. Ned. Akad. Wetensch., Proceedings*, series B, 81 (3): 370-385.
- Simpson G. G. 1941. — Large pleistocene felines of North America. *American Museum Novitates*, New York 1136: 1-27.
- Sondaar P. Y. & Bruijn H. de 1979. — Hipparion, a useful tool for biostratigraphic zonation. *Annales Géologiques des Pays Helléniques Tome Hors série 3*: 1123-1126.
- Vangenheim E. A., Vislobokova I. A., Godina A. YA., Dmitrieva E. L., Zhegallo V. I., Sornikova M. V. & Tleuberina P. A. 1993. — O vozraste fauny mlekopitajushchikh iz karabulakskoi sviry na r. Kalmakpai (Zaisanskaya vpadina, vostochnyi Kazakstan). Stratigrafia. *Geologicheskaya Korrelatsiya* 1 (2): 37-44 [in Russian].
- Zhegallo V. I. 1978. — Gippariony Tsentral'noj Azii. *Sovmestnaya Sovetsko-Mongol'skaya paleontologicheskaya Ehkspeditsiya*, Trudy 7: 152 p [in Russian].

Submitted for publication on 10 July 1997;  
accepted on 10 October 1997.

APPENDIX  
MEASUREMENTS AND STATISTICS

TABLE 1. — *H. longipes* (Pavlodar: PIN 2346-6867 and PIN 2413-5030) and *H. cf. longipes* (Çalta, ACA), third metacarpal and third metatarsals, measurements in millimeters. Estimated dimensions between brackets.

McIII or MtIII	McIII ACA-56	McIII Pavlodar	MtIII Pavlodar	MtIII ACA-214	MtIII ACA-209	MtIII ACA-55 juv
Maximal length		255.0	300.0	318.0		
Minimal breadth	29.0	27.0	28.5	29.5	28.3	24.0
Depth at the same level	27.3	26.0	30.0	30.0	27.0	24.0
Proximal articular breadth	[44.5]	42.0	46.0	42.0		42.0
Proximal articular depth	[32]	28.0		35.0		35.0
Distal maximal supra-articular breadth		37.0	39.0	40.0		
Distal maximal articular breadth		36.9	39.0	[37]		
Distal maximal depth of the keel		29.5	33.0	[34]		
Dist. min. depth of the medial condyle		26.7	26.0	28.0		
Dist. maximal depth of med. condyle		27.5	30.0	31.0		
Diameter facet 3rd carpal or tarsal	38.5	36.0	39.0	40.0		39.0
Diameter facet 4th carpal or tarsal	11.5	11.0		11.0		11.0

TABLE 2. — *H. cf. longipes* from Karaburun (Slq) and Çalta (ACA): first, second and third phalanges of the central digit, measurements in millimeters. Estimated dimensions between brackets. **tuber.**, tuberosities.

	Phi ACA-82	Phi ACA-124	Phi Slq 1915	PhII ACA-84	PhIII ACA-87
Maximal length	75.0		74.0	48.0	56.0
Anterior length				37.5	53.5
Maximal breadth					64.0
Minimal breadth	29.0		26.9	36.5	
Proximal breadth	[40]	43.0	39.1	42.5	
Proximal depth	[34]	32.0	33.8	29.0	
Distal breadth at tuber.	[33]			42.0	
Distal articular breadth	[34]		32.0	24.0	
Distal articular depth			19.0		
Articular breadth					39.0
Articular depth					24.0
Circumference					145.0

TABLE 3. — *H. cf. longipes* of Çalta and *H. longipes* of Pavlodar. **Tali**, measurements in millimeters. **Max.**, maximal; **diam.**, diameter. The measurements for *H. longipes* of Pavlodar are average on 9 specimens (Gromova 1952). The first one is not exactly the same (medial height in Gromova).

Tali	ACA-259	ACA-63	ACA-92	<i>H. longipes</i>
Maximal length	65.0	62.5	65.0	[61.1]
Max. diam. medial condyle	63.0	64.0	61.5	
Maximal breadth	52.0	58.0	55.0	55.9
Breadth of trochlea	25.7	25.0	26.5	
Distal articular breadth	45.2	50.0	48.0	45.5
Distal articular depth	40.0	41.0	37.0	34.5
Maximal medial depth	52.0	52.5	49.0	49.1

TABLE 4. — Lengths in millimeters of humeri (**H**), femora (**F**), radii (**R**), tibiae (**T**), third metacarpals (**Mc**), third metatarsals (**Mt**), first phalanges (anterior and posterior) of the central digit (**PhI**). For the femora of hipparions, the length is from caput femoris to lateral condyle. For the other limb bones, the lengths are maximal. Maximal breadth of the third anterior phalanx of the central digit (**PhIII**). **n**, number of specimens.

		H	n	F	n	R	n	T	n
<i>E. hemionus onager</i>		241.3	10	329.7	10	293.5	10	313.0	10
<i>H. longipes</i>	Pavlodar			335.0	1	304.0	1	378.0	1
<i>H. fissurae</i>	Layna							340.0	1
<i>H. elegans</i>	Pavlodar	213.0	2			242.2	5	307.5	2
<i>H. heintzi</i>	Çalta	274.7	3	387.0	2	297.3	7	375.0	1
<i>H. primigenium</i>	Höwenegg	275.0	3	378.3	3	287.5	2	367.5	4
<i>H. brachypus</i>	Pikermi	268.0	1	342.0	1	290.0	2	355.0	2
<i>H. afarense</i> ?	Hadar: AL 155-6	281.0	1			332.5	1	392.5	1

		Mc	n	Mt	n	PhI	n	PhIII	n
<i>E. hemionus onager</i>		214.1	10	250.8	10	73.8	20	54.0	8
<i>H. longipes</i>	Pavlodar	252.0	2	305.3	3	68.5	3		
<i>H. cf. longipes</i>	Çalta			318.0	1	75.0	1		
<i>H. cf. longipes</i>	Karaburun			302.0	1	74.0	1		
<i>H. fissurae</i>	Layna	250.0	1	288.0	1	67.0	2		
<i>H. elegans</i>	Pavlodar	198.3	35	232.2	50	56.4	34	54.0	2
<i>H. heintzi</i>	Çalta	200.4	7	234.7	7	67.6	11	76.0	1
<i>H. primigenium</i>	Höwenegg	214.0	3	245.0	3	65.1	6	64.5	2
<i>H. brachypus</i>	Pikermi	211.8	45	246.8	53	63.2	8		
<i>H. afarense</i> ?	Hadar: AL 155-6	267.0	1	296.0	1	72.8	2	82.0	1



TABLE 5. — Skulls: measurements in millimeters. Estimated dimensions between brackets. **Ant-post.**, antero-posterior; **Dors-ventr.**, dorso-ventral; **For. infraorb.**, foramen infraorbitale; **alveol.**, alveolar.

Skulls	Ankara	ACA-336	ACA-337
P2 to orbit		158	[190]
Palatal length	[125]	110	
Vomerine length		104	
Premolar length	[85]	105	102
Molar length	[71]		[82]
Cheek teeth length	[157]		
Choanal length	[74]	61	
Minimal choanal width		31	
Maximal choanal width	[42]	37	
Palatal width	[70]	70	75
Length of temporal fossa		58	
Frontal width		225	
Bizygomatic width		206	
Basioccipital width		[115]	
Posterior ocular line		[180]	
Height of auditive meatus		13	
Ant-post. orbital diameter		52	
Dors-vent. orbital diameter		47	
For. infraorb. to alveol. border		50	[60]

TABLE 6. — Mandibles: measurements in millimeters. Estimated dimensions between brackets.

Mandibles	<i>H. heintzi</i> ACA-337 dP2-(M2) Çalta	<i>H. crassum</i> Pp 206 dP2-(M2) Perpignan	<i>H. crassum</i> Pp 209 dP2-(M2) Perpignan	<i>H. crassum</i> Pp 210 P2-M2 Perpignan
Maximal length	410.0			
Length Gonion-Infradentale	390.0			
Length P2-Gonion	272.0		290.0	290.0
Height at the condyle	230.0		210.0	245.0
Height at the coronoïd				265.0
Height at incisura mandibul.	215.0	216.0	195.0	230.0
Breadth of ascending ramus	122.0		130.0	135.0
Height under M1	77.0	74.0	73.0	80.0
Height between P4 et M1	75.0	71.0	69.0	78.0
Height under P4	75.0	69.0	69.5	76.0
Height under P3	73.0	68.0		65.0
Height in front of P2	61.0	54.5	59.0	55.0
Length of symphysis	87.0			
Muzzle length	[115]			
Diastema P2-I3	67.0			
Alveolar premolar length	97.0	95.0	95.0	90.0
Min. breadth of symphysis	41.0		45.5	

TABLE 7. — Humeri: measurements in millimeters. Estimated dimensions between brackets.

Humerus	ACA-101	ACA-102	ACA-100	ACA-94	ACA-96	ACA-95	ACA-97	ACA-99
Maximal length	[280]	262.0		[282]				
Maximal length from caput	265.0	248.0						
Minimal breadth	35.5		34.0	35.0	36.0		35.0	37.5
Depth at the same level	42.0		45.0	46.0	46.0		42.0	48.0
Prox. depth at median tubercule		[100]		[105]				
Maximal breadth of trochlea	77.0	75.0	76.0	80.0	78.0	76.0	73.0	82.0
Maximal distal depth		[85]						
Maximal trochlear height (medial)		48.0	51.0	50.0	50.0			
Minimal trochlear height	[38]		35.6	40.0	34.0	31.0		39.0
Trochlear height at sagittal crest	47.0		43.0	47.3	40.5	38.0		45.0

TABLE 8. — Radii: measurements in millimeters. Estimated dimensions between brackets.

Radius	ACA-229	ACA-47	ACA-230	ACA-57	ACA-104
Maximal length	306.0	286.0	300.0	302.0	307.0
Medial length	282.0	273.0	281.0	274.0	286.0
Minimal breadth	42.0	[45]	45.0		45.0
Depth at mid-diaphysis	26.0	[31]	30.0		28.0
Proximal maximal breadth	79.0		78.0		76.0
Proximal articular breadth	74.0		76.5		74.0
Proximal articular depth	42.0	[39]	[36]		41.0
Distal maximal breadth	75.0	70.0	69.0		72.0
Distal articular breadth		58.0	60.5		64.0
Distal articular depth	40.0	38.0	40.0		38.0
Breadth radial condyle	26.0	25.0	26.0		28.0
Breadth ulnar condyle		13.5	13.0		14.5

Radius	ACA-107	ACA-105	ACA-108	ACA-148 j
Maximal length	307.0	273.0		
Medial length	287.0	261.0		
Minimal breadth	43.0	44.0		
Depth at mid-diaphysis	34.5	27.5		
Proximal maximal breadth		[83]		
Proximal articular breadth		76.0		
Proximal articular depth	43.0	40.0		
Distal maximal breadth		75.0	71.0	
Distal articular breadth		65.0	65.0	59.0
Distal articular depth		37.0	36.5	
Breadth radial condyle	[25]	26.5	29.0	23.0
Breadth ulnar condyle	15.0	15.0	15.0	15.0

TABLE 9. — Femora: measurements in millimeters. Estimated dimensions between brackets.

Femur	ACA-236	ACA-103	ACA-109	ACA-117
Length from caput to lateral condyle	384.0	390.0		
Minimal breadth	39.0		35.0	40.0
Depth at the same level	50.0		50.0	48.5
Maximal diameter of caput	57.0	58.5		
Maximal distal depth	more than 101	more than 105		

TABLE 10. — Tibiae: measurements in millimeters. Estimated dimensions between brackets. j, juvenile.

Tibia	ACA-115	ACA-59	ACA-151	ACA-112a	ACA-208
Maximal length	382.0				
Medial length	361.0				
Minimal breadth	47.0	45.5	44.0	43.0	42.0
Depth at same level	36.0	30.0	31.5	30.5	30.3
Distal maximal breadth	[76]		74.0	79.0	71.0
Distal maximal depth	[49]		50.0	46.0	48.0
Length of fossa digitalis	58.0				
Breadth of fossa digitalis	19.0				

Tibia	ACA-231	ACA-60	ACA-116 j	ACA-58 j
Maximal length				
Medial length				
Minimal breadth	44.0		41.0	38.0
Depth at same level	32.0	31.0	32.0	27.0
Distal maximal breadth	77.0		71.0	
Distal maximal depth			48.0	46.5
Length of fossa digitalis				
Breadth of fossa digitalis				

TABLE 11. — Tali: measurements in millimeters. Estimated dimensions between brackets.

Talus	ACA-62	ACA-65	ACA-64	ACA-66	ACA-61	ACA-112b
Maximal length	56.5	59.0	63.0	55.5	62.0	58.0
Max. diam. medial condyle	60.0	63.0	65.1	[57]	61.5	61.0
Maximal breadth	63.0	64.0	66.0	60.0	60.5	63.0
Breadth of trochlea	30.0	30.5	30.0	30.0	30.0	31.0
Distal articular breadth	50.5	50.3	51.5	49.0	50.0	50.5
Distal articular depth	39.0	39.0	39.0	[37]		
Maximal medial depth	51.0	52.0	54.0	50.0	51.0	50.0

TABLE 12. — Calcanea: measurements in millimeters. Estimated dimensions between brackets. j, juvenile.

Calcaneum	ACA-150	ACA-112b	ACA-67	ACA-73	ACA-62	ACA-61 j
Maximal length	115.5					
Length of proximal part	75.0			[72]		
Minimal breadth	24.0	22.0	24.0	23.0	22.0	
Proximal maximal breadth	35.0					
Proximal maximal depth	52.0			54.0		
Distal maximal breadth	59.0	56.0	60.0		55.0	54.0
Distal maximal depth	53.0	53.0	53.5	54.0	53.0	47.0

TABLE 13. — Third metacarpals (McIII) and metatarsals (MtIII): measurements in millimeters. Estimated dimensions between brackets. art., articular; dist., distal; min., minimal; med., medial.

McIII	ACA-237	ACA-49a	ACA-345	ACA-346	ACA-54	ACA-257	ACA-149a	ACA-238a
Maximal length	199.0	208.0	194.0	200.0	200.0	204.0	198.0	
Minimal breadth	31.0	34.0	34.5	36.0	32.5	32.5	33.0	32.0
Depth at mid-diaphysis	24.0	26.0	24.0	26.8	23.0	24.0	24.0	24.7
Proximal articular breadth	46.5	50.0	50.0	49.0	47.0	49.0	48.5	
Proximal articular depth	29.5	33.0	32.0	33.0	31.5	34.0	32.0	
Distal maximal supra-art. breadth	44.0	49.4	48.0		45.7		48.5	
Distal maximal articular breadth		48.0	44.8	48.0	[43]		45.0	44.0
Distal maximal depth of keel	33.0	35.0	33.0	35.0	32.0		35.0	35.5
Dist. min. depth of medial condyle	26.5	29.0	26.3	30.0			27.3	28.5
Dist. maximal depth of med. condyle	28.0	30.5	28.0	32.0			29.2	31.0
Diameter facet for the 3rd carpal	39.0	41.0	41.0			40.0	41.0	
Diameter facet for the 4th carpal	14.0	15.0	14.0			15.0	14.0	

MtIII	ACA-347	ACA-52	ACA-51	ACA-121a	ACA-53	ACA-48	ACA-50	ACA-112c
Maximal length	242.0	246.0	233.0	234.0	220.0	238.0	230.0	
Minimal breadth	35.0	33.5	29.0	29.0	33.0	32.0	31.0	31.0
Depth at mid-diaphysis	31.5	30.0	27.0		28.5	31.0	31.0	28.0
Proximal articular breadth	50.0	51.0	48.0					49.0
Proximal articular depth	39.0	39.0	37.0					37.0
Distal maximal supra-art. breadth		49.5	43.0	43.0				
Distal maximal articular breadth	44.0	47.0	42.7	42.7	46.0			
Distal maximal depth of keel		37.0	35.0	32.0	36.0			
Dist. min. depth of medial condyle	30.0	30.0	28.0	25.0				
Dist. maximal depth of med. condyle	33.0	32.0	29.5	30.0				
Diameter facet for the 3rd tarsal	47.0	47.0	43.5	44.0				44.0
Diameter facet for the 4th tarsal	12.0	13.0	10.0	11.0		12.0		13.0

TABLE 14. — First, second and third phalanges of the central digit, measurements in millimeters. Estimated dimensions between brackets. **Ant.**, anterior; **Post.**, posterior; **Juv.**, juvenile; **tuber.**, tuberosities.

<b>PhI</b>	<b>Ant.</b> <b>ACA-74</b>	<b>Ant.</b> <b>ACA-78</b>	<b>Ant.</b> <b>ACA-106</b>	<b>Post.</b> <b>ACA-122</b>	<b>Post.</b> <b>ACA-123</b>
Maximal length	69.0	65.5	71.7	66.0	67.5
Anterior length	61.0	57.5	66.0	59.5	59.0
Minimal breadth	34.8	35.0	36.0	34.0	35.0
Proximal breadth		48.0	50.0	46.0	47.7
Proximal depth	34.0	33.0	35.7	35.5	35.5
Distal breadth at tuber.	40.7	41.0	45.0	39.0	39.2
Distal articular breadth	42.5	42.0	44.8	40.0	
Distal articular depth	24.0	22.0	24.0	22.8	

<b>PhII</b>	<b>Ant.</b> <b>ACA-81</b>	<b>Ant.</b> <b>ACA-260</b>	<b>Post. ?</b> <b>ACA-113</b>	<b>Post. ?</b> <b>ACA-83</b>
Maximal length	48.0	47.5	45.0	44.0
Anterior length	39.0	37.0	35.0	35.0
Minimal breadth	44.0	41.0	40.0	39.0
Proximal breadth	52.0	52.0	47.0	[45]
Proximal depth	32.0	31.0	30.0	30.0
Distal articular breadth	51.0	45.5	43.0	42.0
Distal articular depth	25.0		24.0	24.0

<b>PhIII</b>	<b>Ant.</b> <b>ACA-125</b>	<b>Ant.</b> <b>ACA-251</b>	<b>Post.</b> <b>ACA-126</b>	<b>Post.</b> <b>ACA-89</b>	<b>Post. Juv.</b> <b>ACA-88</b>
Maximal length	59.0	[57]	65.0	61.0	[50]
Anterior length	60.0	[55]	65.0	63.5	[54]
Maximal breadth	78.0	76.0	71.5	69.0	58.0
Articular breadth	52.0	48.0	47.0	45.0	40.0
Articular depth	25.0	26.5	25.0	25.5	23.5
Circumference	[170]	[150]	165.0	150.0	[125]

TABLE 15. — Individual and average data on some size indicators in equids. Body weights in kilograms. Basilar lengths (**Basilar L**) and other measurements in millimeters. **MC10**, **MT10**, distal maximal supra-articular breadth of third metacarpals and third metatarsals; **MC13**, **MT13**, distal minimal depth of the medial condyle of third metacarpals and third metatarsals; **M1 OL**, occlusal length of upper M1; **M1 Ob**, occlusal breadth of the upper M1; n, number of specimens.

	Weight	n	MC10	MC13	n	MT10	MT13	n
Donkey, Kiel 9272	98.5	1	29.0	19.0	1	28.7	19.7	1
Donkey, Kiel 29027	130.3	1	34.5	21.0	1	34.6	22.0	1
Donkey, Kiel 1395	207.0	1	43.5	28.0	1	43.5	26.8	1
Donkey, Kiel 1399	138.5	1	37.5	22.0	1	35.5	21.8	1
Donkey, Kiel 26192	163.5	1	31.0	19.0	1	30.6	21.0	1
Horse, Kiel 16449	140.0	1	36.0	21.0	1	36.0	21.0	1
Horse, Kiel 20253	193.0	1	38.0	24.0	1	37.0	22.9	1
Horse, Kiel 20914	158.0	1	36.0	22.2	1	37.0	22.0	1
Horse, Kiel 16438	143.0	1	32.0	19.5	1	33.0	20.0	1
Horse, Kiel 31431	263.0	1	48.0	28.5	1	49.0	29.0	1
Horse, Kiel 16719	209.0	1	40.0	24.0	1	40.0	24.0	1
Horse, Kiel 18146	179.0	1	46.0	27.0	1	46.5	28.0	1
Horse, AC 1937-51	142.0	1	37.0	20.5	1	36.0	20.5	1
Przewalski, average	274.8	5	46.0	28.6	8	47.6	27.7	7
Plains zebra, min	175.0	?	40.0	22.8	26	39.8	23.4	26
Plains zebra, max	320.0	?	48.0	29.0	26	47.0	28.0	26
Hartmann's zebra, min	276.0	?	41.5	25.0	16	43.0	24.0	16
Hartmann's z., average	309.5	?	44.3	26.4	16	44.2	26.1	16
Hartmann's zebra, max	343.0	?	46.5	28.0	16	46.0	27.0	16
Grévy's zebra, min	352.0	?	42.6	26.5	21	41.4	26.4	21
Grévy's zebra, average	400.0	?	46.1	28.3	21	46.5	28.2	21
Grévy's zebra, max.	450.0	?	49.5	29.7	21	49.0	30.0	21
Poitou max.	410.0	?	50.5	32.5	4-5	49.5	30.9	4-5
<i>H. heintzi</i> , Çalta			47.1	27.9	5-6	47.0	27.9	5-6
<i>H. cf. longipes</i> , Çalta						40.0	28.0	1
<i>H. longipes</i> , Pavlodar			36.5	26.4	2	39.0	26.0	1

	Basilar L	n	M1 OL	M1 Ob	n
Donkey, Kiel 9272	352	1	21.0	22.0	1
Donkey, Kiel 29027	383	1	21.0	24.0	1
Donkey, Kiel 1395	452	1	21.0	24.0	1
Donkey, Kiel 1399	410	1	21.0	24.0	1
Donkey, Kiel 26192	350	1	20.3	22.3	1
Horse, Kiel 16449	375	1	24.5	23.5	1
Horse, Kiel 20253	390	1	19.0	22.0	1
Horse, Kiel 20914	370	1	21.0	23.0	1
Horse, Kiel 16438	368	1	22.0	22.0	1
Horse, Kiel 31431	492	1	27.3	25.1	1
Horse, Kiel 16719	395	1	21.0	22.7	1
Horse, Kiel 18146	440	1	23.5	25.0	1
Horse, AC 1937-51	377	1	22.0	23.0	1
Przewalski, average	487	11	25.9	27.4	10
Plains zebra, min.	405	169	18.0	20.7	101
Plains zebra, max.	486	169	24.5	26.0	101
Hartmann's zebra, min.	435	46	21.0	23.4	40
Hartmann's z., average	473	46	23.7	25.5	40
Hartmann's zebra, max	510	46	28.0	27.0	40
Grévy's zebra, min.	485	51	21.0	24.4	44

	Basilar L	n	M1 OL	M1 Ob	n
Grévy's zebra, average	532	51	24.8	26.2	44
Grévy's zebra, max.	560	51	28.0	28.0	44
Poitou max.	538	5	26.5	28.0	5
<i>H. heintzi</i> , Çalta			24.5	23.0	1
<i>H. longipes</i> , Pavlodar			25.8	25.9	10

TABLE 16. — Percentages of error found when different equations are used to estimate average body weights of modern *Equus* from average variables. The averages are either already printed in table 15, or calculated from data printed in table 15. Alberdi *et al.*, paper of 1995, cited in text. **MC10**, **MT10**, distal supra-articular breadths of third metacarpals and metatarsals; **MC13**, **MT13**, distal minimal depths of the medial condyle of third metacarpals and third metatarsals; **MC10** × **MC13** and **MT10** × **MT13**, products of the latter. **Surface of M1**, product of occlusal length by occlusal breadth of the upper first molar.

	Alberdi <i>et al.</i> % error	This paper % error	Alberdi <i>et al.</i> % error	This paper % error	This paper % error
	MC10		MC13		MC10 × MC13
Donkeys	7.2	-4.7	11.7	6.9	0.2
Poitou donkeys	7.6	2.5	36.3	11.6	7.8
Horses	20.2	9.3	13.3	6.1	6.9
Przewalski's horses	23.3	15.4	37.5	18.3	17.0
plains zebras	20.9	12.2	12.8	0.9	5.8
Hartmann's zebras	-1.5	-8.5	-4.4	-15.1	-12.2
Grévy's zebras	-14.7	-20.1	-8.5	-20.9	-20.5

#### Surface of M1

Donkeys	22.7	22.2
Poitou donkeys	48.8	-2.5
Horses	28.7	18.1
Przewalski's horses	95.5	33.9
plains zebras	-17.9	-21.4
Hartmann's zebras	9.5	-12.1
Grévy's zebras	4.5	-22.0

	MT10		MT13		MT10 × MT13
Donkeys	10.8	-2.9	31.1	8.1	0.8
Poitou donkeys	10.6	3.0	25.4	13.5	8.2
Horses	25.1	11.7	24.3	3.8	7.7
Przewalski's horses	32.4	21.6	29.9	13.6	18.0
plains zebras	16.9	6.0	16.8	0.1	2.9
Hartmann's zebras	-2.2	-11.1	-2.4	-16.1	-13.5
Grévy's zebras	-14.1	-21.4	-6.0	-17.4	-19.6





# Le gisement de vertébrés pliocènes de Çalta, Ankara, Turquie. 8. Suidae

**Claude GUÉRIN**

Centre de Paléontologie stratigraphique et Paléoécologie, UMR 5565,  
UFR des Sciences de la Terre, université Claude Bernard-Lyon I,  
27-43 boulevard du 11 novembre 1918, F-69622 Villeurbanne cedex (France)  
guerln@cismsun.univ-lyon1.fr

**Martine FAURE**

Centre de Paléontologie stratigraphique et Paléoécologie, UMR 5565,  
université Lumière-Lyon II,  
7 rue Raulin, F-69007 Lyon (France)

**Sevket SEN**

Laboratoire de Paléontologie, URA 12 du CNRS, Muséum national d'Histoire naturelle,  
8 rue de Buffon, F-75231 Paris cedex 05 (France)  
sen@cimrs1.mnhn.fr

---

Guérin C., Faure M. & Sen S. 1998. — Suidae, in Sen S. (ed.), Le gisement de vertébrés pliocènes de Çalta, Ankara, Turquie. 8, *Geodiversitas* 20 (3): 441-453.

## RÉSUMÉ

Le site rusciniens de Çalta a livré onze restes attribuables à *Sus arvernensis* Croizet et Jobert, 1828 : deux fragments de rangées dentaires, sept dents isolées, une extrémité proximale de radius et un métacarpien IV complet. Ce sanglier, bon indicateur de la présence de forêt claire en climat chaud et humide, est connu en Europe avec deux sous-espèces successives au Rusciniens supérieur et au Villafranchien inférieur. C'est à la plus ancienne, *S. arvernensis minor* (Depéret, 1890), que doivent être rapportés les fossiles de Çalta, ce qui confirme l'âge rusciniens supérieur (zone MN15) du gisement. Cette forme présente les mêmes exigences écologiques que les sangliers asiatiques actuels du groupe *Sus verrucosus-barbatus-celebensis* et que le grand *S. strozzi* du Villafranchien d'Europe.

## MOTS CLÉS

Suidae,  
Pliocène,  
Turquie,  
biostratigraphie,  
paléoenvironnement.

## ABSTRACT

*Pliocene vertebrate locality of Çalta, Ankara, Turkey. 8. Suidae.* Eleven wild boar remains were found in the upper Ruscian site of Çalta: two tooth-row fragments, seven isolated teeth, a proximal radius fragment, a complete metacarpal IV. They belong to the oldest form of *Sus arvernensis* Croizet et Jobert, 1828, which is smaller than the nominal subspecies and possesses more simply built cheek teeth. It can therefore be allotted to *Sus arvernensis minor* (Depéret, 1890) which is a characteristic form of the upper Ruscian of Europe (standard zone MN15). This form had the same ecological requirements as the recent South-East Asian wild boars of the *Sus verrucosus-barbatus-celebensis* group, and the much larger *S. strozzi* from the Villafranchian of Europe.

## KEY WORDS

Suidae,  
Pliocene,  
Turkey,  
biostratigraphy,  
paleoenvironment.

## HISTORIQUE ET GÉNÉRALITÉS

Quelques restes d'un suidé indéterminé d'assez grande taille ont été signalés dès 1974 dans le gisement ruscien supérieur de Çalta (Ginsburg *et al.* 1974 ; Sen *et al.* 1974).

Dans le Néogène de Turquie, Hünermann (1975) a indiqué la présence de *Sus minor* (Depéret, 1890) dans le gisement de Afyon-Dinar-Akçaköy, qui serait du Ruscien ancien (zone MN14) selon van der Meulen & van Kolfschooten (1986) et Sen & Leduc (1996). Par ailleurs, deux suidés indéterminés sont signalés dans le Ruscien de la formation Damatria de l'île de Rhodes et pourraient, selon Koufos (1986), correspondre à *Sus minor*.

Rappelons que dans le Miocène supérieur de Turquie et de Grèce, les suidés présents appartiennent au groupe *Dicoryphochoerus-Microstonyx* (Hünermann 1975). À Samos et dans divers sites de Grèce du Nord (ravin des Zoutaves n° 5), *Microstonyx major* (Gervais, 1848) est accompagné d'une forme particulière apparemment inconnue en Occident, *Postpotamochoerus hyatherioides* Thenius, 1950 (de Bonis *et al.* 1979) que van der Made & Moyà Solà (1989) rapprochent du genre *Sus*.

En ce qui concerne le Ruscien, c'est une espèce d'Europe occidentale, *Potamochoerus provincialis*

(Gervais, 1859), qui est connue en Moldavie et aussi en Grèce à Ptolemais/Servia, zone MN14 selon Tobien (1981). La même espèce a été décrite par Vekua (1972) à Kvabebi en Géorgie, site que Tobien (1981) attribue à la zone MN16a. Les figures 44 à 49 de A. K. Vekua, les tableaux 54 à 57 et les planches XXVII-XXVIII nous montrent qu'il s'agit en fait probablement de *S. arvernensis*, autre forme du Ruscien et du Villafranchien inférieur d'Europe occidentale. C'est le même suidé qui, sous le nom de *Sus minor*, est signalé dans le Villafranchien inférieur de Capeni-Virghis (dépression de Brassov) en Roumanie, où il coexiste peut-être avec *P. provincialis* (Samson *et al.* 1971).

En 1985, nous avons montré que *Sus minor*, décrit en 1890 par Depéret comme une « race de taille bien plus petite » de « *Sus* » *provincialis*, est en fait une sous-espèce de *Sus arvernensis* Croizet et Jobert, 1828, qui est le suidé classique du Ruscien supérieur et du Villafranchien inférieur d'Europe (Guérin & Faure 1985). On lui connaît ainsi deux sous-espèces successives, *Sus arvernensis minor* Depéret, du Ruscien supérieur et *Sus arvernensis arvernensis* Croizet et Jobert, du Villafranchien inférieur.

*Sus arvernensis minor* et *Potamochoerus provincialis* ont été définis en Europe occidentale, où ils remplacent les *Korynochoerus palaeochoerus*

(Kaup, 1833) et *Microstonyx antiquus* (Kaup, 1833) du Turolien. *P. provincialis* est limité au Ruscinién, alors que *S. arvernensis* est encore présent au Villafranchien inférieur avec sa sous-espèce nominale, lorsqu'apparaît le grand *Sus stozzii* Major, 1881. Ce dernier sera le suidé dominant pendant tout le Villafranchien d'Europe (Faure & Guérin 1984 ; van der Made & Moyà Solà 1989), et il est notamment attesté en Europe orientale à Getakarou et Vassiloudi dans le bassin de Mygdonia en Grèce du Nord (Koufos 1986 ; Kostopoulos & Koufos 1994) et à Oubeidiyeh en Israël (Geraads *et al.* 1986). Le suidé de Çalta est le même *Sus arvernensis minor* que l'on trouve dans le Ruscinién supérieur d'Europe occidentale. La famille des Suidae montre donc, comme celle des Rhinocerotidae (Guérin & Sen, ce volume), une homogénéisation des faunes entre Europe occidentale et Proche-Orient à partir du Pliocène.

## ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

Famille SUIDAE Gray, 1821  
Genre *Sus* Linnaeus, 1758

### *Sus arvernensis minor* (Depéret, 1890)

MATÉRIEL EXAMINE. — Une incisive supérieure (ACA-316) ; deux incisives inférieures (ACA-315 et 317) ; une canine supérieure droite (ACA-334) ; une canine inférieure droite (ACA-312) ; un fragment de palais gauche portant P2 et P3 (ACA-322) ; une M1 isolée (ACA-313) ; une M3 gauche isolée (ACA-314) ; un fragment de mandibule portant les trois incisives, les canines, les p1, les p2 et la moitié antérieure de la p3 droite (ACA-311) ; une extrémité proximale de radius droit (ACA-158) ; un MeIV gauche (ACA-310).

Nous avons utilisé comme matériel de comparaison les restes de *Sus arvernensis* provenant dans leur grande majorité du Roussillon, de la région lyonnaise (crâne inédit de Trévoux-Reyrieux dans l'Ain) et de la région de Villafranca-d'Asti, et ceux de *Potamochoerus provincialis* recueillis surtout dans la formation de Montpellier et dans le Roussillon. Le matériel de comparaison est conservé pour l'essentiel dans les collections de

l'université Claude Bernard (FSL), du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon (ML), du musée de Bâle et du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (MNHN).

## DESCRIPTION

### Mandibule

Le fragment ACA-311, qui appartient à une femelle, montre (Fig. 1A) que la symphyse est longue (55 mm) et que son bord postérieur se situe au niveau de l'avant de p2 ; il est au niveau du milieu de p2 chez *P. provincialis*. L'épaisseur maximale de la symphyse est de l'ordre de 20 mm. Il existe un diastème entre p1 et p2, observable aussi chez *P. provincialis*. La constriction transversale de la mandibule atteint son maximum (36,5 mm) au niveau de ce diastème ; la largeur maximale prise sur l'extérieur des canines atteint 40 mm.

### Dents antérieures

L'incisive supérieure ACA-316 ne présente pas de trace d'usure. Elle comporte une crête dentelée doublée lingualement d'un cingulum qui s'épaissit vers l'arrière jusqu'à porter trois petits tubercules accessoires dans l'angle postéro-lingual de la dent. La longueur atteint 16 mm pour une largeur de 5,8 mm.

Les deux incisives inférieures isolées (ACA-315 et 317) permettent une meilleure observation que celles incluses dans le fragment de mandibule. Les i1 et i2 très proclives ont des bords sensiblement parallèles et un très puissant style sur leur face linguale, plus proche du bord externe, qui leur donne une section en T inversé asymétrique et épais ; leur diamètre transversal au collet varie de 6,4 à 7,5 mm, pour un diamètre dorso-ventral de 8,5 à 10 mm. Les i3 plus courtes sont développées en éventail asymétrique, et leurs diamètres au collet sont respectivement de 6,5 et 5,5 mm.

La canine supérieure droite ACA-334 est celle d'un mâle. Sa section à la base, beaucoup plus plate que chez *P. provincialis*, est plus ou moins réniforme, et non pas triangulaire comme chez *Sus scrofa* Linnaeus, 1758. Sa face ventrale convexe munie de sillons longitudinaux forts et réguliers est séparée de la face dorsale lisse, déprimée, et munie d'un sillon dorsal, par deux fortes crêtes longitudinales, une sur l'avant de la dent,

l'autre sur l'arrière. Son diamètre antéro-postérieur atteint 23,5 mm pour un diamètre dorso-ventral de 14,5 mm.

La canine inférieure droite ACA-312 est aussi celle d'un mâle. Sa section près de la base est en triangle presque équilatéral ; le bord postéro-dorsal, qui est par ailleurs dépourvu d'émail, est large de 15,5 mm, le bord antéro-lingual de 16,5 mm, le bord externe de 16,5 mm. Une canine inférieure de Perpignan que nous attribuons à *P. provincialis* est beaucoup plus forte et de section différente ; elle est triangulaire mais son bord postéro-dorsal est beaucoup plus étroit que les deux autres ; corrélativement le dièdre antérieur est beaucoup plus aigu. Chez le suidé de Çalta, le type de boutoir est celui connu chez les *Sus* actuels de type *verrucosus-barbatus-celebensis*, que l'on retrouve d'ailleurs chez *S. strozzii* ; c'est une observation faite depuis longtemps (Major 1897 ; Stehlin 1899-1900 ; Azzaroli 1954 ; Groves 1981), mais exprimée de façon assez différente selon les auteurs : pour Major, chez *S. verrucosus* Müllet et Schlegel, 1893, le côté externe est deux fois plus large que le postérieur, alors que pour *S. scrofa* le côté postérieur est le plus large. Pour Groves (1981), qui a quantifié pour la première fois ce caractère en précisant en pourcentage la largeur de la face inférieure (antéro-linguale) par rapport à la postérieure (postéro-dorsale), la face antéro-linguale, toujours plus large, constitue l'hypoténuse d'un triangle rectangle. Chez *S. scrofa*, cette face est la plus étroite ; chez *S. verrucosus*, la face antéro-linguale est aussi large que que la postéro-dorsale ; c'est le cas du sanglier de Çalta.

Les canines portées par le fragment de mandibule femelle (Fig. 1A, B) sont de petites pointes aplaties transversalement, légèrement recourbées vers l'arrière ; leur diamètre transversal à la base atteint 5,5 mm et leur diamètre antéro-postérieur 10,5 mm.

#### *Dents jugales supérieures*

Les P2 et P3 sont insérées sur un même fragment de maxillaire (ACA-322) ; leur usure est très faible ; leur surface labiale est mal conservée, contrairement à leur surface linguale (Fig. 1F).

La P2 est longue et étroite ; elle porte un seul tubercule axial et médian, pointu, prolongé vers

l'avant et l'arrière par une crête médiane visible sur toute la longueur de la dent. Il existe un cingulum antérieur, et un cingulum postérieur qui déborde sut près de la moitié postérieure de la face linguale ; dans l'angle postéro-lingual de la dent, ce cingulum porte une paire longitudinale de très petits tubercules accessoires. La P2 du crâne de Trévoux-Reyrieux est identique à celle de Çalta. Les dimensions (Tableau 1) sont très proches de la moyenne de quatre P2 de *Sus arvernensis* ; la P2 de *P. provincialis* est nettement plus forte.

La P3 est longue et nettement plus large que P2. Elle porte un seul tubercule axial médian, fort et pointu. Le cingulum antérieur est net ; il existe un fort cingulum interne étendu sur les deux tiers postérieurs de la face linguale, qui porte un tubercule accessoire situé dans l'angle postéro-lingual de la dent. La morphologie est identique à celle des P3 des fragments de crânes de Perpignan-Serrat-d'en-Vacquer et de Trévoux-Reyrieux, sauf que pour cette dernière le cingulum linguale est étendu sur toute la face interne. Les dimensions (Tableau 1) entrent dans l'intervalle de variation de huit P3 de *Sus arvernensis*, la longueur du spécimen de Çalta atteignant le maximum observé. La P3 de *P. provincialis* est beaucoup plus grosse et ne peut être confondue avec celle de *Sus arvernensis*.

La M1 isolée ACA-313 est typiquement bunodonte à quatre tubercules (Fig. 1D). Elle est assez usée, surtout dans sa moitié antérieure, et possède un petit tubercule accessoire dans son synclinal externe. Sa morphologie et ses dimensions sont ici encore identiques à celle des dents homologues de Perpignan-Serrat-d'en-Vacquer et de Trévoux-Reyrieux.

La M3 gauche isolée ACA-314, classiquement trilobée, se termine en arrière par un seul tubercule principal axial (Fig. 1E). Elle est très semblable aux dents homologues de Perpignan-Serrat-d'en-Vacquer, mais elle possède plus de tubercules accessoires, notamment sur le cingulum antérieur, à l'arrière du paracône et sur l'avant et l'arrière du méraconule ; le degré de complication est le même qu'à Trévoux-Reyrieux mais la taille reste plus faible ; les dimensions (Tableau 1) sont proches des moyennes relevées sur un échantillon de vingt-sept M3 de *Sus*

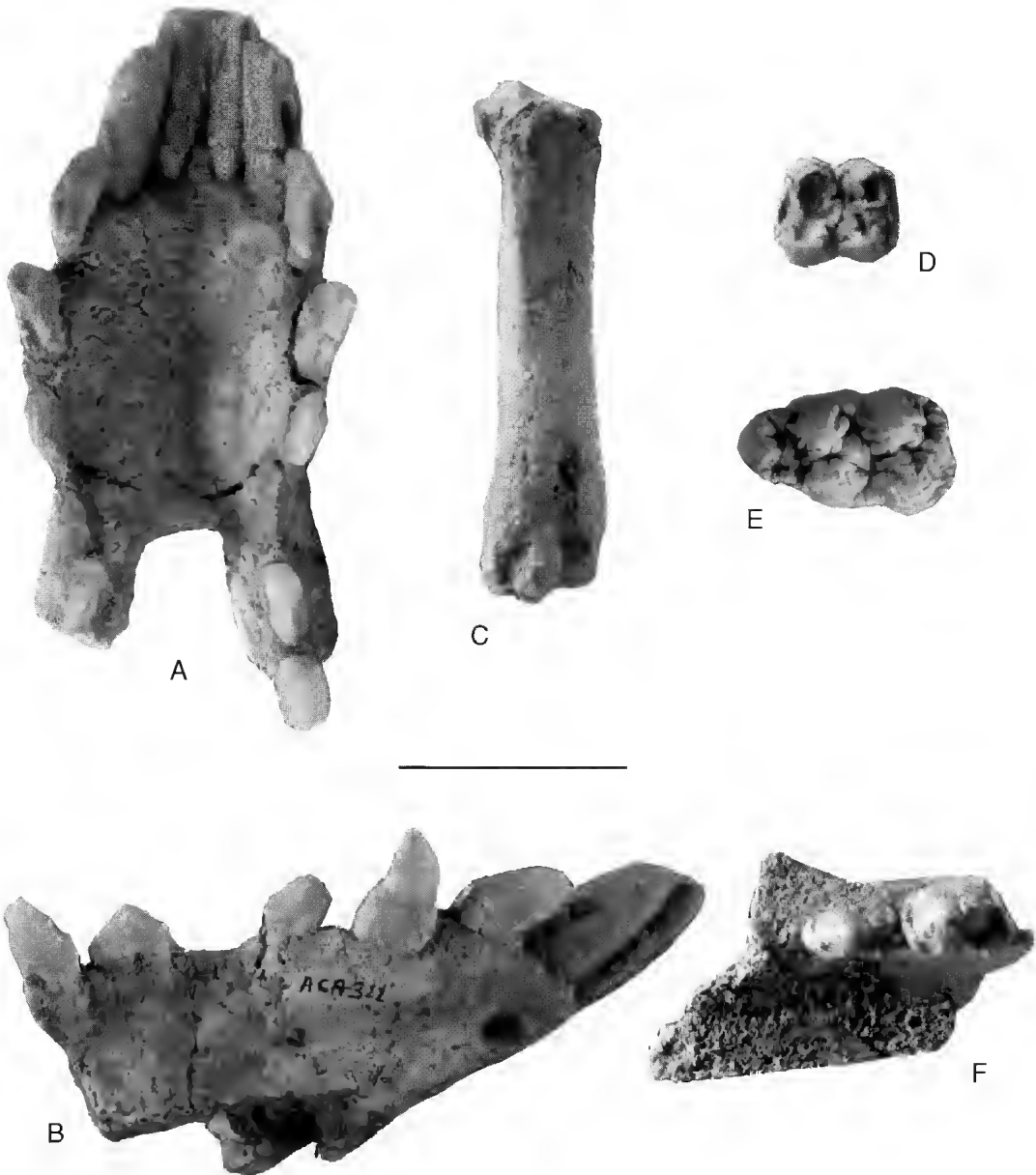


FIG. 1. — *Sus arvernensis minor* de Çalta ; A, B, fragment de mandibule portant les trois incisives, les canines, les p1, les p2 et la moitié antérieure de la p3 droite (ACA-311) ; A, vue supérieure ; B, vue latérale gauche ; C, M1V gauche (ACA-310), vue de face ; D, M1 isolée (ACA-313), vue occlusale ; E, M3 gauche isolée (ACA-314), vue occlusale ; F, fragment de palais gauche portant P2 et P3 (ACA-322), vue occlusale. Clichés Denis Serrette. Échelle : 3 cm.

*arvernensis* d'Europe occidentale ; aucune confusion n'est possible avec les très grosses M3 de *P. provincialis* et de *Sus strozzi*, ce que confirme le diagramme de dispersion de la longueur en fonction de la largeur antérieure (Fig. 2).

#### *Dents jugales inférieures*

Nous disposons de celles portées par la mandibule ACA-311, soit des p1, des p2 et de la moitié antérieure d'une p3 (Fig. 1A, B). Elles ne sont pas usées.

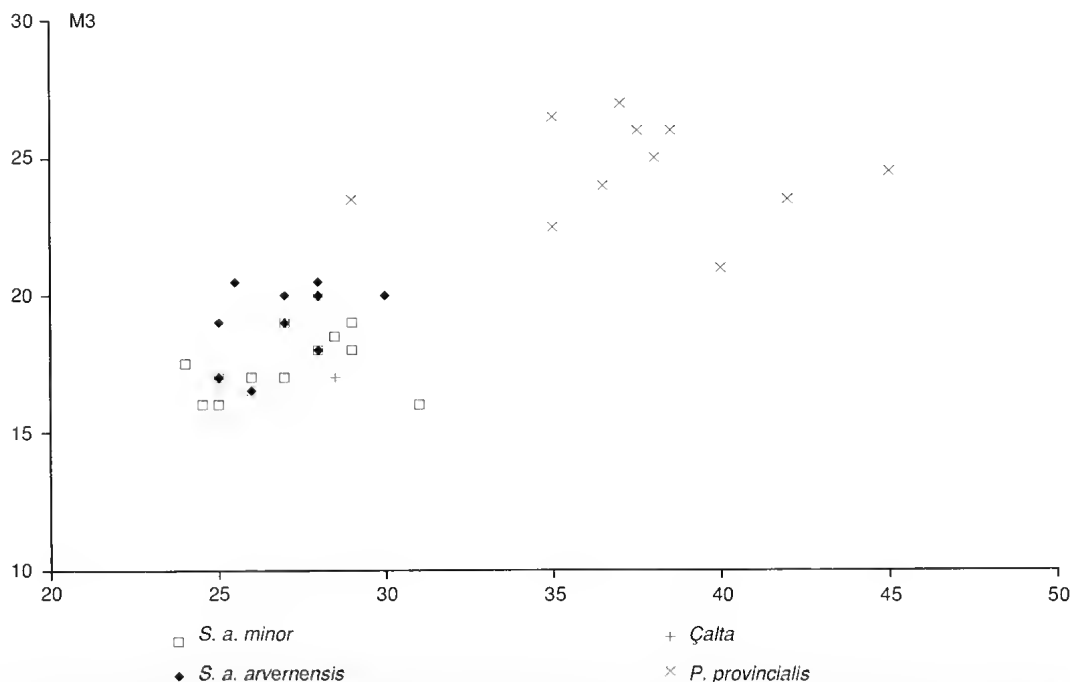


FIG. 2. — Diagramme de dispersion de la largeur antérieure en fonction de la longueur des M3 des deux sous-espèces de *Sus arvernensis*, de *Potamochoerus provincialis* et du sanglier de Çalta.

La p1 est une simple lame longitudinale étroite et pointue, dissymétrique : la pointe est décalée vers l'avant, son bord postérieur est plus long et plus oblique que l'antérieur ; il n'y a pas de cingulum. Elle est un peu plus longue et plus étroite qu'une p1 de Perpignan (Tableau 2).

La p2 ressemble à la p1 mais est plus longue, plus épaisse et plus symétrique : la pointe est sensiblement au milieu de la dent. Il existe un net cingulum antérieur qui déborde un peu sur la face linguale. Une p2 du Serrat-d'en-Vacquer a le même dessin, mais paraît un peu plus grosse, avec une crête postérieure plus complexe. Les dimensions sont semblables à celles de deux spécimens de Villafranca d'Asti (Tableau 2). Contrairement à *P. provincialis* où elle est d'ailleurs beaucoup plus forte, il n'y a pas tendance à une bilobation de la dent.

La p3 est brisée en arrière de sa pointe antérieure. Le cingulum antérieur est plus simple, plus bas et moins fort que chez *P. provincialis* ; la dent est plus haute, sensiblement plus hypsodonte que celle de cette dernière espèce. Sa largeur antérieure est proche de la moyenne de sept *S. arvernensis* et

très inférieure à celle de *P. provincialis* et *S. strozzi* (Tableau 2). Le cingulum antérieur est beaucoup plus bas que chez *Sus strozzi* et *Sus scrofa*.

#### Radius

Il s'agit du tiers proximal d'un radius droit. Le diamètre transversal proximal est de 25 mm, le diamètre antéro-postérieur est de 22 mm. On ne connaît que deux radius de *S. arvernensis*, provenant de Villafranca-d'Asti et conservés au musée de Bâle (n° Vi198 et Vi199). Leurs dimensions correspondantes sont respectivement 26 et 19,5 mm.

#### Métacarpien IV

La pièce est complète (Fig. 1C). Un seul McIV était connu jusqu'à présent pour l'espèce ; provenant de Villafranca d'Asti, il est conservé au musée de Bâle. Le spécimen de Çalta est un peu plus fort que ce dernier pour toutes ses dimensions, mais ses proportions sont identiques (Tableau 3, Fig. 3) : les deux épiphyses sont relativement plus larges que chez *Sus scrofa*, sa diaphyse est plus trapue. Le McIV de *P. provincialis*

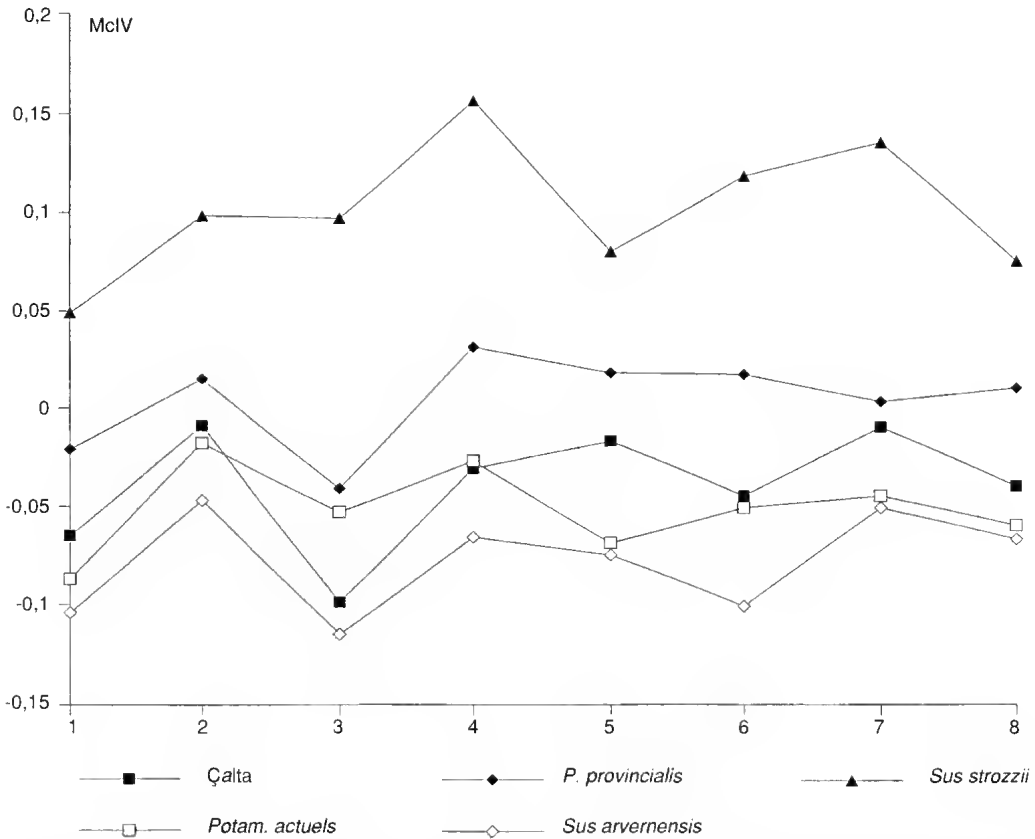


FIG. 3. — Diagramme des rapports du métacarpien IV du *Sus arvernensis minor* de Çalta. Le référentiel est *S. scrofa* actuel (n = 19 à 21) ; les échantillons de comparaison sont *S. arvernensis* de Villafranca-d'Asti (n = 1), *Potamochoerus provincialis* de Montpellier (n = 1), *Sus strozzii* du Val-d'Arno (n = 1).

n'est lui aussi connu qu'à un seul exemplaire, et celui de *S. strozzii* en deux (Val-d'Arno et Oubéidiyeh, voir Geraads *et al.*, 1986, tableau 4) ; *P. provincialis*, en dehors de sa diaphyse plus puissante, a des proportions très peu différentes de *S. arvernensis*, mais toutes ses dimensions sont supérieures ; *Sus strozzii*, beaucoup plus fort, est très différent.

## AFFINITÉS

*Sus arvernensis* est une petite espèce plus proche des sangliers orientaux à groin long de type *Sus verrucosus-barbatus-celebensis* que du sanglier actuel d'Europe *Sus scrofa* (Azzaroli 1954, 1975 ; Hünermann 1971). On lui connaît deux sous-espèces successives, *S. a. minor* et *S. a. arvernensis*.

Il est sans doute l'ancêtre du sanglier nain de Sardaigne *Sus nanus* van der Made, 1988.

Dans l'état actuel de nos connaissances, *Sus arvernensis* est présent dans les gisements suivants.

## FRANCE

Formation de Perpignan (Pyrénées-Orientales), dans le niveau supérieur (MN15), notamment au Serrat-d'en-Vacquer et à la briqueterie Cavaillé, dans un niveau un peu plus ancien (matériel conservé à l'université Claude Bernard, au musée de Lyon, au musée de Bâle et au musée de Perpignan) ; également au Mas Bruno près de Saint-Estève (matériel nouveau recueilli par M. Aymar, qui l'a obligeamment mis à notre disposition).

Perrier-les-Étouaires en Auvergne, zone MN16 (MNHN et ML).

Trévoux-Reyrieux dans l'Ain, zone MN16 (FSL).  
Autrey près Gray en Haute-Saône, MN15 (ML).

#### ITALIE

Villafranca d'Asti (Fornace, Sabbia inf., MN16).  
Bra dans le Piémont (moulage au musée de Bâle).  
Selon Kotsakis (1986), l'espèce est aussi connue dans d'autres gisements italiens, notamment dans le Piémont (Triversa) et en Toscane : Val di Pugna, Barga, Pieve Fosciana ; Kotzakis la signale aussi dans les niveaux supérieurs du Casino (Toscane), mais van der Made (comm. pers.) attribue à *P. provincialis* le matériel de ce dernier site, conservé à Sienne.

#### GRANDE-BRETAGNE

Formation du Red Crag du Suffolk, dont l'âge mal connu paraît inclure une partie du Ruscinien et une partie du Villafranchien : une dizaine de dents cataloguées *Sus palaeochoerus* sont conservées au Natural History Museum, Londres, sans autre précision de gisement sauf pour une seule dont l'étiquette indique Walton-on-Naze (Essex) ; toutes ont les caractères morphométriques de *S. arvernensis minor*.

#### ESPAGNE

Gorafe IV (MN14) selon van der Made (1989-1990).  
Piedrabuena (MN16) d'après Mazo & Torres (1989-1990).

#### ALLEMAGNE

Herbolzheim (moulages de quatre dents au musée de Bâle ; les originaux seraient au musée de Freiburg-in-Brisgau).

#### SLOVAQUIE

Hajnacka et Ivanovce (MN16a ; matériel décrit en 1971 par Hünemann).

#### HONGRIE

Süttö (MN16 d'après la liste faunique publiée en 1986 par Janossy ; notons que van der Made en 1988 place le gisement en zone MN17, mais que cette datation paraît discutable).

#### ROUMANIE

Capeni-Virghis (dépression de Brassov, MN16 ?).

#### EX-URSS

En Moldavie (MN14) et à Kvabébi en Géorgie (MN16 ?).

#### GRÈCE

Ptolemais/Servia (MN14) et peut-être la Formation Damatria de l'île de Rhodes (MN14 ou 15).

#### TURQUIE

Afyon-Dinar-Akçaköy (MN14).

Cette espèce, dont l'extension temporelle est limitée, a donc une vaste aire de répartition géographique. Elle a même été signalée dans le Pliocène ancien de Wadi-Natrun en Égypte (Tobien 1981), mais Pickford (1986) attribue ce matériel à *Nyanzaehoerus* sp. Par ailleurs, la révision du site de Sahabi, continuation de Wadi-Natrun côté libyen, démontre que les Suidae présents appartiennent tous à des lignées d'origine africaine (Cooke 1987).

*S. arvernensis* a été défini dans le Villafranchien inférieur de Petrier-les-Étouaires, zone MN16. L'holotype est un fragment de maxillaire droit portant D2, D3, D4 et M1 et un fragment de mandibule portant d2, d3, d4, m1 des deux côtés, et le bourgeon de la m2 droite (Croizet & Jobert 1828, pl. 13, figs 3-5). Le syntype de la sous-espèce *S. arvernensis minor* est « un palais presque entier et une dernière molaire supérieure » provenant de la citadelle du Serrat-d'en-Vacquer à Perpignan (zone MN15), pièces auxquelles s'ajoutent une molaire isolée et deux fragments de mandibules (Depéret 1885, pl. V, fig. 1 ; Depéret 1890, pl. V, figs 12-14).

*S. arvernensis minor* se distingue de la sous-espèce nominale par sa taille plus faible, ses prémolaires relativement longues, ses molaires moins larges de construction plus simple, avec moins de tubercules accessoires. Comme le montrent à titre d'exemple les proportions de la troisième molaire supérieure (Fig. 2), le sanglier de Çalta répond point par point à la définition de *S. a. minor* et confirme ainsi l'âge ruscinien supérieur attribué au gisement.

Les exigences écologiques de *Sus arvernensis* sont analogues à celles de *Sus strozzii*, qui est très semblable, à l'exception de la taille, puisque l'on peut évaluer sa masse entre 45 et 100 kg contre 100 à



200 kg pour le second. On peut donc le considérer comme une forme de forêt claire bien adaptée à fouir profondément dans les sols humides et meubles des régions chaudes (Faure & Guérin 1984).

## CONCLUSION

Le sanglier de Çalta, représenté par onze restes osseux et dentaires, est un *Sus ivernensis minor* Depéret, forme connue dans le Ruscinién supérieur d'Europe. Il contribue ainsi à dater le gisement de la zone MN15 et témoigne d'un environnement à dominante forestière, sous un climat humide et relativement chaud. Enfin, il apporte du matériel nouveau à une espèce relativement rare. Son existence à Çalta est donc particulièrement intéressante.

## Remerciements

Nous remercions vivement D. Serrette, du Muséum national d'Histoire naturelle, pour les photographies illustrant cet article, ainsi que M. Pickford et J. van der Made qui ont rapporté notre manuscrit et fait à cette occasion des remarques constructives.

## RÉFÉRENCES

- Azzaroli A. 1954. — Filogenesi e biologia di *Sus strozzii* e di *Sus minor*. *Paleontographia Italica*, Pisa 48: 41-76.
- 1975. — Remarks on the Pliocene Suidae of Europe. *Zeitung für Säugetierkunde*, 40 (6): 355-367.
- Bonis L. de, Bouvrain G. & Geraads D. 1979. — Artiodactyles du Miocène supérieur de Macédoine. *Annales Géologiques des Pays Helléniques*, Athènes, H. S. VIIIth International congress Mediterranean Neogene 1: 167-175.
- Cooke H. B. S. 1987. — Fossil Suidae from Sahabi, Libya: 255-266, in Boaz N. T. et al. (eds), *Neogene Paleontology and Geology of Sahabi*. A. R. Liss, New York.
- Croizet J. B. & Jobert A. 1828. — *Recherches sur les ossements fossiles du département du Puy-de-Dôme*. Adolphe Delabays, Paris, 226 p.
- Depéret C. 1885. — Description géologique du bassin tertiaire du Roussillon. Thèse de la faculté des Sciences de Paris. *Annales des Sciences géologiques* 17, 274 p.
- 1890. — Les animaux pliocènes du Roussillon. *Mémoires de la Société géologique de France*, Paris, 3, 198 p.
- Faure M. & Guérin C. 1984. — *Sus strozzii* et *Sus scrofa*, deux mammifères artiodactyles marqueurs des paléoenvironnements. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, Amsterdam 48: 215-228.
- Geraads D., Guérin C. & Faure M. 1986. — Les suidés du Pléistocène ancien d'Oubéidiyeh (Israël) : 93-105, in Tchernov E., Guérin C. (eds) et collab., Les mammifères du Pléistocène inférieur de la vallée du Jourdain à Oubéidiyeh, *Mémoires et travaux du Centre de recherche français de Jérusalem*, 5. Association Paléorient édit., Paris.
- Günzburg L., Heintz E. & Sen S. 1974. — Le gisement pliocène à Mammifères de Çalta (Ankara, Turquie). *Comptes Rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des Sciences de Paris*, D, 278 : 2739-2742.
- Groves C. 1981. — Ancestors for the pigs: taxonomy and phylogeny of the genus *Sus*. *Technical Bulletin No. 3*, Department of Prehistory, Research School of Pacific Studies, Australian National University Press, Canberra, A. C. T., 96 p.
- Guérin C. & Faure M. 1985. — Les Suidae (Mammalia, Artiodactyla) du Pliocène de la Formation de Perpignan. *Coll. "Hommage à Charles Depéret", Muséum d'Histoire naturelle de Perpignan*, oct. 1985 : 22 [résumé].
- Huneremann K. A. 1971. — Die pliopleistozänen Wirbeltierfaunen von Hajnáčka und Ivanovce (Slowakei), C.S.S.R. VII. *Sus minor* (Depéret 1890). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, Monatshefte 4: 213-230.
- 1975. — Suidae aus dem Türkischen Neogen, in Sickenberg O. (ed.), Die Gliederung des höheren Jungtertiärs und Altquartärs in der Türkei nach des Vertebraten und ihre Bedeutung für die internationale Neogen-Stratigraphie, *Geologisches Jahrbuch*, Hannover B 15: 153-156.
- Janossy D. 1986. — *Pleistocene vertebrate faunas of Hungary*. Elsevier, Amsterdam, 208 p.
- Kostopoulos D. S. & Koufos G. D. 1994. — The Plio-Pleistocene artiodactyls of Macedonia (Northern Greece) and their biostratigraphic significance; preliminary report. *Comptes Rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des Sciences de Paris*, 318, II : 1267-1272.
- Kotsakis T. 1986. — Elementi di paleobiogeografia dei mammiferi terziari dell'Italia. *Hystrax*, Roma, 1 (1): 25-68.
- Koufos G. D. 1986. — The presence of *Sus strozzii* in the Villafranchian (Villanyan) of Macedonia (Greece). *Paläontologische Zeitschrift*, Stuttgart 60: 341-351.
- Made J. van der 1988. — *Sus nanus* n.sp., a Pliocene

- dwarf pig from Capo Figari (Northeastern Sardinia). *Bolletino della Societa paleontologica italiana*, Modena 27 (3): 367-378.
- 1989-1990. — Iberian Suoidea. *Paleontologia i Evolucio*, Sabadell 23: 83-97.
- Made J. van der & Moya-Sola S. 1989. — European Suinae (Artiodactyla) from the Late Miocene onwards. *Bolletino della Societa paleontologica italiana*, Modena 28 (2-3): 329-339.
- Major C. J. Forsyth. 1897. — On *Sus verrucosus* Müll. & Schleg., and allies, from the Eastern Archipelago. *The Annals and Magazine of Natural History*, London, 6, XIX: 521-542.
- Mazo A. V. & Torres T. 1989-1990. — El Pozo de Piedrabuena, un nuevo yacimiento de vertebrados pliocenos en el Campo de Calatrava (Ciudad Real). *Paleontologia i Evolucio*, Sabadell 23: 213-222.
- Meulen A. J. van der & Kolfschoten T. van 1986. — Review of the late Turonian to early Biharian Mammal faunas from Greece and Turkey. *Memorie della Società Geologica Italiana*, Pisa 31: 201-211.
- Pickford M. 1986. — A revision of the Miocene Suidae and Tayassuidae, (Artiodactyla, Mammalia) of Africa. *Tertiary Research*, special paper, No 7, 83 p.
- Samson P., Radulesco C. & Kisgyorgi Z. 1971. — Nouvelles données sur la faune de mammifères du Villafranchien inférieur de Capeni-Virghis (Dépression de Brassov, Roumanie). *Eiszeitalter und Gegenwart* 22: 64-88.
- Sen S., Heintz E. & Ginsburg L. 1974. — Premiers résultats des fouilles effectuées à Çalta, Ankara, Turquie. *Bulletin of Mineral Research and Exploration Institute of Turkey*, Ankara 83: 112-118.
- Sen S. & Leduc P. 1996. — Diversity and dynamics of Late Neogene and Quaternary mammalian communities in the Aegean area. *Acta Zoologica Cracoviensia* 39 (1): 491-506.
- Srehlin H. G. 1899-1900. — Über die Geschichte des Suiden Gebisses. *Abhandlungen der Schweizerische Paläontologische Gesellschaft*, Zürich, 26/27, 527 p.
- Tobien H. 1981. — Mammals of the Neogene/Quaternary boundary in the Eastern Mediterranean area and from the Upper Siwaliks. *Proceedings of the Field Conference on Neogene/Quaternary Boundary (India, 1979)*, Calcutta: 185-197.
- Vekua A. K. 1972. — *La faune des vertébrés akchaghliens de Kvabebi*. Nauka, Moscou, 351 p. [en russe].

*Soumis pour publication le 10 juillet 1997 ;  
accepté le 6 janvier 1998.*

## ANNEXE

## MESURES ET STATISTIQUES

TABLEAU 1. — Dimensions comparées des jugales supérieures du *Sus arvernensis minor* de Çalta.

Çalta	ACA-322		ACA-313		ACA-314	
P2 L	13		M1 L	16	M3 L	28,5
P2 I	7,2		M1 I ant.	14,5	M3 I ant.	17
P3 L	14		M1 I post.	14	M3 I méd.	15,5
P3 I	10,5				M3 I post.	10

	n	moy.	mini.	maxi.	écart-t.		n	moy.	mini.	maxi.	écart-t.
<b><i>Sus arvernensis</i></b>						<b><i>Sus scrofa</i> actuels</b>					
P2 L	4	12,63	12	13	0,48	P2 L	40	13,26	11	15	0,92
P2 I	4	7,50	7	8,5	0,71	P2 I	40	8,14	6	15	1,41
P3 L	8	13,13	9,5	14	1,53	P3 L	43	13,98	10,5	15,5	0,94
P3 I	8	11,13	9	13	1,30	P3 I	43	11,27	7,5	13,5	1,11
M1 L	12	15,67	13,5	17,5	1,13	M1 L	44	17,24	13	20	1,34
M1 I ant.	11	14,68	13	16	1,12	M1 I ant.	44	14,73	11,5	17	0,96
M1 I post.	13	15,19	14	16	0,88	M1 I post.	44	15,34	10	18,5	1,32
M3 L	25	27,08	24,5	31	1,67	M3 L	43	35,94	28	46	3,40
M3 I ant.	27	18,13	16	20,5	1,43	M3 I ant.	43	21,27	15	25	1,81
M3 I méd.	26	16,10	14,5	18	1,06	M3 I méd.	41	18,26	11	21,5	2,01
M3 I post.	16	10,25	8	14	2,01	M3 I post.	32	12,84	7,5	20	2,30
<b><i>Potamochoerus provincialis</i></b>						<b><i>Potamochoerus</i> actuels</b>					
P2 L	2	17,00	17	17	0	P2 L	29	10,90	9	13	1,20
P2 I	2	9,75	9,5	10	0,35	P2 I	29	6,41	5	8	0,77
P3 L	1	20,00	20	20		P3 L	32	14,19	12	16	0,90
P3 I	1	14,00	14	14		P3 I	32	10,69	9	14	1,10
M1 L	2	19,00	19	19	0,00	M1 L	32	16,53	13	18,5	1,68
M1 I ant.	2	17,00	17	17	0,00	M1 I ant.	32	15,30	13,5	17,5	1,19
M1 I post.	2	17,25	17	17,5	0,35	M1 I post.	32	15,86	12,5	18	1,25
M3 L	12	37,25	29	45	3,93	M3 L	31	32,18	25,5	37	2,39
M3 I ant.	13	25,15	22,5	27,5	1,51	M3 I ant.	31	20,73	16,5	23,5	1,62
M3 I méd.	13	21,88	19	23	1,10	M3 I méd.	30	18,33	15,5	21,5	1,42
M3 I post.	12	12,96	9,5	19	2,48	M3 I post.	28	11,63	8,5	14	1,46
<b><i>Sus strozzii</i></b>											
P2 L	9	13,61	13	15	0,65						
P2 I	7	8,79	5,5	10	1,52						
P3 L	12	14,21	12,5	16,5	1,03						
P3 I	12	13,17	10	15	1,32						
M1 L	13	18,85	17	22	1,59						
M1 I ant.	6	17,25	16,5	19	0,88						
M1 I post.	6	18,08	17	20	1,50						
M3 L	22	42,86	33,5	49	3,40						
M3 I ant.	23	26,50	24	29	1,38						
M3 I méd.	22	23,91	21	27	1,49						
M3 I post.	18	17,28	13	21	1,96						

TABLEAU 2. — Dimensions comparées des jugales inférieures du *Sus arvernensis minor* de Çalta.**Çalta (ACA-322)**

p1 L	p1 I	p2 L	p2 I	p3 I
9,5	4,5	10,5	5	env. 7

	n	moy.	mini.	maxi.	écart-t.
<b><i>Sus arvernensis</i></b>					
p1 L	1	12,00	12	12	
p1 I	1	5,50	5,5	5,5	
p2 L	2	11,00	11	11	0,00
p2 I	2	5,00	5	5	0,00
p3 L	7	14,57	14	15,5	0,61
p3 I	7	7,57	6,5	8	0,53

***Potamochoerus provincialis***

p1 L	2	10,00	10	10	0,00
p1 I	2	5,25	5	5,5	0,35
p2 L	4	16,25	16	17	0,50
p2 I	4	7,25	7	7,5	0,29
p3 L	13	16,73	11,5	21,5	2,45
p3 I	11	10,86	10	12	0,60

***Sus strozii***

p1 L	1	11,00	11	11	
p1 I	1	6,00	6	6	
p2 L	12	12,71	10,5	14	0,94
p2 I	12	6,92	6	8	0,56
p3 L	16	14,88	13	17,5	0,90
p3 I	15	9,87	9	11	0,64

	n	moy.	mini.	maxi.	écart-t.
<b><i>Sus scrofa</i> actuels</b>					
p1 L					
p1 I					
p2 L	58	11,96	5	14	1,64
p2 I	57	5,44	4	7,5	0,68
p3 L	61	13,66	7,5	16	1,49
p3 I	61	7,55	5,5	13,5	1,24

***Potamochoerus* actuels**

p1 L	1	7,00	7	7	
p1 I	1	3,00	3	3	
p2 L	17	7,53	4,5	12	1,87
p2 I	17	4,91	4	6	0,57
p3 L	32	13,03	11	16	1,14
p3 I	32	7,69	6,5	10	0,82

TABLEAU 3. — Dimensions comparées du métacarpien IV du *Sus arvernensis minor* de Çalta.

Çalta	<i>S. arvernensis</i>		<i>P. provincialis</i> Montpellier	<i>Sus strozzii</i> Val d'Arno	<i>Sus strozzii</i> Oubéidiyeh
	ACA-310	Villafranca			
Longueur	70	64	77,5	91	86
DT prox.	18	16,5	19	23	20,5
DAP prox.	14	13,5	16	22	18
DT diaphyse	13	12	15	20	16
DAP diaphyse	12	10,5	13	15	13
DT sus-artic. dist.	16,5	14,5	19	24	20,5
DT artic. dist.	16,5	15	17	23	20
DAP dist.	16,5	15,5	18,5	21,5	18,5

<i>Sus scrofa</i> actuels	n	moyenne	mini.	maxi.	écart-type
Longueur	21	81,29	63	97,5	6,79
DT prox.	20	18,38	16	22	1,47
DAP prox.	19	17,58	15	21	1,54
DT diaphyse	20	13,95	12,5	16,5	1,05
DAP diaphyse	19	12,47	11	15,5	1,32
DT sus-artic. dist.	19	18,29	16	21	1,25
DT artic. dist.	20	16,88	15	19	1,24
DAP dist.	19	18,05	16	21	1,43

*Potamochoerus* actuels

Longueur	12	66,58	57	77	6,12
DT prox.	12	17,63	16	19	0,91
DAP prox.	11	15,55	13,5	18	1,31
DT diaphyse	12	13,13	11,5	14,5	1,03
DAP diaphyse	11	10,64	9	13,5	1,43
DT sus-artic. dist.	12	16,25	14	18,5	1,42
DT artic. dist.	12	15,21	14	16,5	0,94
DAP dist.	12	15,75	15	17	0,78



# Le gisement de vertébrés pliocènes de Çalta, Ankara, Turquie. 9. Cervidae et Giraffidae

Denis GERAADS

CNRS-EP 1781, 59 rue Pouchet, F-75017 Paris (France)  
dgeraads@compuserve.com

Geraads D. 1998. — Cervidae et Giraffidae, in Sen S. (ed.), Le gisement de vertébrés pliocènes de Çalta, Ankara, Turquie. 9, *Geodiversitas* 20 (3) : 455-465.

## MOTS CLÉS

Cervidae,  
*Giraffa*,  
Giraffidae,  
Artiodactyla,  
Pliocène,  
Turquie.

## RÉSUMÉ

Le cerf de Çalta est un cerviné vrai qui semble peu différent de *Cervus perrieri* du Villafranchien inférieur d'Europe. Les os des membres du giraffidé, rapproché de *Giraffa jumae* du Plio-Pléistocène d'Afrique, sont déjà très voisins de ceux de la girafe actuelle. Ces deux espèces parlent en faveur d'un niveau élevé dans le Pliocène.

## ABSTRACT

*Pliocene vertebrate locality of Çalta, Ankara, Turkey. 9. Cervidae and Giraffidae.* The deer from Çalta is a true cervine, which looks little different from *Cervus perrieri* of the European lower Villafranchian. The limb bones of the giraffid, which is close to *Giraffa jumae* of the African Plio-Pleistocene, are already similar to those of the recent giraffe. Both species suggest a rather late Pliocene age.

## KEY WORDS

Cervidae,  
*Giraffa*,  
Giraffidae,  
Artiodactyla,  
Pliocene,  
Turkey.

## INTRODUCTION

Le gisement pliocène de Çalta près d'Ankara (Turquie) a livré une riche faune de vertébrés qui a fait l'objet de plusieurs notes préliminaires (Ginsburg *et al.*, 1974 ; Sen & Rage 1979) : y sont cités *Cervus* cf. *perrieri* et *Giraffa* sp. L'étude détaillée du matériel permet de confirmer et de préciser quelque peu ces déterminations.

## ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

Famille CERVIDAE Gray, 1821  
Genre *Cervus* Linnaeus, 1758 *s.l.*

*Cervus* sp. cf. *C. perrieri*  
Croizet et Jobert, 1828.

MATÉRIEL. — Un maxillaire supérieur avec P2-M2 (ACA-970) ; un métatarsien droit (ACA-14).

## DESCRIPTION ET COMPARAISONS

Les dimensions du maxillaire correspondent à celles du métatarsien, indiquant un cervidé de taille relativement grande.

Les faces linguales de P2 et P3, mais non celle de P4, sont très nettement bilobées et la muraille interne envoie de forts éperons dans la vallée centrale. La M1 est presque dépourvue de cingulum, mais possède une colonnette et un éperon hypoonal, également présent sur M2, dont la muraille interne est incomplète (Fig. 1C, D).

La morphologie dentaire des cervidés est très uniforme et ne permet d'écarter de la comparaison que quelques genres, tel *Arvernoceus* Heintz, 1970 du Pliocène terminal de France, à cingulum très marqué (Heintz 1970) ou les Alcini. La taille, en revanche, est un bien meilleur critère, puisque la plupart des cervidés connus dans le Pliocène de l'Ancien Monde sont nettement plus petits ; c'est la cas des formes morphologiquement proches des Muntjacs (*Eostyloceros* Zdansky 1925 ; Teilhard de Chardin & Trassaert 1937), de celles semblables aux chevreuils (Zdansky 1925 ; Dong Wei & Ye Jie 1996), ou de *Cervavittus* Khomenko, 1913 (= *Cervoceros* ; Khomenko, 1913 Zdansky 1925 ; Teilhard de Chardin & Trassaert 1937). Quelques formes de grande taille existent dès la

base du Pliocène (*Prasinomegaceros* Vislobokova, 1983 ; *Euclado-ceros proboulei* Dong Wei et Ye Jie, 1996), mais elles sont très minoritaires par rapport aux précédents et il est bien improbable qu'il faille en rapprocher le cervidé de Çalta. Bien que la documentation fossile soit très lacunaire, il semble que ce soit vers la fin du Pliocène seulement que les cervidés de taille moyenne à grande deviennent plus fréquents (Vislobokova 1990). En Transbaïkalie, Vislobokova *et al.* (1995) ont décrit quelques dents de la taille de celles de Çalta ; il en est de même à Węze en Pologne, avec *Cervus warthae* Czyzewska, 1968. L'âge de ces faunes est encore imprécis, mais probablement voisin de trois millions d'années. Le Villafranchien de France et d'Espagne est un peu plus récent, mais grâce au monumental travail de Heintz (1970), ses cervidés peuvent être comparés plus en détail. Parmi eux, seul *C. perrieri*, surtout connu aux Étouaires (environ 2,5 Ma) est très semblable au cervidé de Çalta, et la détermination avancée par Sen & Rage (1979) peut donc être conservée. Très spéculativement, la taille un peu inférieure de la forme turque pourrait être corrélée à un âge un peu plus ancien que celui des Étouaires. Il semble en tout cas, malgré l'extrême rareté du matériel, que le cervidé de Çalta suggère plutôt un âge relativement récent dans le Pliocène (MN16 plutôt que MN15 en terminologie européenne).

## DIMENSIONS

	Çalta	<i>C. perrieri</i> Étouaires		<i>C. warthae</i>
		min.-max.	moy.	
P2-P4	44	48,5-55	51,3	46-49
P2-M3	± 100	102,5-120,5	113	98-100
larg. P4	19,6	18-21,5	19,7	18
larg. M1	22,6	20-24,5	22,1	
Long. Mt.	262	267-337	308	

## Famille GIRAFFIDAE Gray, 1821

Les giraffidés sont surtout représentés à Çalta par des os des membres, ainsi que par deux dents isolées. Rien ne suggère l'existence de plus d'une espèce, mais de légères différences de taille de certains os (métapodes, radius, phalanges) mon-



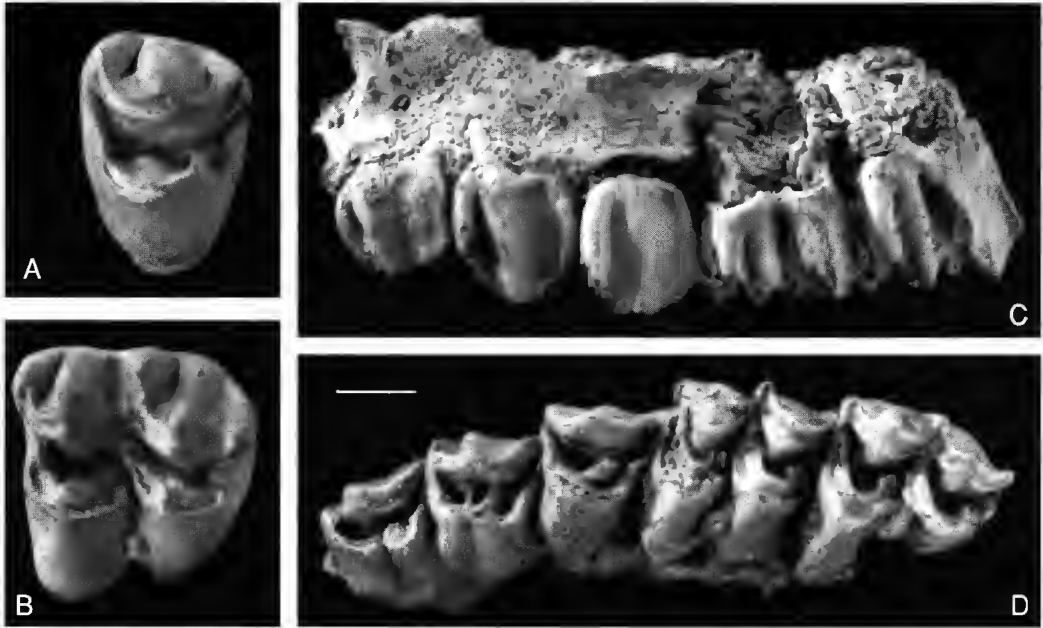


FIG. 1. — A, B. *Giraffa* cf. *jumae* : A, P4 ; B : M1 ; C, D. *Cervus* cf. *perneri*, maxillaire avec P2-M2 ; C, vue labiale ; D, vue occlusale. Échelle : 1 cm.

trent que le nombre minimum d'individus est de deux. Le giraffidé de Çalta peut surtout être comparé à la girafe actuelle, *Giraffa camelopardalis*, aux espèces fossiles du Plio-Pléistocène africain (Leakey 1965 ; Harris 1976a, b ; Harris 1991 ; Singer & Boné 1960) ainsi qu'à l'espèce voisine *Boblinia attica* Gaudry et Lartet, 1856 du Miocène supérieur de Méditerranée orientale (Bohlin 1926 ; Geraads 1974, 1979).

Genre *Giraffa* Brisson, 1762

*Giraffa* sp. cf. *Giraffa jumae* Leakey, 1965.

MATÉRIEL. — Deux dents supérieures isolées (ACA-955, ACA-956) ; humérus sans épiphyse proximale (ACA-356) ; radius (ACA-223, ACA-226) ; scaphoïde (ACA-36) ; semi-lunaire (ACA-43) ; pyramidal (ACA-39) ; capitato-trapézoïde (ACA-42) ; unciforme incomplet (ACA-228) ; métacarpiens (ACA-227, ACA-957) ; phalanges 1 (ACA-31, ACA-32, ACA-34, ACA-37, ACA-40, ACA-219 et ACA-224) ; phalanges 2 (ACA-38, ACA-41, ACA-248 et ACA-288) ; sésamoïdes (ACA-22 et ACA-274) ; fragment de bassin (ACA-225) ; diaphyse de fémur (ACA-213) ; fibula (ACA-35) ; calcanéum (ACA-30), peut-être du même individu qu'un métatarsien et un cubo-naviculaire

(ACA-958a, b) ; cubo-naviculaire (ACA-33) ; métatarsien (ACA-220).

#### DESCRIPTION

##### *Dents* (Fig. 1A, B)

Une prémolaire supérieure est beaucoup plus large que longue, et possède une face labiale presque symétrique ; ce doit donc être une P4. Une molaire supérieure est nettement plus large que cette prémolaire et il s'agit donc probablement d'une M2 plutôt que d'une M1. Si ces dents sont correctement déterminées, leurs dimensions sont à peine inférieures aux moyennes de *G. camelopardalis* (Singer & Boné 1960) :

	Çalta	moy. actuelle
Long. × larg. P4	21,5 × 28	22,2 × 29,65
Long. × larg. M2	31 × 33,5	31,7 × 33,83

Ces dents sont brachyodontes, d'aspect globuleux, avec des styles et piliers saillants mais arrondis, séparés par des vallées étroites, sur la face labiale de P4 et le premier lobe de M2. Les formations accessoiretes dans les vallées sont réduites. Il n'y a pas de cingulum interne, et la colonnette de M2 est très faible. Ces caractères distinguent

TABLEAU 1. — Dimensions des os des membres du giraffidé de Çalta.

	Radius ACA-226	Radius ACA-223	Métacarpe ACA-227	Métacarpe ACA-957	Métatarse ACA-220	Métatarse ACA-958a
L	645 + (± 660)	700 +	± 600	635	650	630
DT art. prox.						68
DT max. prox.				94,5	76,5	76
DT mil.		66		53		± 49
DT art. dist.	103,5 (radio-ulna)	100 ( <i>id.</i> )	90	94	± 81	± 79
DT max. dist.	115 ( <i>id.</i> )					

Calcaneum ACA-30	Cubo-naviculaire ACA-958b	Fibula ACA-35	Scaphoïde ACA-36	Semi-lunaire ACA-43	Pyramidal ACA-39
L = 208 DT max. = 66 H = 91,5	DT max. = 92 H mini. = 35	DAP max. = 57,2 DT max. = 33,3 H = 37	DAP art. dist. = 58 DT = 35 H = 41,5	DAP = 59 DT = 42,5 H max. = 44	DT dist. = 35 H mini. = 41,5

aisément ces dents de celles de tous les giraffidés du Miocène supérieur, mais on les retrouve en revanche tant chez la girafe actuelle que chez les représentants fossiles du genre *Giraffa*, qui n'était pas connu avec certitude en dehors d'Afrique.

#### *Humérus* (ACA-356)

L'os est dépourvu de son extrémité proximale et l'épiphyse distale est très endommagée.

*Radius* (ACA-223 et ACA-226, appartenant à deux individus différents)

Comme chez *Giraffa* et *Boblinia* Matthew, 1929 l'ulna est réduit et intimement soudé au radius sur toute sa longueur. À l'extrémité distale, la disposition des coulisses pour les extenseurs et celle des surfaces articulaires semble intermédiaire entre les deux genres, mais la variabilité individuelle de l'espèce actuelle interdit d'être plus précis.

#### *Carpies*

Les surfaces articulaires du carpe sont, dans l'ensemble, moins larges que dans l'espèce actuelle, sans doute en raison du moindre poids des individus de l'espèce de Çalta. Les divers carpiens n'appartenant malheureusement pas au même

individu, il est difficile de tirer des conclusions sur leurs proportions relatives. Il semble néanmoins que le scaphoïde soit plus bas et le semi-lunaire plus étroit que chez la girafe actuelle. Comme chez cette dernière, les facettes articulaires de cet os pour le capitato-trapézoïde et l'unciforme sont très inégales, et le capitato-trapézoïde est dépourvu de la surface postéro-latérale qu'on trouve chez *Boblinia*.

#### *Métacarpien*

Les deux os de Çalta sont malheureusement déformés, et les surfaces articulaires proximales abîmées. Il est certain, cependant, que la diaphyse n'était pas élargie comme chez la girafe ; le plus faible poids des espèces néogènes est sans doute, là encore, responsable de cette différence.

#### *Fibula*

La partie médiale, qui vient s'encaster dans la face latérale de l'astragale, est, comme chez *Giraffa*, plus saillante que chez *Boblinia*.

#### *Calcaneum*

Cet os est extrêmement variable chez *G. camelopardalis*, au point de rendre vaine toute compa-

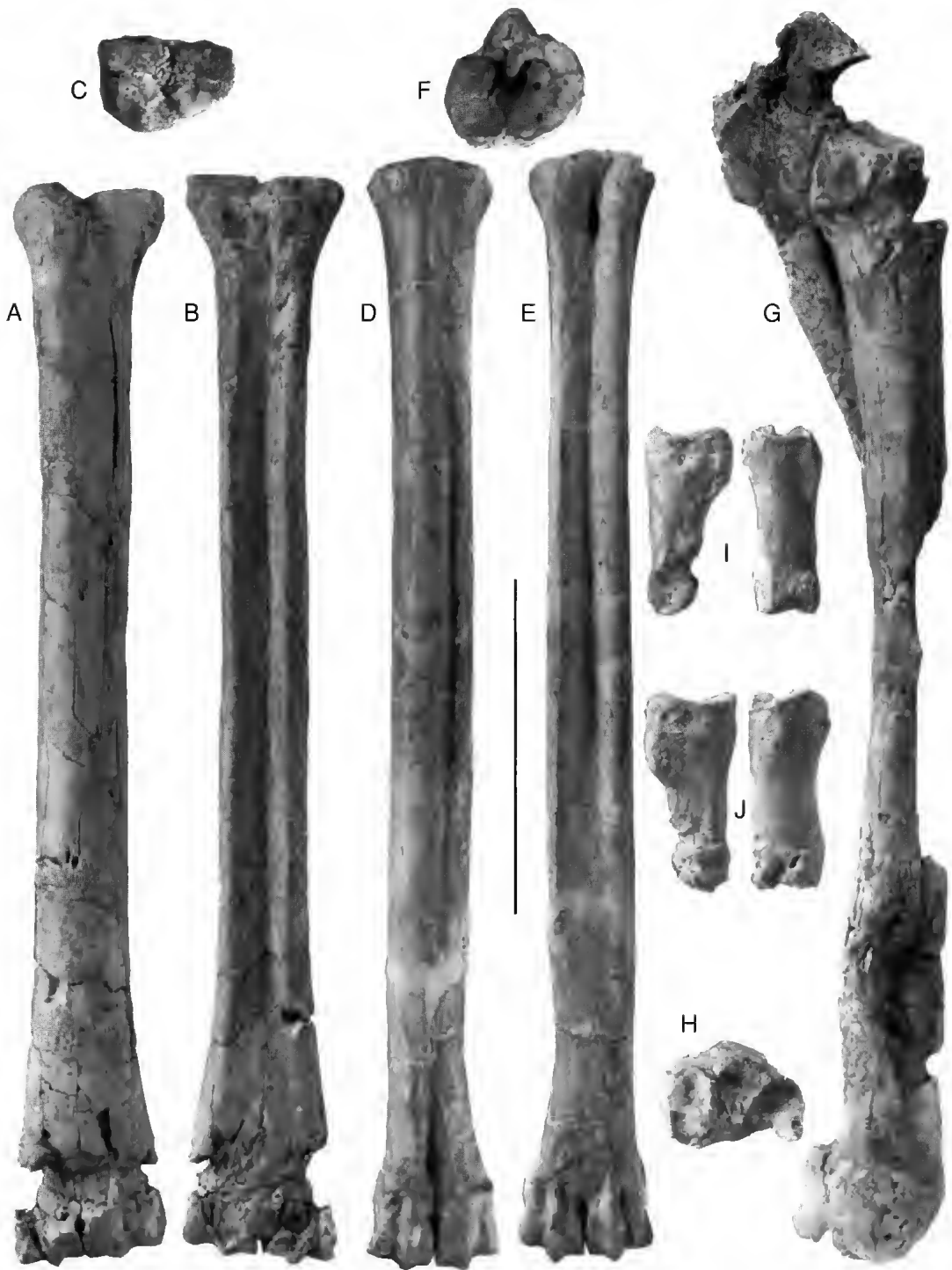


FIG. 2. — *Giraffa cf. jumae* ; A-C, métacarpe (ACA-957) ; A, vue antérieure ; B, vue palmaire ; C, vue proximale ; D-F, métatarse (ACA-220) ; D, vue antérieure ; E, vue plantaire, F : vue proximale ; G-H, radius (ACA-226) ; G, vue médiale ; H, vue distale ; I, phalange I (postérieure ?) (ACA-37) ; J, phalange I (antérieure ?) (ACA-34). Échelle : 20 cm.

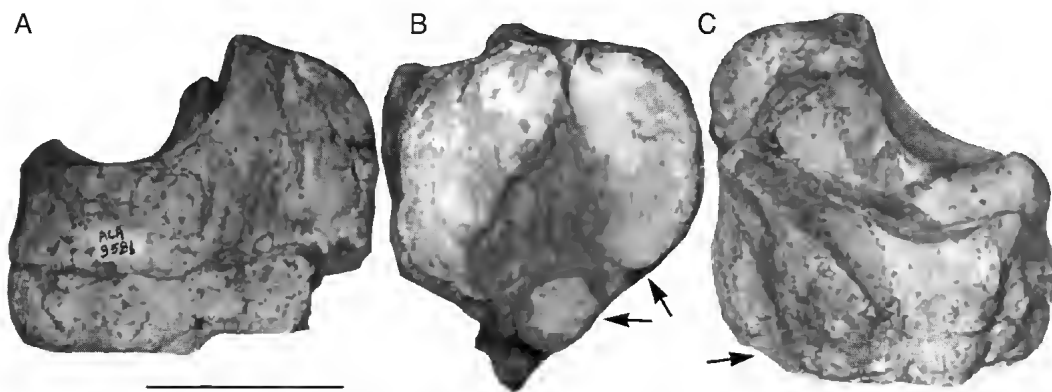


FIG. 3. — *Giraffa* cf. *jumae*, cubo-naviculaire et cunéiformes (ACA-958b) ; **A**, vue médiale ; **B**, vue distale (les flèches indiquent les cunéiformes soudés) ; **C**, vue latéro-supéro-externe (la flèche indique le faible sillon du m. long péronier). Échelle : 5 cm.

raison détaillée. Cette variabilité porte sur :

- la concavité de la surface fibulaire ;
- l'extension vers l'avant de la surface latérale (parasagittale) pour l'astragale ;
- la présence ou l'absence d'une petite surface plantaire pour le même os ;
- le développement du *sustentaculum tali*.

Deux caractères distinguent néanmoins tous les *G. camelopardalis* du giraffidé de Çalta, plus semblable à *B. attica* ; ce sont :

- l'asymétrie du *tuber* en vue postérieure, alors qu'il est presque symétrique tant à Çalta que chez *B. attica* ;
- le raccourcissement du *tuber* relativement à la partie articulaire.

#### Cubo-naviculaire (Fig. 3)

Comme chez *Giraffa* et *Boblinia*, et à la différence de la plupart des autres giraffidés, les deux tenons de la face proximale sont de hauteurs peu inégales. Comme chez *Giraffa*, une surface articulaire recouvre le sommet du tenon externe, qui devait donc s'encaster dans l'astragale. L'articulation tarso-métatarsienne est caractéristique de *Giraffa*, peu différente de celle d'*Okapia*, mais dérivée par rapport à celle de tous les autres giraffidés fossiles : tous les cunéiformes sont fusionnés, les deux surfaces cubo-métatarsiennes sont contiguës, et la face externe du cuboïde est dépourvue du sillon pour le muscle long péronier latéral. Ce tendon sépare normalement les surfaces cubo-métatarsiennes, avant de s'insérer sur

le petit cunéiforme (Bohlin 1926) ; il devait probablement ici s'insérer sur le métatarsien. *B. attica* présente selon Bohlin (1926) la même disposition que *Giraffa*, mais je ne l'ai pourtant observée (Geraads 1979) ni sur le matériel de Pikermi (MNHN) ni sur celui de Ditiko (université de Thessalonique) ; seul le spécimen PIK-1554 présente des cunéiformes soudés, mais les surfaces cubo-métatarsiennes sont bien séparées.

#### Phalanges

Chez les giraffidés, les phalanges antérieures se distinguent des postérieures par leur plus grande longueur et leur épiphyse proximale plus large, de contour plus carré. La plupart des spécimens de Çalta sont, hélas, écrasés transversalement et leur détermination, compliquée par la présence de deux individus au moins, est un peu délicate. Il est presque certain, pourtant, que la différence de massivité était moindre que chez *G. camelopardalis*, comme si l'avant-train avait été moins nettement prépondérant.

#### PROPORTIONS DES OS LONGS

La comparaison avec les autres giraffinés est difficile du fait de l'absence à Çalta de certains os, ou au moins de certaines épiphyses (fémur, tibia) et de l'appartenance des os présents à deux individus au moins. J'ai donc considéré qu'il existait deux individus, un grand et un plus petit, l'humérus appartenant à l'un ou à l'autre, mais plus probablement au plus grand. Les squelettes

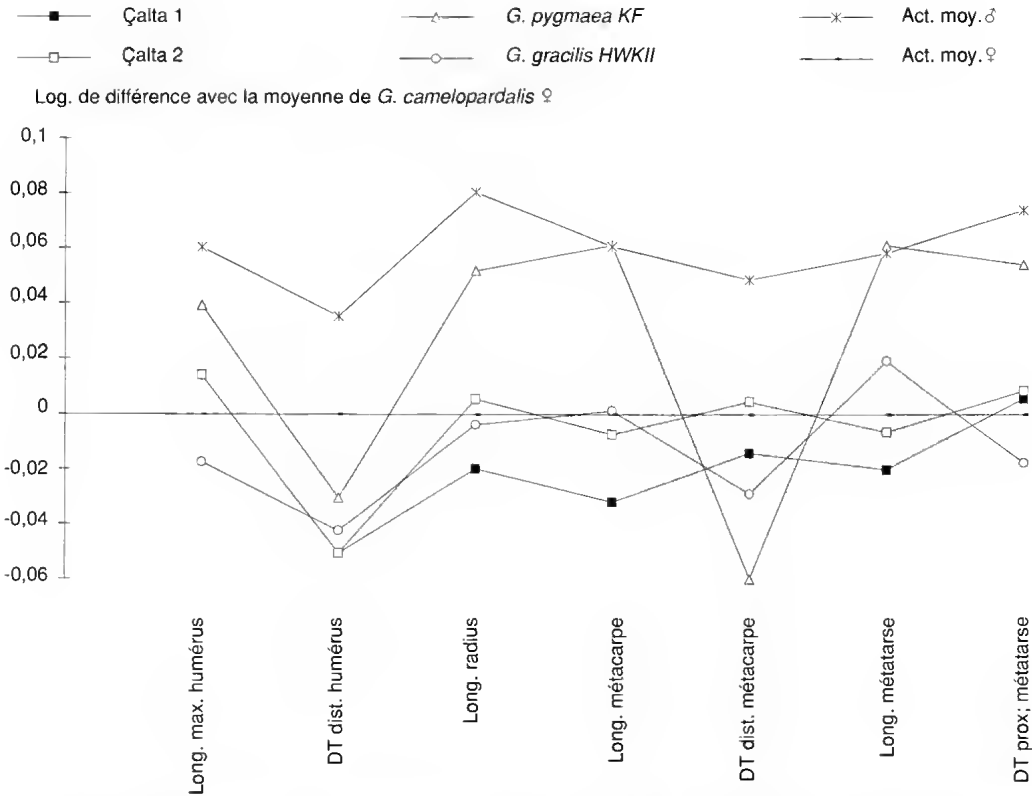


Fig. 4. — Graphique de Simpson de quelques mesures des os des membres. Référence : moyenne des femelles actuelles de *G. camelopardalis* (Harris 1976b) Çalta 1 et 2 : deux individus de Çalta, l'humérus étant rattaché à l'un ou à l'autre. KF, Koobi Fora (Harris 1976a) ; HWKII, Olduvai bed II (*id.*).

de giraffidés en association sont exceptionnels en dehors de ceux de la girafe actuelle. Pour cette dernière, j'ai utilisé pour comparaison les données de Harris (1976, 1987), de Singer & Boné (1960) et les squelettes du Laboratoire d'Anatomie comparée du MNHN, en homogénéisant toutes les mesures, au besoin à l'aide de facteurs correctifs (les mesures de Harris, par exemple, donnent la longueur du radio-ulna, rarement complet chez les fossiles).

Si on considère l'ensemble du squelette, aussi bien le graphique de Simpson (Fig. 4) que l'ACP (Fig. 5) montrent que le giraffidé de Çalta se rapproche des femelles actuelles par les dimensions de ses os des membres, mais il ne peut malheureusement être comparé à *B. attica*, dont le squelette reste trop incomplètement connu.

La différence de longueur entre métatarsien et métacarpien est un peu plus marquée que chez la

girafe actuelle, chez laquelle ces deux os sont presque de même longueur. Le seul autre *Giraffa* chez lequel cette proportion soit connue avec précision est le squelette de *G. gracilis* du bed II d'Olduvai, dont les proportions sont semblables à celles de Çalta. *B. attica* semble en revanche avoir eu un métacarpe plus long que le métatarse, si on en juge par les quelques os connus, qui proviennent, hélas, de plusieurs gisements différents :

	Çalta	<i>B. attica</i>
Long. Mc	600, 635	710 (Pikermi), 661 et 693 (Vathyakkos)
Long. Mt	630, 650	690 (Pikermi), 658 (Dilitiko), 680 (Salonique, feuilles Arambourg)

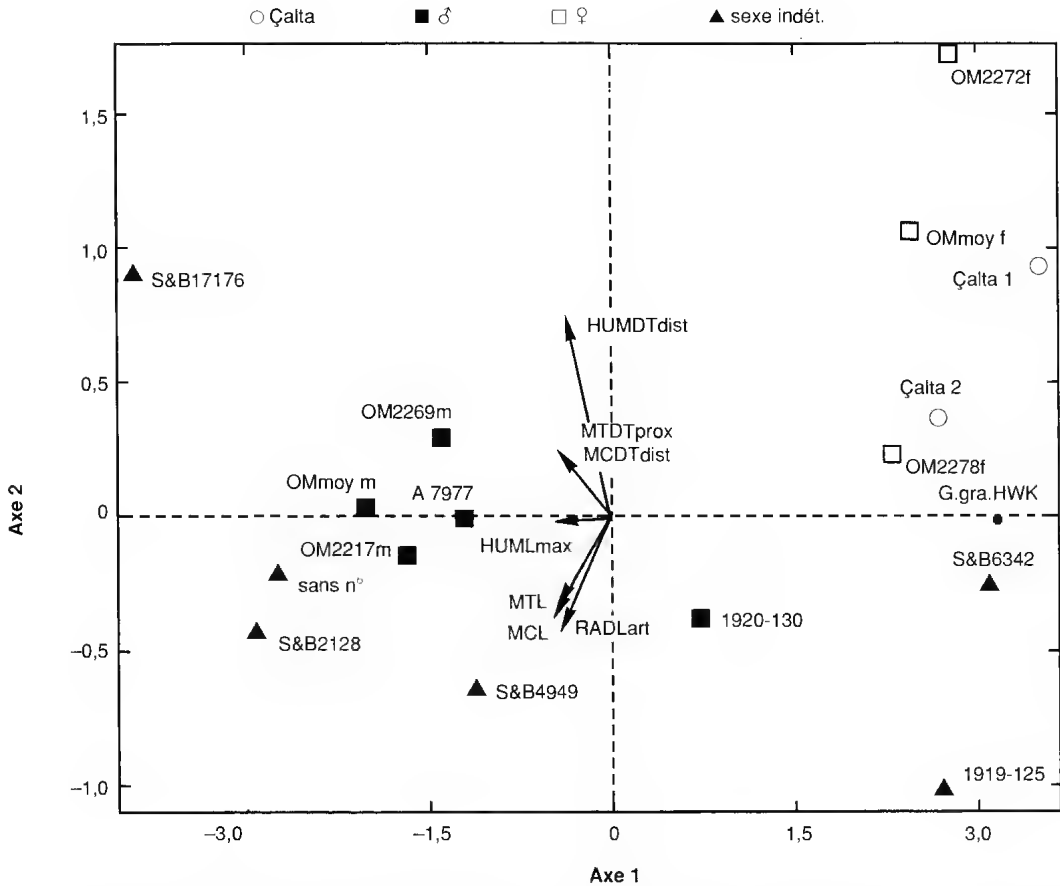


FIG. 5. — Analyse en composantes principales à partir des mêmes mensurations, sur des individus actuels (Singer & Boné 1960 ; Harris 1976b ; Laboratoire d'Anatomie comparée du MNHN, Paris) ; Çalta et les moyennes en individus illustratifs.

Les métacarpiens de Çalta sont non seulement un peu plus courts, mais aussi plus massifs que ceux de *Bohlinia* ; ils sont aussi plus robustes que la plupart des spécimens est-africains, à l'exception du métacarpiens appartenant au type de *G. jumae* Leakey (Fig. 6).

Morphologiquement, les caractères utilisables sont peu nombreux ; le meilleur est sans doute celui de l'articulation cubo-métatarsienne, double chez *Bohlinia* et chez le *Giraffa* ancien de Langebaanweg (Harris 1976a), mais simple, comme à Çalta, dans les formes plio-pléistocènes est-africaines et chez l'actuel.

#### COMPARAISONS

Les giraffidés sont rares hors d'Afrique après le Miocène supérieur. En Chine, la faune de

Dongyaozitou (Tang Yingjun & Ji Hongxiang 1983) a livré un maxillaire de giraffidé, *Palaeotragus progressus*, effectivement semblable aux formes du Miocène supérieur rapportées à ce genre, dont les dents sont bien différentes de celles de Çalta. Dans les Siwaliks, il existe au moins un giraffidé (en dehors de *Sivatherium*) dans le Pliocène, mais ce groupe ne semble pas y avoir été révisé depuis Colbert (1935). Les dents de *Giraffa punjabiensis* Pilgrim, 1910 sont semblables à celles de la girafe actuelle, de sorte qu'il se pourrait que cette espèce soit proche de celle de Çalta, mais son squelette post-crânien n'a pas été décrit.

Dans le Miocène terminal de Pavlodar au Kazakhstan, les giraffidés sont représentés par un *Samotherium* Forsyth Major, 1888 (*S. irtyschense* Godina, 1962) bien caractéristique, sans rapport

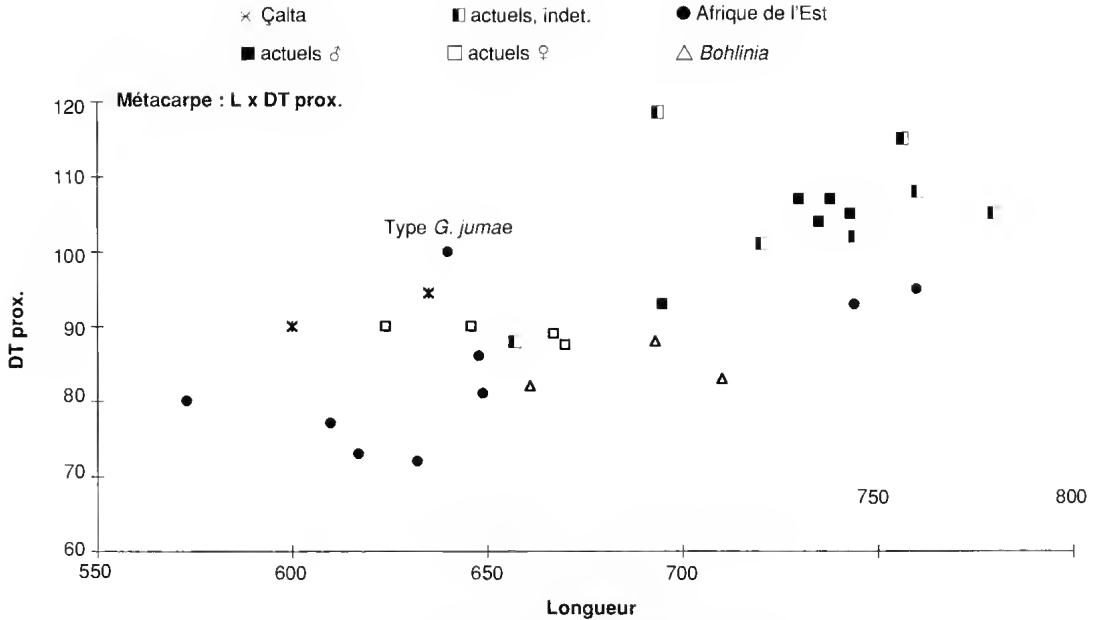


FIG. 6. — Proportions du métacarpe chez *Giraffa* et *Bohlina*.

donc avec l'espèce de Çalta. À Kvabebi, en Géorgie (Pliocène supérieur), il n'y a pas de giraffidé (Vekua 1972).

Dans le Pliocène terminal (à *Equus*) de Kuruksai au Tadjikistan, Charapov (1974) a décrit sous le nom de *Sogdianotherium* un crâne à cornes supra-orbitaires pointues, plutôt proverses, qui pourrait être un « Paléotraginé » tardif. *Macedonitherium martinii* Sickenberg, 1967 du Pliocène de Wolaks en Macédoine grecque, surtout connu par un massacre, pourrait être voisin de la forme d'Asie centrale ; ses métapodes (NLfB, Hanovre) sont courts. Il a aussi été cité à Dafnro par Kostopoulos & Koufos (1994) et en Turquie à Güliazi par Sickenberg (1975), mais sans description du matériel. On peut aussi en rapprocher *Mitilanootherium inexpectatum* Samson et Radulesco, 1966, du Villafranchien supérieur de Roumanie, qui présente l'intérêt de montrer que ce giraffidé attardé dans le Pléistocène d'Europe était relativement hypsodonte (Samson & Radulesco 1966, fig. 1) et différent par ce caractère de celui de Çalta. Selon ces auteurs, et Heintz (comm. pers. 1974), c'est à *Macedonitherium*/*Mitilanootherium* qu'il faut rattacher les os des membres décrits par Bolomey

(1965) sous le nom de *Pliotragus ardeus*. La morphologie de la région tarso-métatarsienne en est un peu incertaine, Bolomey ne figurant de sillon du m. long péronier sur le cubo-naviculaire, mais mentionnant et figurant deux surfaces articulaires disjointes pour cet os sur le métatarse, ce qui est quelque peu contradictoire. Quoiqu'il en soit, le métacarpe mesurerait selon Bolomey « quelque 400 mm », et serait donc, comme celui de *Macedonitherium*, bien plus court que celui de *Giraffa*.

En Europe occidentale, les giraffidés ont disparu à cette époque, à l'exception peut-être d'une forme de grande taille (sivathériiné ?) citée avec doute à Montpellier (Guérin 1986).

En Turquie, enfin, les quelques giraffidés décrits (Senyürck 1954 ; Ozansoy 1965 ; Geraads 1994), tous du Miocène supérieur, sont manifestement sans rapport avec celui de Çalta.

C'est donc assurément, soit parmi les espèces africaines pliocènes, soit parmi celles des Siwaliks, qu'il faut rechercher les plus proches parents de la girafe de Çalta. En Afrique, *Giraffa* apparaît vers la limite Mio-Pliocène à Langebaanweg (Harris 1976a) et peut-être à Lothagam (Churcher 1979 ; Geraads 1986), de sorte que l'espèce turque ne

saurait être son ancêtre comme sa position géographique, intermédiaire entre *Bohlinia* de Grèce et *Giraffa* d'Afrique orientale, aurait pu le laisser supposer. Toutes ces formes sont trop mal connues ou incomplètement décrites pour qu'il soit possible de préciser leurs relations. Les quelques caractères morphologiques observables sur la girafe de Çalta et les proportions de ses os des membres sont compatibles avec ceux de *G. jumae*, connu dès le Pliocène moyen en Afrique orientale (Harris 1976b, 1987).

### Remerciements

Je remercie S. Sen qui a bien voulu me confier l'étude des cervidés et giraffidés de Çalta, ainsi que L. Ginsburg et F. Renault qui m'ont permis d'accéder aux collections du Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN). Les photos sont dues à D. Serrette. Je remercie également S. Moyà-Solà et A. W. Gentry pour la révision de ce manuscrit.

### RÉFÉRENCES

- Bohlin B. 1926. — Die Familie Giraffidae. *Palaentologia Sinica* C 4 (1): 1-178.
- Bolomey A. 1965. — Contribution à la connaissance de la morphologie de *Pliotragus ardeus*. *Revue roumaine de biologie. Zoologie* 10 (5): 315-323.
- Charapov Ch. 1974. — *Sogdianotherium* — a new genus of the family Giraffidae from the upper Pliocene of Tadzhikistan. *Paleontological Journal* 4: 517-521.
- Churcher C. S. 1979. — The large Palaeoragine Giraffid *Palaeotragus germaini*, from late Miocene deposits of Lothagam Hill, Kenya. *Breviora* 453: 1-8.
- Colbert E. H. 1935. — Siwalik Mammals in the American Museum of Natural History. *Transactions of the American Museum of Natural History*, N.S. 26: 1-401.
- Czyzewska T. 1968. — Deer from Weze and their relationship with the Pliocene and Recent Eurasian Cervidae. *Acta Palaeontologica Polonica* 13 (4): 537-593.
- Dong Wei & Ye Jie 1996. — Two new cervid species from the late Neogene of Yushe basin, Shanxi province, China. *Vertebrata Palasiatica* 34 (2): 141-144.
- Geraads D. 1974. — Les Giraffidés du Miocène supérieur de la région de Thessalonique (Grèce). Thèse troisième cycle Université Paris VI: 87 p. [inédit].
- 1979. — Les Giraffinae (Artiodactyla, Mammalia) du Miocène supérieur de la région de Thessalonique (Grèce). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, série 4, C 1 (4): 377-389.
- 1986. — Remarques sur la systématique et la phylogénie des Giraffidés. *Géobios* 19 (4): 465-477.
- 1994. — Les gisements de Mammifères du Miocène supérieur de Kemiklitepe, Turquie: 8. Giraffidae. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, série 4, C 16: 159-174.
- Ginsburg L., Heintz E. & Sen S. 1974. — Le gisement pliocène à Mammifères de Çalta (Ankara, Turquie). *Comptes-rendus de l'Académie des Sciences*, D 278: 2739-2742.
- Godina A. Ia. 1962. — [Une nouvelle espèce de *Samotherium* du Kazakhstan]. *Paleontological Journal* 1: 131-139 [en russe].
- Godina A. Ia. & Baigusheva V. S. 1985. — A new species of *Palaeotragus* from the upper Pliocene in the sea of Azov region. *Paleontological Journal* 3: 68-73.
- Guérin C. 1986. — Un Giraffidés dans le Pliocène de Montpellier? *Palaeovertebrata* 16 (3): 185-189.
- Harris J. M. 1976a. — Pliocene Giraffoidea (Mammalia, Artiodactyla) from the Cape Province. *Annals of the South African Museum* 69 (12): 325-353.
- 1976b. — Pleistocene Giraffidae (Mammalia, Artiodactyla) from East Rudolf. *Fossil Vertebrates of Africa* 4: 283-332.
- 1987. — Fossil Giraffidae and Camelidae from Laetoli: 358-376, in Leakey M. D. & Harris J. M. (eds), *Laetoli, a Pliocene site in Northern Tanzania*. Clarendon Press, Oxford.
- 1991. — 4: Family Giraffidae: 93-138, in Harris J. M. (ed), *Koobi Fora Research Project*, Volume 3. Clarendon Press, Oxford.
- Heintz E. 1970. — Les Cervidés villafranchiens de France et d'Espagne. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, C 22: 1-303.
- Kostopoulos D. S. & Koufos G. D. 1994. — The Plio-Pleistocene artiodactyls of Macedonia (Northern Greece) and their biostratigraphic significance; preliminary report. *Comptes-rendus de l'Académie des Sciences*, II, 318: 1267-1272.
- Leakey L. S. B. 1970. — Additional information on the status of *Giraffa jumae* from East Africa. *Fossil Vertebrates of Africa* 2: 325-330.
- Oransoy F. 1965. — Étude des gisements continentaux et des Mammifères du Cénozoïque de Turquie. *Mémoires de la Société géologique de France*, N.S. 44 (1): 1-92.
- Samson P. & Radulesco C. 1966. — Sur la présence des Giraffidés dans le Villafranchien supérieur de Roumanie. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 10: 588-594.
- Sen S. & Rage J.-C. 1979. — Çalta (Ankara) Pliocene Omurgali Faunas. *Bulletin of the Geological Society of Turkey* 22: 155-160.
- Senyürek M. S. 1954. — A study of the remains of *Samotherium* found at Taskinpaşa. *Revue de la*



- Faculté des Langues, d'Histoire et de Géographie de l'Université d'Ankara* 12 (1-2): 1-32.
- Sickenberg O. 1967. — Die unterpleistozäne Fauna von Wolaks (Griech.-Mazedonien). I. Eine neue Giraffe (*Macedonitherium martinii* nov.gen nov.spec.). *Annales géologiques des Pays helléniques* 18: 314-330.
- Sickenberg O. 1975. — Die Gliederung des höheren Jungtertiärs und Altquartärs in der Türkei nach Vertebraten und ihr Bedeutung für die internationale Neogen-Stratigraphie. *Geologisches Jahrbuch*, B 15: 1-167.
- Singer R. & Boné E. 1960. — Modern Giraffes and the fossil Giraffids of Africa. *Annals of the South African Museum* 45: 375-548.
- Tang Yingjun & Ji Hongxiang 1983. — A Plio-Pleistocene transitional fauna from Yuxian, Northern Hebei. *Vertebrata Palasiatica* 21 (3): 245-254.
- Teilhard de Chardin P. & Trassaert P. 1937. — The Pliocene Camelidae, Giraffidae and Cervidae of South-Eastern Shansi. *Paleontologia Sinica* N.S., C 1: 1-56.
- Vekua A. K. 1972. — [Faune de Kvabebi]. Nauka, Moscou, 352 p. [en russe].
- Vislobokova A. Ia 1983a. — The fossil deer of Mongolia. *Akademia Nauk, Transactions* 23: 1-74 [en russe].
- 1983b. — The fossil deer of Eurasia. *Akademia Nauk*: 1-208 [en russe].
- 1992. — Neogene deer in Eurasia. *Paleontologia i Evolució* 24-25: 149-154.
- Vislobokova A. Ia., Dmitrieva E. & Kalmykov N. 1995. — Artiodactyls from the late Pliocene of Udunga, Western trans-Baikal, Russia. *Journal of Vertebrate Palaeontology* 15 (1): 146-159.
- Zdansky O. 1925. — Fossile Hirsche Chinas. *Paleontologia Sinica* C, 2 (3): 1-90.

*Soumis pour publication le 10 juillet 1997;  
accepté le 10 octobre 1997.*



# Le gisement de vertébrés pliocènes de Çalta, Ankara, Turquie. 10. Bovidae

**Geneviève BOUVRAIN**

Laboratoire de Paléontologie des vertébrés,  
URA 1761 du CNRS, université Pierre-et-Marie-Curie,  
4 place Jussieu, F-75252 Paris cedex 05 (France)

Bouvrain G. 1998. — Bovidae, in Sen S. (ed.), Le gisement de vertébrés pliocènes de Çalta, Ankara, Turquie. 10. *Geodiversitas* 20 (3) : 467-485.

## RÉSUMÉ

Cinq genres de Bovidae sont présents parmi les mammifères du gisement pliocène de Çalta (Turquie). *Gazella emilii* n.sp. montre des affinités avec certaines gazelles d'Asie centrale ; elle est très spécialisée par la longueur de ses métopodes. *Tchaltacerus longicornis* n.g. n.sp. possède des caractères de caprins ; orbites proéminentes, basioccipital court et large, métopodes trapus. Un troisième bovidé, malheureusement connu par seulement quelques pièces, pourrait être voisin de *Koufotragus bailloudi*. Enfin quelques fossiles prouvent la présence d'une antilope proche de *Gazellospira* et d'un Hippotragini. À l'exception de *Tchaltacerus* qui peut correspondre à un milieu escarpé, les autres bovidés indiquent, par l'allongement remarquable de leurs métopodes, un milieu ouvert.

## MOTS CLÉS

Pliocène,  
Turquie,  
mammifères,  
Bovidae.

## ABSTRACT

*Pliocene vertebrate locality of Çalta, Ankara, Turkey. 10. Bovidae.* The Pliocene mammal locality of Çalta (Turkey) has yielded five bovid genera. *Gazella emilii* n.sp. shows close affinities with some gazelles from Central Asia, but the Turkish species has very specialized lengthened metapods. *Tchaltacerus longicornis* n.g. n.sp. shows caprine characters: wide projection of the rim of the orbits, wide basioccipital, short metapods. The third bovid, unfortunately known by very few pieces, could be more or less closely related to *Koufotragus bailloudi*. A partial horn core and two mandibular fragments are close to *Gazellospira*. A mandible and one upper molar are assigned to Hippotragini. *Tchaltacerus* would have lived in quite mountainous areas, but the other bovids are open country dwellers.

## KEY WORDS

Pliocene,  
Turkey,  
Mammalia,  
Bovidae.

## INTRODUCTION

Les bovidés (Artiodactyla, Mammalia) forment le groupe le plus diversifié parmi les grands mammifères du gisement pliocène de Çalta (Turquie). Sen *et al.* (1974) pensaient que quatre taxons, distincts surtout par la taille de leurs métapodes, étaient présents : une gazelle différente des gazelles connues jusqu'alors, deux antilopes, dont une grande, aux membres allongés et un « caprin » aux métapodes courts et trapus. En effet, à cause du petit nombre de chevilles conservées à Çalta, il est plus aisé de séparer les espèces à partir des os des membres. Bien qu'avec des regroupements différents, nous pensons également qu'au moins quatre taxons peuvent être reconnus parmi le matériel de Çalta. Ils sont inégalement représentés, les deux bovidés de plus grande taille n'étant connus que par du matériel très incomplet.

## ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

Ordre ARTIODACTYLA Owen, 1848

Famille BOVIDAE Gray, 1821

Genre *Gazella* de Blainville, 1816,

*Gazella emilii* n.sp.

HOLOTYPE. — Massacre ACA-156 (collections du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris ; Fig. 1A, B).

PARATYPE. — Crâne ACA-153, dépourvu des frontaux et des nasaux (collections du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris ; Figs 2A, 3).

GISEMENT-TYPE. — Çalta, Turquie, MN15.

NIVEAU-TYPE. — Ruscinien supérieur, MN15.

DERIVATIO NOMINIS. — Espèce dédiée à Émile Heintz qui dirigeait les fouilles qui ont permis la récolte du matériel étudié ici.

MATÉRIEL EXAMINÉ ET MENSURATIONS (en mm). — Chevilles :

Massacre, holotype (ACA-156) : cheville d, DAP 32, DT 24,5 ; cheville g, DAP 31,2, DT 24,4, L (150).

Base cheville g (ACA-161), DAP 32,5, DT 24,2.

Base cheville d incomplète (ACA-216).

Massacre abîmé (ACA-309) : cheville g, DAP 31,8,

DT 25,4.

Massacre déformé (ACA-951), jeune ?

Extrémité distale de cheville (ACA-952).

Crâne, paratype (ACA-153) :

Larg. de la boîte crânienne, 58.

Larg. bi-masroïdienne, 66,3.

Haut. de la face occipitale, 23,5.

Larg. bi-condylienne, 39,5.

Larg. du basioccipital au niveau des tubérosités antérieures, 19,3 et des tubérosités postérieures, 25,2.

Larg. du palais au niveau du deuxième lobe de M2, 32,5 et de P2, 23,3.

Long. P2-M3, 64,5.

Long. P2-P4, 26.

Long. M1-M3, 38,5.

Denture supérieure (mensurations tableau 1) :

P3-M3 g (ACA-1) ; P2-M3 g (ACA-4) ; M2-M3 g (ACA-7) ; crâne avec P3-M3 d et P3-M3 g (ACA-153) ; P2-M3 d et P2-M3 g (ACA-155) ; P4-M1 d (ACA-171) ; P2-M3 g (ACA-197) ; P4-M2 d (ACA-253) ; P2-M3 d et P2-M3 g (ACA-308) ; D4-M2 d (ACA-319).

Denture inférieure :

p3-m3 g (ACA-168) ; p4, 8,9 × 5,3 ; m2, 10,8 × 7,2 ; m3, 18,3 × 7,5.

m2-m3 g (ACA-173) : m2, 13 × 7,9 ; m3, 18,2 × 7,2.

p3-m2 d (ACA-256) : p3, 8,8 × 4,8 ; p4, 9,2 × 5,9 ; m1, 11,8 × 6,5 ; m2, 13,5 × 7,2.

p4-m3 g (ACA-953) : p4, 9,6 × 6 ; m1, 11,8 × 6,9 ; m2, 13,7 × 7,4 ; m3, 17 × 6,8, h, 18.

p2-m3 incomplète g (ACA-954) : p2, 6,1 × 3,2 ; p3, 8,6 × 5 ; p4, 9,8 × 5,5 ; m1, 11,3 × 7,2 ; m2, 13 × 7,4.

Os des membres (mensurations d'après les indications de Scott 1985) :

Extrémité proximale de radius d (ACA-22) : R3 (DAP prox.) 16,3 ; R4 (DT prox.) 27,1.

Extrémité proximale de radius d (ACA-162) : R3, 16,4 ; R4, 28.

Extrémité proximale de radius d (ACA-193) : R3, 16 ; R4, 27,4.

Extrémité proximale de métacarpien d déformé (ACA-17).

Extrémité distale incomplète de tibia d (ACA-19).

Extrémité distale incomplète de tibia g (ACA-20).

Extrémité distale incomplète de tibia g (ACA-188).

Métatarsien g (ACA-13) : MT1 (L) 210 ; MT2 (DT prox.) 23,5 ; MT3 (DAP prox.) 23 ; MT4 (DT dist.) 26.

Extrémité proximale de métatarsien d (ACA-18) : MT2, 22,5 ; MT3, 22.

Métatarsien d, jeune, dépourvu de l'extrémité distale (ACA-181).

Extrémité proximale de métatarsien d (ACA-182) : MT2, 21,5 ; MT3, 21,8.

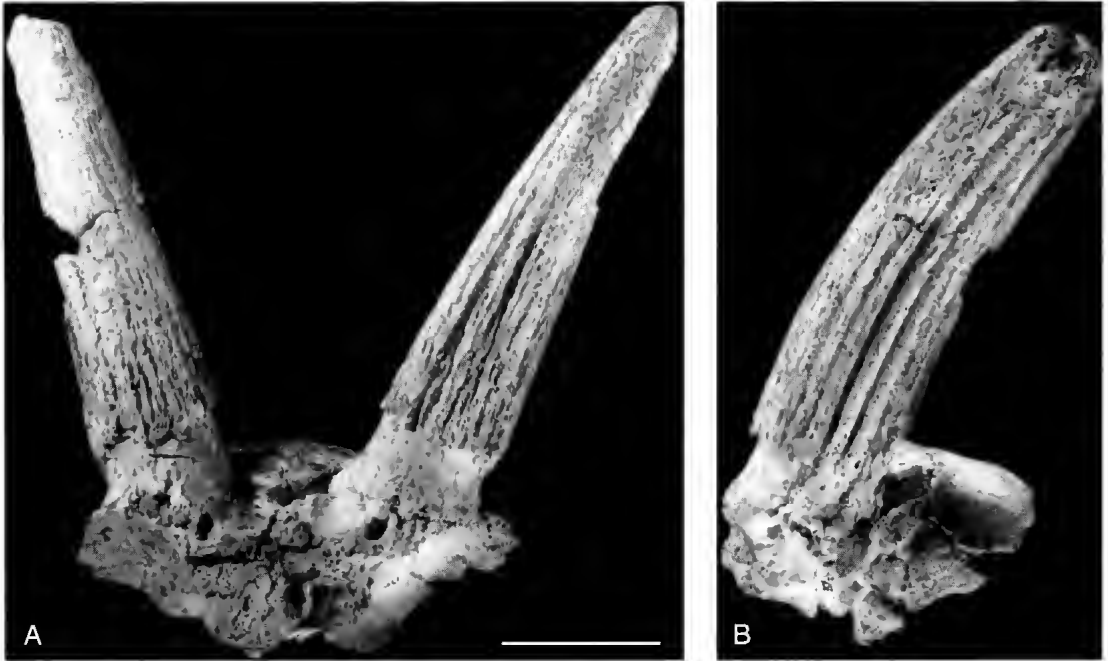


FIG. 1. — *Gazella emilii* n. sp., massacre, holotype (ACA-156) ; A, vue frontale ; B, vue latérale. Échelle : 3 cm.

Métatarsien g (ACA-250) : MT1, 195 ; MT2, 21,5 ; MT3, 22,4 ; MT4, 24,6.

**DIAGNOSE.** — Gazelle de taille moyenne, à chevilles fortement cannelées, divergentes dès la base, à face postérieure peu courbée vers l'arrière. Crêtes pariétales fortes, face occipitale basse et large. Rangée des pré-molaires assez courte par rapport à celle des molaires (P2-P4/M1-M3  $\times 100$  entre 63,6 et 70). Hypsodontie intermédiaire entre celle des gazelles du Miocène supérieur comme *G. desperdita* (Gervais, 1847) et celle des gazelles du Pliocène supérieur comme *G. borbonica* Depéret, 1884. Métopodes allongés. Il s'agit d'une gazelle de taille moyenne ; son poids calculé d'après la surface de la m1 (Legendre 1986) se situe entre 25 et 30 kg, ce qui correspond au poids de *Gazella rufifrons* Gray, 1846 ou de *Gazella leptoceros* (Cuvier, 1842) par exemple dans la faune actuelle.

#### DESCRIPTION

##### Chevilles

Il est impossible d'avoir une certitude quant à la présence ou à l'absence de chevilles chez les femelles ; en effet, il n'y a pas de crâne inerne mais il n'y a pas non plus de chevilles présentant des caractéristiques de femelles. Toutefois, il y a très peu de matériel. L'absence de chevilles pouvant appartenir à des femelles incite à penser que

ces dernières étaient inernes.

Les chevilles mâles, courtes et massives, sont implantées au-dessus des orbites, peu inclinées vers l'arrière et divergentes dès la base (Fig. 1A, B). La section transversale est ovale avec une face externe un peu plus plane que l'interne. Le bord postérieur de la cheville est un peu courbé vers l'arrière. Les sillons sont nombreux et profonds surtout sur la face postérieure. Les pivots sont bas. Les trous supra-orbitaires sont petits ; la largeur entre les bords externes des forams supra-orbitaires est de 35,8 mm (ACA-309). Les sutures interfrontale et fronto-pariétale restent ouvertes mais non surélevées. La fosse postcornuale est à peine indiquée.

##### Crâne

La face devait être courte, l'arrière de M3 se plaçant nettement en arrière du niveau du bord antérieur de l'orbite. Le trou infra-orbitaire s'ouvre au-dessus de la limite P3-P4. La tubérosité maxillaire est située au niveau de la racine postérieure de M1. Au-dessus de cette tubérosité, le maxillaire devient concave indiquant sans doute le départ d'une vaste fosse lacrymale. Les crêtes

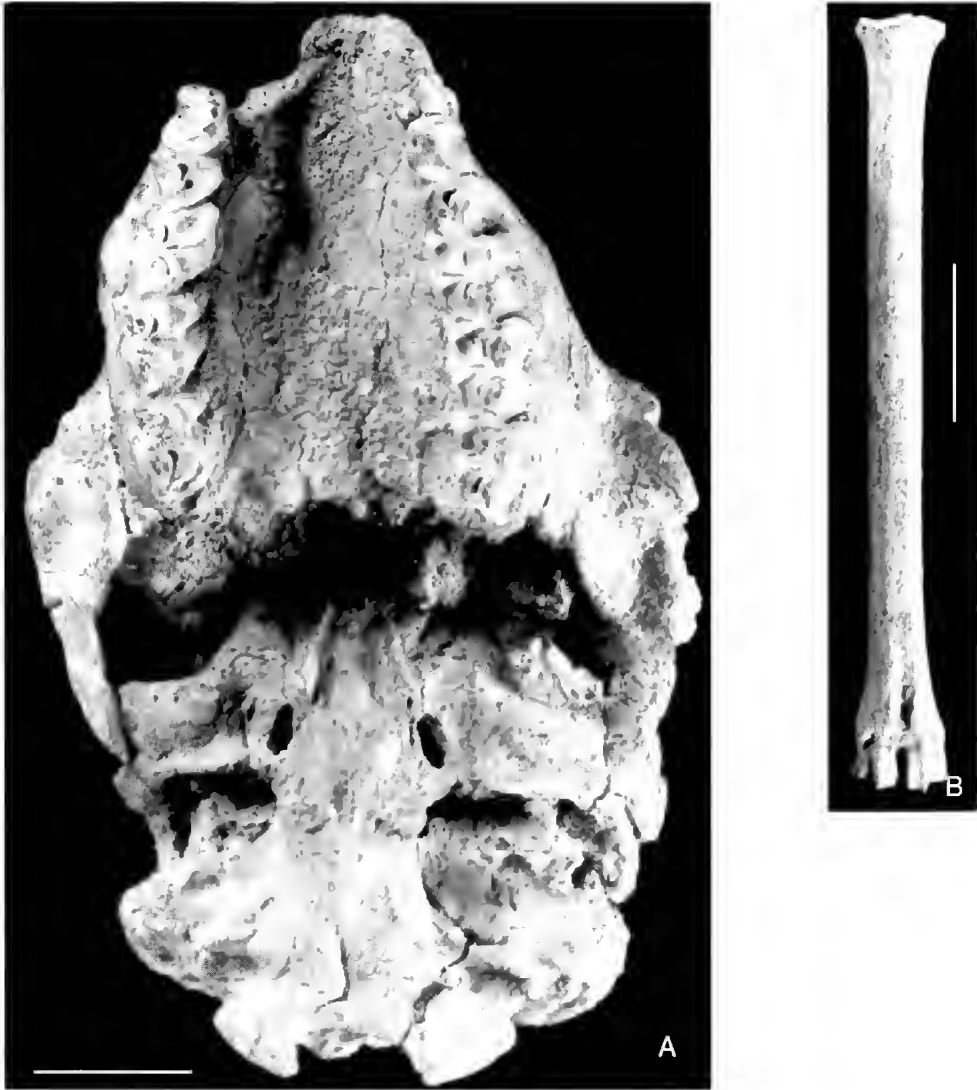


FIG. 2. — *Gazella emilli* n.sp., A, crâne (ACA-153), vue inférieure ; B, métatarsien (ACA-250), vue antérieure. Échelles : A, 2 cm ; B, 4 cm.

pariétales sont fortes et marquées par une série de tubérosités ; l'écaïlle du squamosal est basse. La face occipitale, basse et large, est délimitée par une crête nuchale très proéminente. La surface postérieure de la mastoïde est creusée d'une profonde dépression. Le conduit temporal s'ouvre directement dans la cavité crânienne. La face ventrale du rocher est assez plane, le promontoire étant à peine bombé. Les faces antérieures de la mastoïde et de l'apophyse paroccipitale sont for-

tement concaves, la bulle devait être de grande taille. Le basioccipital est plutôt court et large (Fig. 3). Les tubérosités antérieures ne se poursuivent pas vers l'arrière. Entre les tubérosités antérieures et postérieures le corps du basioccipital est soulevé en une petite crête médiane entourée de deux zones légèrement concaves. Les trous palatins s'ouvrent au niveau du deuxième lobe de M2. Les choanes sont situées au même niveau que les fosses ptérygoïdiennes.

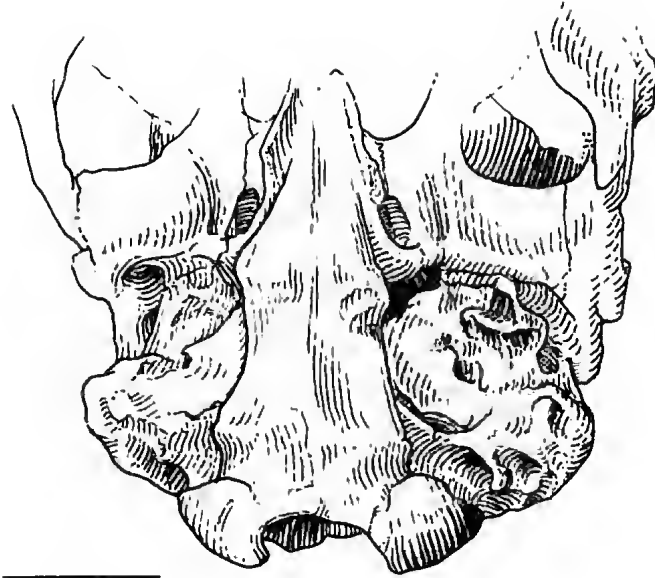


FIG. 3. — *Gazella emilii* n.sp., crâne (ACA-153), vue inférieure. Échelle : 2 cm.

#### *Denture supérieure*

Les prémolaires sont courtes par rapport aux molaires. La partie antérieure du tubercule principal sur P2 et P3 est très réduite (Fig. 4A). Les molaires sont dépourvues de colonnettes interlobaires, les styles sont pincés, le pilier du paracône faible. La face externe du deuxième lobe est concave. Sur M3 le métastyle est très développé et oblique vers l'arrière (Fig. 5A, B). Les lobes linguaux sont larges et se soudent rapidement à la muraille externe avec l'usure. Il existe des crochets dans les lobes postérieurs de M1 et de M2. L'hypsodontie est assez forte. Le rapport d'hypsodontie ( $h$  2<sup>e</sup> lobe/L  $\times$  100) varie de 124 à 128 pour M2 et de 113 à 127 pour M3. À titre de comparaison, ce même rapport varie de 135 à 143 pour M2 et de 124 à 138 pour M3 chez *Gazella borbonica* de La Puebla.

#### *Denture inférieure*

Les prémolaires sont courtes par rapport aux molaires. Le paraconidé et le parastylide ne sont séparés que dans leur partie la plus haute. Le métaconidé a la forme d'une lame oblique vers l'arrière (Fig. 4B). Les vallées antérieures de p3 et de p4 restent donc ouvertes. La vallée postérieure de p4 peut être fermée. La gouttière postérieure

sur la face externe de p4 est très faible. Les molaires sont dépourvues de colonnette interlobaire, leur face linguale est plane. Il n'y a pas de pli caprin. Le troisième lobe de m3 est formé de deux tubercules.

#### *Os des membres*

Les os du squelette postcrânien sont surtout caractérisés par un allongement des métapodes. Les métatarsiens sont minces et longs (Fig. 2B) ; ils sont plus allongés que ceux des gazelles actuelles de poids comparable.

#### COMPARAISONS

Alors qu'elles ne pénètrent en Europe occidentale qu'au Turolien moyen, les gazelles sont abondantes en Europe du Sud-Est et en Asie mineure durant tout le Turolien. Ces formes du Miocène supérieur sont très nettement plus petites et plus primitives que celle de Çalta.

Au Pliocène, une seule espèce se rencontre en Europe : *Gazella borbonica*. Créée en 1884 par Depéret sur un fragment de crâne provenant des Étouaires (France), *G. borbonica* est d'une taille voisine de celle de la gazelle de Çalta, mais elle en diffère par de nombreux caractères : ses chevilles sont plus longues, plus comprimées transversale-

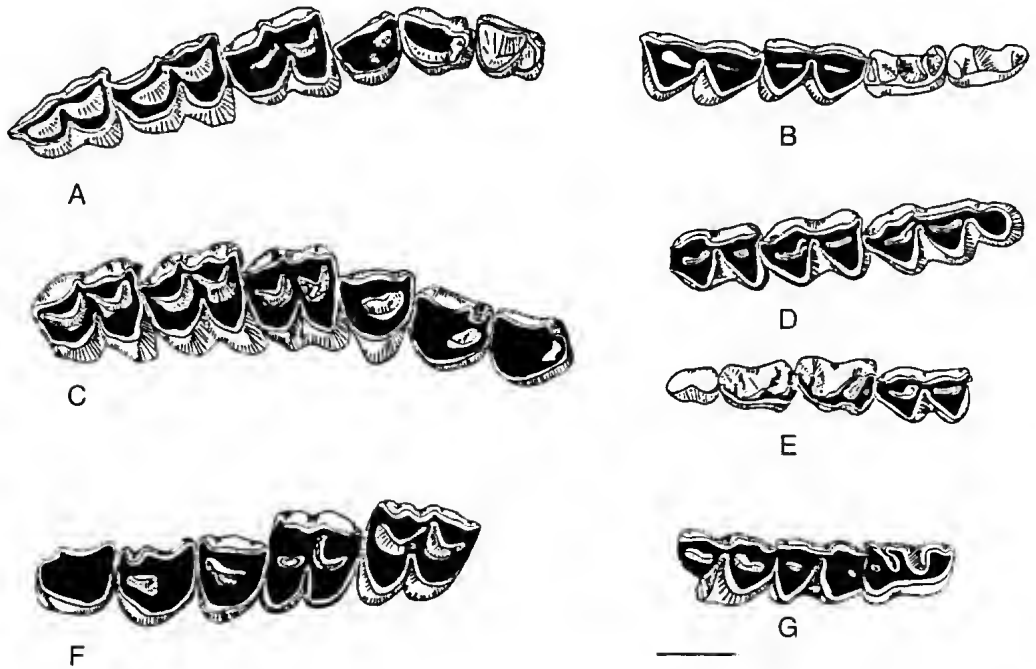


FIG. 4. — Dentures des antilopes de taille moyenne en vue linguale. A, B, *Gazella emilii* n.sp. ; A, maxillaire droit (ACA-155) ; B, mandibule droite (ACA-256) ; C-E, *Tchaltacerus longicornis* n.g. n.sp. ; C, maxillaire droit (ACA-163) ; D, mandibule gauche (ACA-167) ; E, mandibule droite (ACA-234) ; F, G, Bovidae indet. ; F, maxillaire gauche (ACA-164) ; G, mandibule droite (ACA-169). Échelle : 1 cm.

ment, plus courbées vers l'arrière ; elles sont dépourvues de sillons profonds, leur divergence est plus faible (Heintz 1975). La denture est plus dérivée, l'hypsodontie est plus importante et les prémolaires sont plus courtes par rapport aux molaires. De plus, *G. borbonica* ne montre pas d'allongement important des métapodes : sur treize métapodes provenant de La Puebla de Valverde, la longueur varie de 161 à 175 mm alors qu'à Çalta, mais sur deux spécimens seulement, la longueur varie de 195 à 210 mm. *Gazella borbonica* disparaît des gisements d'Europe occidentale durant le Villafranchien (MN17a/MN17b, Giuli & Heintz 1974). Kostopoulos & Koufos (1994) signalent dans le gisement villafranchien supérieur de Gerakarou (Grèce) l'existence d'une nouvelle espèce différant de *G. borbonica* par ses chevilles plus courtes et moins aplaties transversalement. Ces caractères se retrouvent sur la gazelle de Çalta ; cependant, les chevilles de Gerakarou semblent dépourvues

de profondes cannelures, les prémolaires sont plus courtes, les métapodes ne sont pas aussi allongés.

En Chine comme en Asie centrale, plusieurs espèces de gazelles plio-quaternelles ont été décrites. La provenance précise, donc le niveau stratigraphique, de certaines de ces espèces est inconnue.

*Gazella sinensis* a été définie par Teilhard & Piveteau (1930) sur des fossiles provenant de Nihowan (Formation Dongyazitou, Chine). Elle se rapproche de la gazelle de Çalta par ses chevilles courtes, massives et fortement cannelées. Mais elle en diffère par sa taille supérieure, ses chevilles moins divergentes, à face postérieure courbe, un frontal épaissi entre les chevilles, une fosse postcornuale très profonde et une jonction du paraconide et du métaconide de p4. De nombreuses pièces provenant d'Asie centrale (Mongolie, Kazakhstan, Transbaykalia, Géorgie) ont été attribuées à *Gazella sinensis* (Meladze



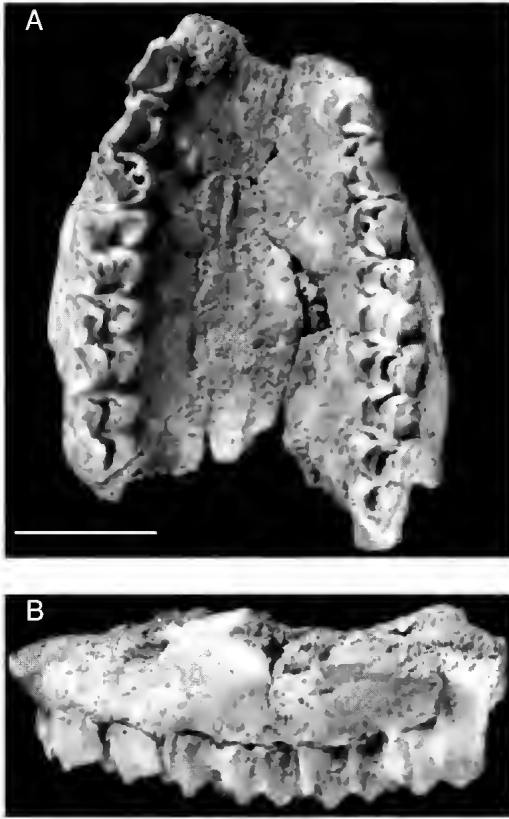


FIG. 5. — *Gazella emili*, n.sp., maxillaire (ACA-155) ; A, vue occlusale ; B, vue latérale. Échelle : 2 cm.

1967 ; Aubekerova 1974 ; Dmitrieva 1977 ; Vislobokova *et al.* 1995) sur la base de chevilles courtes, massives et cannelées. Il est difficile d'infirmar ou de confirmer ces attributions. On peut remarquer que certaines chevilles ont des caractères (face postérieure droite ou peu courbée, chevilles divergentes dès la base...) qui ne se retrouvent pas sur le matériel-type de *G. sinensis*. Il semble que sous le nom de *Gazella sinensis* aient été regroupées des formes différentes dont certaines pourraient être proches de la gazelle de Çalta.

*Gazella dorcadoides* a été créée par Schlosser (1903) pour quelques dents provenant d'un niveau inconnu de Chine. Ultérieurement, Bohlin (1935, 1939) puis Li Chuan Kei (1964) rapporteront à cette espèce des pièces plus complètes. *G. dorcadoides* diffère nettement de la gazelle de Çalta par ses chevilles insérées plus en

arrière des orbites, plus inclinées vers l'arrière, plus largement séparées sur le frontal avec un pivot plus long ; de plus, les chevilles sont courtes avec une section transversale arrondie. Le seul point commun avec la gazelle de Çalta est la présence de profondes cannelures. Toutefois, un massacre provenant de Pavlodar (Kazakhstan) et figuré par Dmitrieva (1977) semble plus proche des gazelles de Çalta par la présence de pivots courts et une divergence plus forte, mais la longueur des chevilles est faible (9,5 cm).

*Gazella parasinensis* Dmitrieva, 1977 repose sur un massacre provenant du gisement de Kourouksai (Tadjikistan). Il s'agit d'une gazelle de grande taille, à chevilles peu divergentes et à face postérieure fortement courbée vers l'arrière. La vallée antérieure de p4 est fermée. Tous ces caractères la sépare de la gazelle de Çalta.

Fondée sur un crâne provenant de Kvabebi (Géorgie, MN16), *Gazella postmytilini* Vekua, 1972 montre, d'après les illustrations de Vekua, plusieurs caractères surprenant pour une gazelle : crâne très large, face plutôt longue, arrière-crâne très incliné par rapport à la face, chevilles situées en majeure partie en arrière des orbites. Quoiqu'il en soit de son attribution générique, cette antilope diffère de la gazelle de Çalta par tous les caractères cités ci-dessus.

Ainsi la gazelle de Çalta se distingue de toutes les espèces déjà décrites.

*Gazella emili* ne possède pas les caractères dérivés propres à *Gazella* (*Procapra*) Hodgson, 1846 : la vallée antérieure de p4 n'est pas fermée, la fosse lacrymale devait être présente. L'autre sous-genre actuel *Gazella* (*Gazella*) de Blainville, 1816 se caractérise par un raccourcissement des nasaux et la présence de cornes chez les femelles. Le premier caractère ne peut être observé sur le matériel de Çalta ; l'absence de chevilles chez les femelles me semble probable, mais je ne peux avoir aucune certitude à cet égard.

#### Genre *Tchaltacerus* n.g.

ESPÈCE-TYPE. — *Tchaltacerus longicornis*, par monotypie.

DERIVATIO NOMINIS. — Du gisement de Çalta (Turquie).

DIAGNOSE — Celle de la seule espèce.

*Tchaltacerus longicornis* n.sp.

HOLOTYPE. — Arrière-crâne ACA-165 (♂ ?) (collections du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris ; Fig. 7).

GISEMENT-TYPE. — Çalta, Turquie.

NIVEAU-TYPE. — Ruscinién supérieur, MN15.

DERIVATIO NOMINIS. — Allusion à la grande longueur des cornes par rapport à la taille du crâne.

MATÉRIEL EXAMINÉ ET MENSURATIONS (en mm). — Restes crâniens :

Arrière-crâne avec la cheville d incomplète (♂ ?), holotype (ACA-165) : diamètre transversal de la cheville 26,5 ; longueur du frontal 67,5 ; longueur du pariétal 43,6 ; largeur post-orbitaire 60 ; largeur de la boîte crânienne 62,3 ; hauteur de la face occipitale 30,5 ; largeur bi-mastoïdienne 66,5 ; largeur bi-condylienne 42 ; largeurs du basioccipital au niveau des tubérosités antérieures 21 et des tubérosités postérieures 30.

Massacre (ACA-154) : cheville d, DAP 31, DT 23 ; cheville g, DAP 30,6 ; DT 23,6.

Massacre très incomplet (ACA 247) : DAP 32,5 ; DT (21).

Denture supérieure :

Palais avec P2-M3 d et g (ACA-163) : P2 g 9,6 × 7,9 ; P3 g 8,7 × 8,4 ; P4 g 8,4 × 10,5 ; M1 g 10,8 × 12,2 ; M2 g 12 × 13 ; M3 g 12,8 × 12,3 ; P2-P4 g 27,3 ; M1-M3 g 35 ; P2-M3 g 61 ; P2 d 8,8 × 8,2 ; P3 d 9 × 8,9 ; P4 d 8,5 × 10,9 ; M1 d 10,9 × 12,3 ; M2 d 12 × 12,3 ; M3 d 12,3 × 12,2 ; P2-P4 d 26,9 ; M1-M3 d 35 ; P2-M3 d 61,6.

Palais avec P2-M3 d et M1-M3 g (ACA-249) : P2 d 8,6 × 7,6 ; P3 d 9,2 × 8,3 ; P4 d 7,5 × 9,7 ; M1 d 12,3 × 10,8 ; M2 d 13 × 11,2 ; M3 d 12,6 × 9,9 ; P2-P4 d 26,5 ; M1-M3 d 36,6 ; P2-M3 d 63 ; M1 g 12,2 × 10,8 ; M2 g 12,8 × 11,8 ; M3 g 12,4 × 10,6 ; h 13,8 ; indice d'hypsodontie 111,3 ; M1-M3 g 36,2.

Denture inférieure :

Les restes mandibulaires, rapportés avec doute à cette espèce, sont très peu nombreux :

Mandibule g avec m1-m3 (ACA-167) : m1, 10,1 × 6,8 ; m2, 11,8 × 7,4 ; m3, 16,5 × 7,4 ; m1-m3, 38,2. Mandibule g avec p2-m1 (ACA-234) : p2, 5,7 × 4,2 ; p3, 8,5 × 5,7 ; p4, 9,1 × 6,6 ; m1, 10,7 × 6,2 ; p2-p4, 23,4.

Os des membres (mensurations d'après les indications de Scott 1985) :

Métacarpien g (ACA-12) : MC1 (L.) 168 ; MC2 (DT prox.) 32,3 ; MC3 (DAP prox.) 24,5 ; MC4 (DT dist.) 33.

Métatarsien g avec l'extrémité proximale incomplète (ACA-23) : MT1 (L.) 170 ; MT4 (DT dist.) 32,6.

DIAGNOSE. — Bovidé de taille moyenne. Chevilles



FIG. 6. — *Tchaltacerus longicornis* n.g. n.sp., massacre (ACA-154) ; A, vue frontale ; B, vue latérale. Échelle : 3 cm.

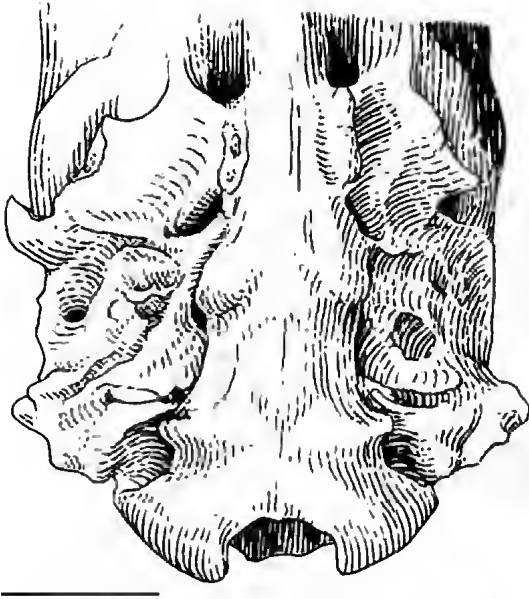


Fig. 7. — *Tchaltacerus longicornis* n.g. n.sp., crâne (ACA-165), holotype, vue inférieure. Échelle : 2 cm.

fortes par rapport à la taille du crâne, implantées au-dessus des orbites, redressées, avec une face postérieure présentant une courbure s'accroissant vers l'extrémité distale. Section transversale des chevilles aplatie transversalement. Pas de sinus. Bords orbitaires fortement proéminents. Mastoïde étroite et postérieure, basioccipital court et large. Métapodes courts et robustes.

#### DESCRIPTION

*T. longicornis*, deuxième antilope de taille moyenne présente à Çalta, est un peu moins abondante que la gazelle. Aucune denture n'étant associée aux chevilles, je rapporterai quelques pièces dentaires, surtout des maxillaires, à cette espèce par comparaison avec la dentition de la gazelle décrite ci-dessus.

#### Chevilles

Les chevilles sont grandes par rapport à la taille du crâne. Elles ne sont ni spiralées ni torsadées, insérées au-dessus des orbites, peu inclinées vers l'arrière et dépourvues de sillon continu comme de carène (Fig. 6A, B). Leur section transversale a la forme d'un ovale avec une face latérale aplatie. La courbure de la face postérieure augmente vers l'extrémité distale. Il ne semble pas y avoir de

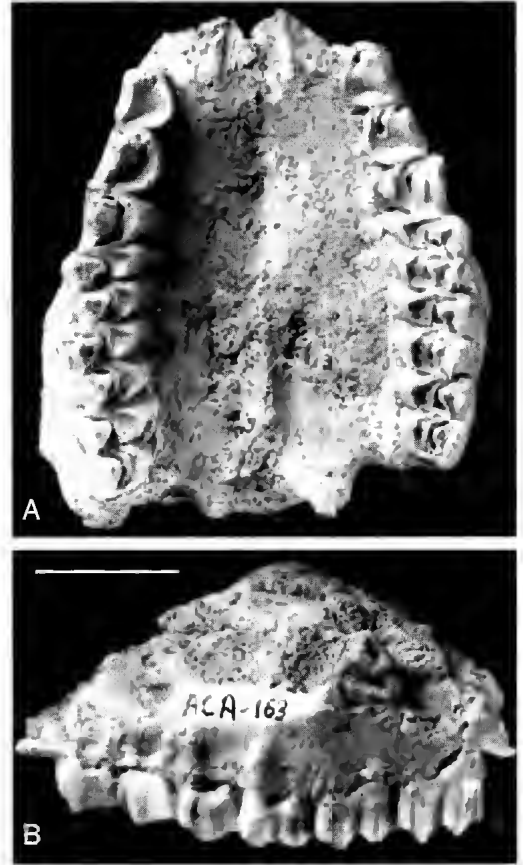


Fig. 8. — *Tchaltacerus longicornis* n.g. n.sp., maxillaire (ACA-163) : A, vue latérale ; B, vue occlusale. Échelle : 2 cm.

sinus ni dans le pivot ni à la base de la cheville. Les trous supra-orbitaires s'ouvrent à la base des pivots dans une fosse triangulaire.

#### Crâne

La face est inconnue. Les bords orbitaires sont très proéminents mais il n'y a pas de lame postorbitaire du frontal (ACA-165). La fosse postcornuiale est ronde et profonde (ACA-165, 154 et 247). Le frontal n'est pas surélevé entre les chevilles ; les sutures interfrontale et fronto-pariétale forment un bourrelet délimitant deux bassins concaves symétriques (ACA-165 et 154). Les crêtes pariétales sont faibles (ACA-165). Les autres caractères ne peuvent s'observer que sur l'arrière-crâne ACA-165. L'écaïlle du squamosal est haute ; la face occipitale est élevée et d'un

contour semi-cylindrique ; la mastoïde est large et postérieure, sa face antérieure n'est pas creusée d'une loge pour la bulle auditive. L'apophyse post-tympanique du squamosal est très petite. Le basioccipital est large et court avec des tubérosités postérieures très étirées transversalement (Fig. 7). Le corps du basioccipital est pincé avec deux flancs concaves, les tubérosités antérieures sont faibles, latérales et postérieures par rapport aux forams ovales. Les fosses condyliennes sont fermées vers l'avant par une crête descendant de l'apophyse paroccipitale et en partie recouvertes ventralement par une extension des tubérosités postérieures du basioccipital et par les condyles.

#### Denture supérieure

Les parties conservées des maxillaires ACA-163 et ACA-249 permettent d'observer le trou infra-orbitaire situé au-dessus de P3. Sur la face palatine, les choanes s'ouvrent au même niveau que les fosses ptérygoïdiennes.

La rangée des prémolaires est assez longue par rapport à celle des molaires, surtout P2 et P3 qui possèdent une muraille antéro-linguale complète (Fig. 4C). Les lobes linguaux des molaires sont plus pincés que ceux des molaires de *G. emilii*, surtout le lobe antérieur. Il n'y a pas de colonnette interlobaire ; on observe un petit crochet dans le lobe postérieur. Les lobes linguaux se soudent tardivement à la muraille externe. Le métastyle de M3 ne s'étale pas vers l'arrière (Fig. 8A, B). L'hyposodontie est plus faible que celle de *G. emilii*.

#### Denture inférieure

La branche montante est inclinée vers l'arrière, ce qui laisse supposer une face un peu allongée. Aucune mandibule ne porte la série complète des dents jugales.

Le métaconide de p4 et de p3 est développé en aile oblique vers l'arrière. La face labiale de p4 est creusée d'une gouttière dans sa partie postérieure (Fig. 4E). La face linguale des molaires est ondulée. Les lobes labiaux sont pointus et il existe un petit repli le long de la face postérieure du protoconide de m1. Il n'y a pas de colonnette interlobaire, ni de pli caprin (Fig. 4D).

#### Os des membres

Les deux métapodes ACA-12 et ACA-23 sont



Fig. 9. — *Tchaltacerus longicornis* n.g. n.sp. ; A, métatarsien (ACA-23) ; B, métacarpien (ACA-12). Échelle : 4 cm.

remarquablement courts et robustes. Sur la face antérieure du métatarsien la gouttière centrale est à peine creusée même à l'extrémité distale. La face postérieure des deux métapodes est plane (Fig. 9A, B).

Des métapodes courts et trapus se rencontrent chez les Bovini, Caprinae, Rupicaprinae, Ovibovinae. Toutefois les métapodes des Bovini et des Ovibovinae sont proportionnellement encore plus robustes, sans doute en liaison avec la forte taille de ces animaux. Les métapodes de Çalta sont voisins de ceux des Caprinae, Rupicaprinae, Nemorhaedinae. À l'inverse des autres métapodes de bovidés trouvés dans le gisement, ils n'indiquent pas un milieu ouvert, mais plutôt des animaux de montagne ou au moins de collines escarpées.

D'autre part, la taille de ces métapodes me paraît trop grande pour pouvoir attribuer ces os avec certitude à *Tchaltacerus*. On ne peut exclure qu'ils appartiennent à un autre genre de bovidé

qui ne serait pas connu dans le gisement par d'autres spécimens, le nombre limité de fossiles récoltés à Çalta ne traduisant certainement pas totalement la diversité faunique du site.

#### COMPARAISONS

*Tchaltacerus*, bien qu'ayant une taille très voisine de *Gazella emilii*, en diffère par ses chevilles à section transversale plus ovale, dépourvues de cannelures, moins divergentes, insérées plus près l'une de l'autre sur le frontal et peu inclinées vers l'arrière. Les bords orbitaires sont plus proéminents. L'arrière-crâne montre aussi de nombreuses différences avec celui de la gazelle : écaille du squamosal plus haute, mastoïde plus postérieure, face occipitale plus haute... Tous ces caractères empêchent non seulement l'attribution des fossiles décrits ci-dessus à *G. emilii*, mais aussi d'une manière plus générale au genre *Gazella*.

Alcala (1994) décrit deux espèces de *Protoryx* Major, 1891 dans le Ruscinien d'Espagne (gisements de La Gloria 4, Orrios et La Calera). Par leurs chevilles dépourvues de torsion, sans carène nette, à section transversale ovale aplatie et présentant une faible courbure de la face postérieure, ces deux espèces possèdent des points communs avec les fossiles de Çalta. Mais elles en diffèrent par le fort développement des sinus frontaux, des chevilles plus proches l'une de l'autre à la base, des prémolaires très réduites et des molaires à face linguale plane.

*Norbertia hellenica*, créée par Köhler *et al.* (1995) sur un massacre provenant de Maramena (MN13/14, Grèce), a beaucoup de points communs avec les *Protoryx* décrits par Alcala et diffère de *Tchaltacerus* par les mêmes caractères.

Vekua (1972) décrit du gisement de Kvabebi (Géorgie, MN16) un crâne qu'elle attribue à une nouvelle espèce de *Protoryx* : *P. heinrichi*. Les figures et les photos sont malheureusement peu lisibles. Cependant *P. heinrichi* a en commun avec *Tchaltacerus* la taille générale, des chevilles de même allure, fortes par rapport à la taille du crâne, un basioccipital large et court. Mais *Tchaltacerus* semble avoir des rebords orbitaires plus proéminents, des chevilles plus redressées et insérées plus au-dessus des orbites. On ne peut avoir de certitude quant à l'identité spécifique

des pièces de Çalta et de Kvabebi. En revanche, l'attribution au genre *Protoryx*, au moins des pièces de Çalta, me paraît exclue (absence probable de sinus dans le pivot et à la base de la cheville, frontaux non surélevés entre les chevilles, face peu inclinée sur l'arrière-crâne).

Je placerais donc le bovidé de Çalta dans un nouveau genre. Certains caractères inciteraient à rapprocher cette antilope des capriens au sens large (Caprinae, Rupicaprinae, Nemorhaedinae) : orbites proéminents, chevilles grandes par rapport à la taille du crâne chez le mâle, basioccipital court et large, métapodes courts. Mais d'autres les en séparent : absence de sinus, faible inclinaison de la face sur l'arrière-crâne et les caractères de la dentition si celle-ci est bien attribuée.

#### Famille BOVIDAE g. et sp. indet.

MATÉRIEL EXAMINÉ ET MENSURATIONS (en mm). — Quelques restes très fragmentaires attestent la présence d'une troisième antilope de taille moyenne à Çalta. Il s'agit d'un massacre (ACA-2) et, peut-être, d'un fragment de maxillaire (ACA-164), d'une mandibule incomplète (ACA-169) et d'une p4 isolée.

Massacre (ACA-2) : DAP 27,4 mm ; DT 21 mm.  
Maxillaire avec P2-M2 gauches et P3-P4 droites conservées (ACA-164) : P2 g 9,8 × 8,1 ; P3 g 8,5 × 9 ; P4 g 8,1 × 10,1 ; M1 g 9,8 × 11,8 ; M2 g 12,8 × 12,6 ; P2-P4 g 27,3 ; P3 d 9,2 × 8,9 ; P4 d 8,1 × 9,8.  
Mandibule avec p4-m1-m2 incomplète-m3 d (ACA-169) : p4, 10,6 × 7 ; m1, 10 × 7,2 ; m3, 17,4 × 7,8.

#### DESCRIPTION

##### Massacre

Le massacre ACA-2 est pourvu de la cheville droite complète, de la moitié proximale de la cheville gauche et d'une partie de la voûte de l'arrière-crâne (fig. 10). Les chevilles sont insérées au-dessus des orbites. Elles sont dépourvues de sillon comme de gouttière ; tout à fait verticales dans leur moitié proximale, elles s'inclinent brusquement vers l'arrière dans leur partie distale ; la section transversale est ovale avec une face latérale très aplatie. Le massacre ayant subi une compression latérale, l'orientation des chevilles l'une par rapport à l'autre est un peu incertaine ; elles semblent avoir été parallèles dans leur partie proximale puis faiblement divergentes dans leur partie distale. Les pivots sont dépour-

vus de sinus. Les trous supra-orbitaires s'ouvrent dans de vastes dépressions triangulaires situées à la base des pivots. Les sutures interfrontale et fronto-pariétale sont ouvertes et surélevées en un faible bourrelet. La fosse postcornuale est vaste et peu profonde. L'arrière-crâne est long.

#### Dentures

Le maxillaire ACA-164 appartient à un animal âgé. Les prémolaires sont longues avec une partie antérieure bien développée ; les molaires sont dépourvues de colonnettes interlobaires, M2 possède un ilot central et un crochet dans le lobe postérieur (Fig. 4F).

Sur la mandibule ACA-169, p4 est longue avec une vallée antérieure ouverte, un métaconide oblique vers l'arrière et pas de gouttière sur la face latérale (Fig. 4G). Les molaires n'ont pas de pli caprin, leur face linguale est ondulée, le troisième lobe de m3 est formé de deux tubercules. Cette mandibule est proche de celles attribuées à *Tchaltacerus* mais en diffère cependant par sa taille légèrement supérieure, p4 proportionnellement plus longue et dépourvue de gouttière postéro-externe.

#### COMPARAISONS

*Koufotragus bailloudi*, espèce créée en 1929 par Arambourg et Piveteau, provient de Karabournou (Megalo Emvolon, Grèce, MN15). Le crâne (Slq 984), holotype et seule pièce connue de ce taxon, est conservé au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. Il s'agit d'un animal âgé à denture très usée (Bonis & Bouvrain 1996). Le massacre ACA-2 ressemble à *K. bailloudi* par ses chevilles insérées au-dessus des orbites, très redressées, dépourvues de cannelure comme de sinus, par la présence d'une large fosse postcornuale peu profonde, de trous supra-orbitaires s'ouvrant dans des dépressions triangulaires situées à la base des pivots et d'une boîte crânienne longue. Cependant, la section transversale des chevilles est différente : elle est en forme d'ovale très arrondi chez *Koufotragus* avec une face interne un peu plus plate que l'externe alors que sur le massacre ACA-2 la face externe est très plate donnant à la section transversale une forme moins ronde. Les chevilles de l'unique spécimen connu de *Koufotragus* sont dépourvues de leur



FIG. 10. — Bovidae indet., fragment de crâne (ACA-2), vue latérale. Échelle : 4 cm.

partie distale, il est donc impossible de savoir si elles s'infléchissaient brusquement vers l'arrière comme celles de ACA-2. Cependant, il y a une amorce de courbure de la face postérieure de la cheville gauche de *Koufotragus* Bonis et Bouvrain, 1996. Des pièces plus complètes seraient nécessaires pour conclure sur l'attribution de ACA-2 au genre *Koufotragus*.

*Gazella vanhoepeni* (Wells & Cooks 1956) provient de Makapansgat (Afrique du Sud) ; ses chevilles sont insérées verticalement au-dessus des orbites et montrent une brusque courbure vers l'arrière à mi-hauteur ; leur section transversale est comprimée avec une face externe plate. Tous ces caractères se retrouvent sur le massacre de Çalta. Cependant les chevilles de *G. vanhoepeni* sont plus trapues et d'une taille nettement supérieure.

Une autre hypothèse doit être envisagée : ACA-2 pourrait être une femelle de *Tchaltacerus longicornis*. Mais l'aplatissement latéral plus important des chevilles comme la boîte crânienne plus allongée contredisent cette hypothèse.

Genre *Gazellospira* Pilgrim et Schaub, 1939

? *Gazellospira* sp.

MATÉRIEL EXAMINÉ ET MENSURATIONS (en mm). — Ce bovidé est mal représenté : seuls restent la partie proximale d'une cheville droite, trois fragments de mandibules de lait et quelques os longs incomplets.

Fragment de cheville (conservé à l'université d'Ankara) : DAP 49,5 ; DT 39.

Denture inférieure :

Mandibule g avec d4-m2 (ACA-9) : d4, 19 × 8,9 ; m1, 16,1 × 9,7 ; m2, 21 × 11,1.

Mandibule d avec d2-m1 (ACA-212) : d2-d4, 36 ; d2, 8,5 × 4,8 ; d3, 11,9 × 6 ; d4, 19 × 9 ; m1, 17,1 × 9,4.

Mandibule d avec d2-m2, m3 incomplète (ACA-289) : d2-d4, 35,5 ; d2, 6,5 × 4,1 ; d3, 10,5 × 6,2 ; d4, 18,9 × 8,6 ; m1, 15,8 × 9,8 ; m2, 20,5 × 11,1 ; h 25 ; indice d'hypsodontie 122.

Os des membres (mensurations d'après les indications de Scott 1985) :

Extrémité distale d'humérus d (ACA-185) : H4 (DT dist.) 40.

Radio-cubitus d dépourvu de l'olécrâne (ACA-194) : R1 (L.) 250 ; R3 (DAP prox.) 22,5 ; R4 (DT prox.) 46,8 ; R5 (DT dist.) 33,5.

Tibia droit (ACA-178) : T1 (L.) 310 ; T4 (DT dist.) 39,5 ; T5 (DAP dist.) 30,5.

Extrémité distale de tibia d (ACA-189) : T4, 40,8.

Extrémité distale de tibia g (ACA-21) : T4, 40,4 ; T5, 31.

Extrémité proximale de tibia g (ACA-307) : T2 (DT prox.) 51,5 ; T3 (DAP prox.) 35.

Extrémité proximale de métatarsien d (ACA-183) : MT2 (DT prox.) 28 ; MT3 (DAP prox.) 26,5.

Extrémité proximale de métacarpien (ACA-318).

Il s'agit donc d'une antilope d'assez grande taille : son poids peut être estimé entre 70 et 75 kg (d'après Legendre 1986).

DESCRIPTION

*Cheville*

La présence d'un fragment de cheville provenant de Çalta dans le matériel conservé à l'université d'Ankara m'a été signalée par D. Geraads qui m'en a communiqué les caractéristiques. Il s'agit d'une cheville d'une taille assez forte ; elle est faiblement spiralée, sans carène antérieure mais avec une ébauche de carène postérieure. Le frontal est épais mais dépourvu de sinus ; le trou supra-orbitaire est petit, la fosse postcornuale est minuscule.

*Denture inférieure*

Les dents de lait sont très usées et ne permettent aucune observation.

Les deux premières molaires sont surtout caractérisées par la présence d'un pli caprin très fort (Fig. 11A). Une petite colonnette interlobaire est présente sur m1 mais absente sur m2. Les faces linguales sont peu ondulées. L'hypsodontie est assez forte.

*Os des membres*

Les os longs indiquent un animal d'allure élançée. Ils sont tous épiphysés et appartiennent donc à des adultes à l'inverse des mandibules.

La poulie de l'humérus est fortement dissymétrique avec une trochlée beaucoup plus haute que le condyle. La gorge de la trochlée est fortement creusée. La tubérosité latérale du radius est basse. La facette articulaire avec le pyramidal fait presque totalement défaut. La crête tibiale est courte et fortement inclinée vers l'extérieur.

La plupart de ces caractères se retrouvent chez *Gazellospira* (Heintz 1970).

COMPARAISON

L'absence de tout reste crânien comme de la denture supérieure empêche toute détermination précise. Cependant, la taille, les chevilles spiralées comme les quelques caractères observables sur les molaires inférieures et sur les os longs permettent de rapprocher cette antilope de *Gazellospira* ou de *Panastrepsiveros*.

*Gazellospira* Pilgrim et Schaub, 1939 est une antilope du Villafranchien à très vaste répartition géographique (France, Espagne, Grèce, Turquie, Israël, Chine... Duvernois & Guérin 1989). Elle se caractérise surtout par des chevilles spiralées, divergentes et bien séparées sur le frontal, et des molaires inférieures à fort pli caprin.

*Panastrepsiveros* Vekua, 1968 est beaucoup moins bien connu : la pièce type est un massacre à chevilles spiralées, divergentes qui semblent différer des chevilles de *Gazellospira* principalement par une insertion plus rapprochée. Cette pièce provient du gisement de Kvabebi (Géorgie, MN16). Une mandibule rapportée par Vekua (1970) à ce genre semble avoir des plis caprins peu développés sur les molaires.

Quoi qu'il en soit de la synonymie éventuelle de

ces deux genres, les molaires inférieures de Çalta se rapprochent de celles de *Gazellospira* par leur pli caprin fort et leur face linguale plane ; mais leur hypsodontie est plus faible, ce qui pourrait être un caractère plésiomorphe. Le ribia et le radius sont d'une longueur comparable à celles des mêmes os de *Gazellospira*, mais sont un peu plus graciles.

Ces différences, ainsi que la pauvreté du matériel ne me permettent pas d'attribuer avec certitude les restes de Çalta à *Gazellospira*. Je les désignerai comme ? *Gazellospira* sp.

#### Tribu HIPPOTRAGINI indet.

MATÉRIEL EXAMINÉ ET MENSURATIONS (en mm). — Le plus grand des bovidés de Çalta est mal connu. Il n'est en effet représenté que par une mandibule, une molaire supérieure et quelques os des membres. Il s'agit d'un animal d'un poids d'environ 150 kg (estimation d'après la surface de la m1, Legendre 1986).

#### Denture :

Mandibule g avec p3-m3 (ACA-222) : m1-m3, 75,2 ; p3-p4, 32,1 ; p3, 15,2 × 9,8 ; p4, 17,5 × 11,2 ; m1, 18,5 × 14,1 ; m2, 24,7 × 14,3 ; m3, 31,2 × 14,1 ; hauteur sous p4-m1, 37,8.  
Molaire supérieure (ACA-177) : 23,2 × 23,2.

#### Os des membres (mensurations tableaux 2, 3) :

Métatarsien g (ACA-15) ; métatarsien droit (ACA-16) ; métacarpien gauche (ACA-179).

#### Restes crâniens

Les restes crâniens manquent à l'exception d'une extrémité distale de cheville (ACA-3) qui pourrait, peut-être, appartenir à ce grand bovidé. Ce fragment est de forme conique, sans carène, avec quelques sillons discontinus, sa section transversale est en forme d'ovale arrondi. La courbure vers l'arrière est très faible, il n'y a ni spirale ni torsion. Cette pièce ne peut appartenir à *Gazella emili* car elle n'est pas régulièrement cannelée et sa section transversale est plus ronde. Ce dernier caractère empêche aussi de la rapprocher de *Tchaltacerus*, tout comme sa courbure postérieure presque inexistante.

#### Denture

La mandibule ACA-222 a une branche horizontale haute surtout sous les molaires (h sous m2-

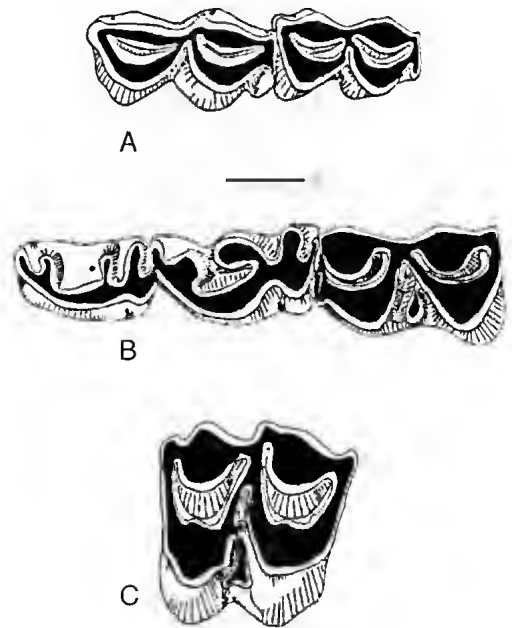


FIG. 11. — Denture des antilopes de grande taille en vue linguale ; A, ? *Gazellospira* sp., mandibule droite (ACA-289) ; B, C, Hippotragini indet. ; B, mandibule gauche (ACA-222) ; C, M3 (ACA-177). Échelle : 1 cm.

m3, 44,5 mm ; h sous p4, 34 mm) ; l'espace rétro-molaire est long ; la branche montante est oblique vers l'arrière (Fig. 12A, B). Le condyle mandibulaire est étalé et dépourvu de facette postéro-interne. L'apophyse coronoïde est incomplète, cependant elle devait dépasser vers l'arrière le niveau du condyle. L'émail des dents est ridulé et il subsiste des traces de ciment. p3 est courte ; le paraconide est séparé du parastylide, le métaconide est en forme de lame transversale (Fig. 11B). Toutes les vallées linguales sont ouvertes. Il existe une faible gouttière postérieure sur la face labiale. p4 ressemble à p3 mais le métaconide est beaucoup plus fort : il est conique, bulbeux et dirigé vers l'avant mais il ne rejoint pas le paraconide. La gouttière sur la face labiale est très profonde. Les molaires ont une face linguale ondulée, une colonnette interlobaire forte sur m1 et m2, un pli caprin faible sur les deux premières molaires, absent sur la troisième. Les tubercules linguaux ont une section ronde. Le troisième lobe de m3 est formé d'un seul tubercule bordé posérieurement par une crête et





FIG. 12. — Hippotragini indet., mandibule gauche (ACA-222) ; A, vue latérale ; B, vue linguale. Échelle : 4 cm.



Fig. 13. — Hippotragini indet. ; A, métatarsien (ACA-15) ; B, métacarpien (ACA-179). Échelle : 4 cm.

séparé du deuxième lobe par un stylide fort. La molaire supérieure ACA-177 appartient à un animal âgé (Fig. 11C). Elle a un émail ridulé avec des traces de ciment. Le paracône et les styles sont forts. Les deux tubercules labiaux ont une section arrondie. Le protocône est pincé antéro-postérieurement. La colonnette interlobaire est

forte et a une section en Y.

#### *Os des membres*

Les métapodes ACA-15 et ACA-16 sont très allongés, leur longueur est comparable à celle des plus grands bovidés actuels (Tableaux 2, 3). Mais ils sont aussi plus minces (Fig. 13A, B).

#### COMPARAISONS

L'antilope de Çalta diffère des Bovinae du Pliocène (*Parabos* Arambourg et Piveteau, 1929 et *Alephis* Gromolard, 1980) par une taille inférieure pour la dentition et par des proportions différentes pour les os des membres (Gromolard 1981). De plus, les prémolaires sont plus courtes par rapport aux molaires, la branche montante de la mandibule est plus inclinée vers l'arrière et l'espace tétto-molaire est plus long, indiquant sans doute une face plus longue pour l'antilope de Çalta. Quelques caractères morphologiques de la dentition contribuent aussi à la séparer des Bovinae (métaconide de p4 bulbeux, colonnette interlobaire en Y et protocône pincé antéro-postérieurement sur la molaire supérieure).

La plupart des caractères cités ci-dessus rapproche en revanche l'antilope de Çalta des Hippotragini. Les différences principales portent sur la faiblesse des plis caprins et les faces linguales des molaires inférieures et labiales des molaires supérieures moins ondulées à Çalta. Toutefois, ces caractères peuvent s'expliquer par un état plus plésiomorphe et se retrouvent d'ailleurs chez des Hippotragini primitifs comme *Praedamalis* Dietrich, 1950. Les os des membres de l'antilope de Çalta sont plus allongés que ceux des Hippotragini actuels, ce qui n'est pas un caractère primitif.

Le plus ancien Hippotragini se rencontrerait d'après Vrba & Gatesy (1994), dans le gisement de Lothagam (6,5 Ma, Kenya). La première migration hors d'Afrique de cette tribu se situerait entre 3 et 2,5 Ma, époque à laquelle on les retrouve dans les Siwaliks (*Hippotragus brevicornis* Pilgrim, 1939). Ils subsisteront dans la péninsule Arabique jusqu'à l'époque actuelle (*Oryx leucoryx* Pallas, 1777). En dehors de l'Afrique et des Siwaliks, très peu de restes leur ont été attribués : une cheville à Oubeidiyeh (Geraads 1986) et une autre à Kvabebi (Vekua 1972). Ceci peut

s'expliquer en partie par le très petit nombre de gisements de grands mammifères dans cette région durant le Pliocène et le Pléistocène inférieur.

Les restes de cette antilope de Çalta sont malheureusement trop incomplets pour qu'une détermination précise soit possible. Cependant, l'attribution à un Hippotragini me semble la plus vraisemblable.

## CONCLUSION

Les bovidés du Pliocène inférieur sont très mal connus, surtout en Europe et en Asie occidentale. Ceci est dû d'une part au petit nombre de gisements, mais aussi aux conditions climatiques régnant en Europe qui font que les cervidés y sont plus abondants et plus diversifiés que les bovidés. La gazelle trouvée à Çalta est nettement différente de *Gazella borbonica* d'Europe, mais semble plus proche de formes d'Asie centrale. L'autre bovidé de même taille, *Tchaltacerus longicornis*, pourrait être voisin de « *Protoryx* » *beinrichi* de Kvahebi (Géorgie, MN16) alors qu'un troisième bovidé pourrait se rapprocher de *Koufoutragus bailloudi* de Karabournou (Grèce, MN15). Quelques pièces attestent la présence d'une antilope à chevilles spiralées (*Gazellospira* ou *Parastrepsiceros*). Il faut aussi noter l'existence d'un Hippotragini et l'absence de Bovinae (*Parabos* ou *Alephis* ou *Ioribus*...). Comme Sen *et al.* (1974) l'avaient déjà noté, trois des bovidés de Çalta ont des métapodes très allongés traduisant l'existence d'un milieu ouvert ; le quatrième aux métapodes courts et trapus pourrait indiquer la présence de collines rocheuses.

## Remerciements

Les bovidés de Çalta ont été récoltés lors d'une campagne de fouilles organisée par É. Heintz en collaboration avec L. Ginsburg et S. Sen. Je tiens à les remercier de m'avoir confié l'étude de ce matériel. D. Geraads m'a communiqué les caractéristiques ainsi qu'une photographie d'une cheville provenant de Çalta et conservée à l'université d'Ankara. Je lui en suis très reconnaissant. Les photos ont été réalisées par C. Abrial et une partie des dessins par D. Visset.

Je remercie pour la révision de ce manuscrit MM. L. Alcalá et J. Morales.

## RÉFÉRENCES

- Alcalá Martínez L. 1994. — *Macromamíferos neógenos de la fosa de Alfambra-Teruel*. Instituto de Estudios Turolenses, Teruel, 554 p.
- Arambourg C. & Piveteau J. 1929. — Les Vertébrés du Pontien de Salonique. *Annales de Paléontologie* 18 : 59-138.
- Aubekerova P. A. 1974. — Pliocene artiodactyls from Southeastern Kazakhstan. *Paleontological Journal* 4 : 522-529.
- Bohlin B. 1935. — Cavicornier der Hipparion-Fauna Nord-Chinas. *Palaeontologia sinica* C 9 (4): 1-166.
- 1939. — *Gazella* (*Protetracerus*) *gaudryi* (Schlosser) and *Gazella dorcadoides* Schlosser. *Bulletin of the Geological Institution of the University of Uppsala* 28: 79-122.
- Bonis I. de & Bouvrain G. 1996. — Un nouveau genre d'antilope dans le Ruscinién de Macédoine (Pliocène, Grèce). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatschrift* 11: 692-700.
- Depéret C. 1884. — Nouvelles études sur les Ruminants pliocènes et quaternaires d'Auvergne. *Bulletin de la Société géologique de France* 3, 12 : 247-284.
- Dmitrieva E. I. 1977. — *Neogene antelopes of Mongolia and adjacent territories*. Nauk, Moscou, 120 p. [en russe].
- Duvernois M. P. & Guérin C. 1989. — Les Bovidae (Mammalia, Artiodactyla) du Villafranchien supérieur d'Europe occidentale. *Géobios* 22 (3) : 339-379.
- Gentry A. W. 1970. — The Bovidae (Mammalia) of the Fort Ternan fossil fauna : 243-323, in Leakey L. S. B. & Savage R. J. G. (eds), *Fossil Vertebrates of Africa*. Volume II. Academic Press, London.
- Geraads D. 1986. — Les Ruminants du Pléistocène d'Oubeidiyeh (Israël), in Tchernov E. (ed), Les mammifères du Pléistocène inférieur de la vallée du Jourdain à Oubeidiyeh, *Mémoires et Travaux du Centre de recherche française de Jérusalem* n° 5 : 142-181.
- Giuli G. de & Heintz E. 1974. — *Gazella borbonica* (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia), nouvel élément de la faune villafranchienne de Montopoli, Valdarno inférieur, Pisa, Italia. *Atti della Società Toscana di Scienze naturali, Memorie A* 81: 227-237.
- Gromolard C. 1981. — Les grands Bovidae (Mammalia, Artiodactyla) du Pliocène d'Europe occidentale, Biostatigraphie, Paléoneurologie, Systématique, Évolution et Paléocologie. Thèse 3<sup>e</sup> cycle, université Claude-Bernard-Lyon 1, 271 p.
- Heintz É. 1970. — Les Cervidés villafranchiens de

- France et d'Espagne. *Mémoires du Museum national d'Histoire naturelle de Paris* n. s. C, 22, 303 p.
- 1975. — *Gazella borbonica* (Bovidae, Mammalia) et l'âge pliocène du gisement de Las Higuera (Alcolea de Calatrava, Ciudad Real, Espagne). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* B 78 (3): 219-224.
- Köhler M., Moya-Sola S. & Morales J. 1995. — The vertebrate locality Maramena (Macedonia, Greece) at the Turolian-Ruscian boundary (Neogene). 15. Bovidae and Giraffidae (Artiodactyla, Mammalia). *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen* A 28: 167-180.
- Kostopoulos D. S. & Koufos G. D. 1994. — The Plio-Pleistocene artiodactyls of Macedonia (Northern Greece) and their biostratigraphic significance; preliminary report. *Comptes Rendus de l'Académie des sciences*, Paris, II, 318 : 1267-1272.
- Legendre S. 1986. — Analysis of mammalian communities from the late Eocene and Oligocene of Southern France. *Palaeovertebrata* 16 (4): 191-212.
- Li C. K. 1964. — Pontian mammals of Wenquan, Sinkiang. *Vertebrata Palasiatica* 8 (3): 288-300.
- Meladze G. 1967. — *Hipparion, faunas of Arknethi and Bazaletbi*. Metsniereva, Tbilissi, 168 p. [en russe].
- Pilgrim G. & Schaub S. 1939. — Die schraubenhörnige Antilope des europäischen Oberpliocäns und ihre systematische Stellung. *Abhandlungen der Schweizerischen Palaeontologischen Gesellschaft* 62:1-30.
- Schlosser M. 1903. — Die fossilen Säugethiere Chinas nebst einer Odontographie der recenten Antilopen. *Abhandlungen der königlich Bayerischen Akademie der Wissenschaften mathematisch-physikalische Klasse*, München 22: 1-221.
- Scott K. M. 1985. — Allometric trends and locomotor adaptations in the Bovidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 179 (2): 197-288.
- Sen S., Heintz É. & Ginsburg L. 1974. — Premiers résultats des fouilles effectuées à Çalta, Ankara, Turquie. *Bulletin of the Mineral Research and Exploration Institute of Turkey* 83: 112-118.
- Teilhard P. & Piveteau J. 1930. — Les mammifères fossiles de Nihowan. *Annales de Paléontologie* 19 : 1-133.
- Vekua A. K. 1968. — Les antilopes à chevilles spiralées du Pliocène de Géorgie. *Sobshcheniya Akademii Nauk Grouzinskoi SSR* 51 (3):1-25 [en russe].
- 1970. — Nouveaux Tragelaphini du Pliocène de Géorgie. *Metsniereva*, Tbilissi: 120-137 [en russe].
- 1972. — *Kvabebi Fauna of the Akchagye Vertebrata*. Nauka, Moscou, 350 p. [en russe].
- Vislobokova I., Dmitrieva E. & Kalmykov N. 1995. — Artiodactyls from the late Pliocene of Udunga, Western Trans-Baikal, Russia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 15 (1): 146-159.
- Virba E. S. & Gatesy J. 1994. — New anrelope fossils from Awash, Ethiopia, and phylogenetic analysis of Hippotragini (Bovidae, Mammalia). *Palaeontologia africana* 31: 55-72.
- Wells L. H. & Cooke H. B. S. 1956. — Fossil bovidae from the Limeworks Quarry, Makapansgat, Potgiertersrus. *Palaeontologia Africana* 4: 1-55.

*Soumis pour publication le 10 juillet 1997 ;  
accepté le 23 octobre 1997.*

## ANNEXE

## MESURES ET STATISTIQUES

TABLEAU 1. — Mensurations en millimètres des dents supérieures de *Gazella emilii* de Çalta et de *Gazella borbonica* de La-Puebla-de-Valverde.

		ÇALTA			LA PUEBLA				
		N	min.	max.	moy.	N	min.	max.	moy.
P2	L	5	8,3	9,5	8,9	45	6,8	8,2	7,4
	I	5	6,8	7,5	7,1	45	5,7	7,7	6,7
P3	L	9	7,8	10,1	8,9	64	6,5	9	7,4
	I	9	6,9	7,8	7,3	64	6,3	9,1	7,4
P4	L	10	6,8	8,7	7,9	70	6,4	8,8	7,7
	I	10	7	9,5	8,3	70	7,4	9,5	8,3
M1	L	12	9,5	13,2	11,8	68	8,8	14,2	11,3
	I	12	9,8	11,4	10,5	68	8,9	12,3	10,8
M2	L	12	12,6	15,3	13,8	80	10	15,9	13,7
	I	11	9,6	11,7	10,6	80	8,6	12,6	10,8
M3	L	10	13	16	14,3	76	13,4	17,8	15,2
	I	10	9	11,6	10,2	76	8,2	12,7	10,5
P2-P4	L	5	24,5	27,7	25,9	15	21,3	25,1	22,8
M1-M3	L	9	36	40,4	38,2	30	35,6	42,1	38,4
P2-M3	L	5	61,5	65,8	63,5	10	56,2	65,1	60,1

TABLEAU 2. — Mensurations en millimètres des métacarpiens de Hippotragini indet. de Çalta et, à titre de comparaison, de quelques autres bovidés d'après Scott (1985) et Gromolard (1981). **MC1**, longueur ; **MC2**, DT prox. ; **MC3**, DAP prox. ; **MC4**, DT dist.

	ACA-179 « <i>Parabos</i> » <i>macedoniae</i>	<i>Hippotragus equinus</i>	<i>Oryx algazella</i>	<i>Tragelaphus strepsiceros</i>
MC1	280	280	280	286
MC2	44,5	51	50	44
MC3	28,5	35	32	29
MC4	43,2	60	50	41

TABLEAU 3. — Mensurations en millimètres des métatarsiens de Hippotragini indet. de Çalta et, à titre de comparaison, de quelques autres bovidés d'après Scott (1986) et Gromolard (1981). **MT1**, longueur ; **MT2**, DT prox. ; **MT3**, DAP prox. ; **MT4**, DT dist.

	ACA-15	ACA-16	« <i>Parabos</i> » <i>macedoniae</i>	<i>Hippotragus niger</i>	<i>Tragelaphus strepsiceros</i>	<i>Oryx algazella</i>
MT1	290	295	293	240	290	230
MT2	39,4	38,3	50	39	39	38
MT3	36,8	37,2	48	39	40	36
MT4	39,4	39,2	56	44	40	41



# Pliocene vertebrate locality of Çalta, Ankara, Turkey. 11. Isotopic investigation

**Hervé BOCHERENS**

Laboratoire de Biogéochimie isotopique, CNRS-UPMC-INRA UMR 7618,  
Université Pierre-et-Marie-Curie, Case Postale 120,  
4 Place Jussieu, F-75252 Paris cedex 05 France  
bocheren@ccr.jussieu.fr

**Sevket SEN**

Laboratoire de Paléontologie, URA 12 du CNRS, Muséum national d'Histoire naturelle,  
8 rue de Buffon, F-75231 Paris cedex 05 (France)  
sen@cirms1.mnhn.fr

Bocherens H. & Sen S. 1998. — Isotopic investigation, in Sen S. (ed.), Pliocene vertebrate locality of Çalta, Ankara, Turkey. 11, *Geodiversitas* 20 (3) : 487-495.

## ABSTRACT

Carbon and oxygen stable isotopic abundances of fossil mammals can provide valuable palaeoenvironmental information, provided that diagenesis did not alter the biogenic signal beyond recognition. An isotopic investigation of mammal bones and teeth from Çalta (Pliocene, Turkey) demonstrates that enamel can be used for palaeoenvironmental reconstruction, but that a diagenetic signal has been overprinted on dentine and bone. By comparison with the results of similar studies on the Miocene Turkish sites of Pasalar and Kemiklitepe, it appears that the environment of Çalta was open and probably steppic, a conclusion in agreement with the study of rodent faunas.

## KEY WORDS

C-13,  
carbonate apatite,  
mammals,  
O-18,  
paleodiet,  
Pliocene,  
Turkey.

## RÉSUMÉ

*Le gisement de vertébrés pliocènes de Çalta, Ankara, Turquie. 11. Investigation isotopique.* Les abondances isotopiques en carbone et en oxygène des os et des dents de mammifères fossiles peuvent apporter des informations concernant les paléoenvironnements, à condition que la diagenèse n'ait pas altéré le signal biogénique. Une étude isotopique d'os et de dents de mammifères de Çalta (Pliocène, Turquie) montre que l'émail peut être utilisé pour les reconstitutions paléoenvironnementales, mais qu'un signal diagénétique s'est surimposé sur la dentine et l'os. Par comparaison avec les résultats d'études similaires menées sur les sites du Miocène de Turquie de Pasalar et Kemiklitepe, il apparaît que l'environnement de Çalta était ouvert et probablement steppique, une conclusion en accord avec les résultats de l'étude des faunes de rongeurs du site.

## MOTS CLÉS

C-13,  
carbonate apatite,  
mammifères,  
O-18,  
paléodiet,  
Pliocène,  
Turquie.

## INTRODUCTION

Palaeoenvironmental reconstruction is one of the goals of the study of fossil vertebrates. During their lifetime, vertebrates record in their tissues geochemical data linked to their environment. One case particularly relevant for vertebrate palaeontology is the fact that the carbonate ions incorporated within the apatitic lattice of bone and tooth minerals are in isotopic equilibrium with the bicarbonate in circulating blood serum. Thus, the isotopic signatures of carbon and oxygen of these ions are linked to dietary and environmental parameters at the time of their incorporation, such as the kind of plants at the beginning of the food web and the origin of drinking water (Krueger & Sullivan 1984; Lee-Thorp 1989; Bocherens & Mariotti 1992; Iacumin *et al.* 1996). Provided that these isotopic signatures have not been altered during diagenetic processes, they represent potential tools that can be used to decipher dietary habits and life environments of fossil specimens. Some examples of studies using this approach are the determination of diet differences in two Pleistocene baboon species (Lee-Thorp *et al.* 1989), and the changes in vegetation cover during the Cenozoic in Pakistan (Quade *et al.* 1992) and in South America (MacFadden *et al.* 1994). By using isotopic variations recorded in different teeth from the same fossil individuals in some favorable cases, it is even possible to get information on dietary and/or environmental changes that occurred during the individual lifetime (Koch *et al.* 1989).

Isotopic investigations have already been performed in Turkish Cenozoic faunas, *i.e.* the middle Miocene fauna of Pasalar (Quade *et al.* 1995) and the late Miocene fauna of Kemiklitepe (Bocherens *et al.* 1994b). In this context, it was interesting to perform an isotopic study of the Pliocene fauna of Çalta.

## MATERIAL AND METHODS

The fossiliferous locality is close to the village of Çalta, around sixty kilometers northwest of Ankara, in central Turkey. A first mention about

this site is to be found in Ozansoy (1955). The site has yielded a rich vertebrate fauna in the 1970's (Ginsburg *et al.* 1974; Sen *et al.* 1974; Sen 1977, this volume). The age of the locality is Pliocene (Sen 1977).

Tooth dentine and enamel, bone and sediment samples have been analyzed isotopically, including specimens belonging to species with herbivorous (*Giraffa*, bovid and *Hipparion heintzi*) and carnivorous (a hyenid, *Chasmaportetes* and a racoon-dog, *Nyctereutes*) habits. The choice of these two kinds of specimens have been dictated by the report of differences in the carbon isotopic abundances in herbivores and carnivores from temperate and cold areas (Bocherens & Mariotti 1992), although such differences have not been observed in South Africa (Sillen & Lee-Thorp 1994). Isotopic abundances of enamel, and of bone and dentine, have been compared in order to check for diagenetic alteration since dentine and bone are much less stable to diagenetic alteration than enamel (Lee-Thorp & van der Merwe 1987; Koch *et al.* 1990).

Preparation of bone and tooth carbonate hydroxylapatite has been performed according to the protocol used by Lee-Thorp (1989), modified according to Bocherens *et al.* (1991). All samples were cleaned and enamel was separated from dentine using a dentist wheel. The powdered teeth were treated with 1 M acetic acid-Ca acetate buffer for twenty-four hours to leach diagenetic carbonate minerals, and then rinsed with distilled water several times. They were reacted with 100% phosphoric acid at 50 °C for twelve hours. The evolved carbon dioxide was purified by cryogenic distillation in a vacuum line and introduced in a VG SIRA 9 gas source isotopic ratio mass spectrometer for measurement of its carbon and oxygen isotope compositions. Carbon dioxide was extracted from the sediment samples the same way. Isotopic abundances are normalized to international laboratory calcite standards analyzed concurrently with the apatite samples. The delta value for each isotope is calculated as  $\delta^iX = [(R_{\text{sample}} / R_{\text{standard}}) - 1] \times 1000$ , where  $\delta^iX = \delta^{13}\text{C}$  or  $\delta^{18}\text{O}$ , and  $R = ^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  or  $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ , respectively. The standards are PDB for carbon and SMOW for oxygen. Analytical precision was better than 0.1‰ for  $\delta^{13}\text{C}$  and 0.2‰





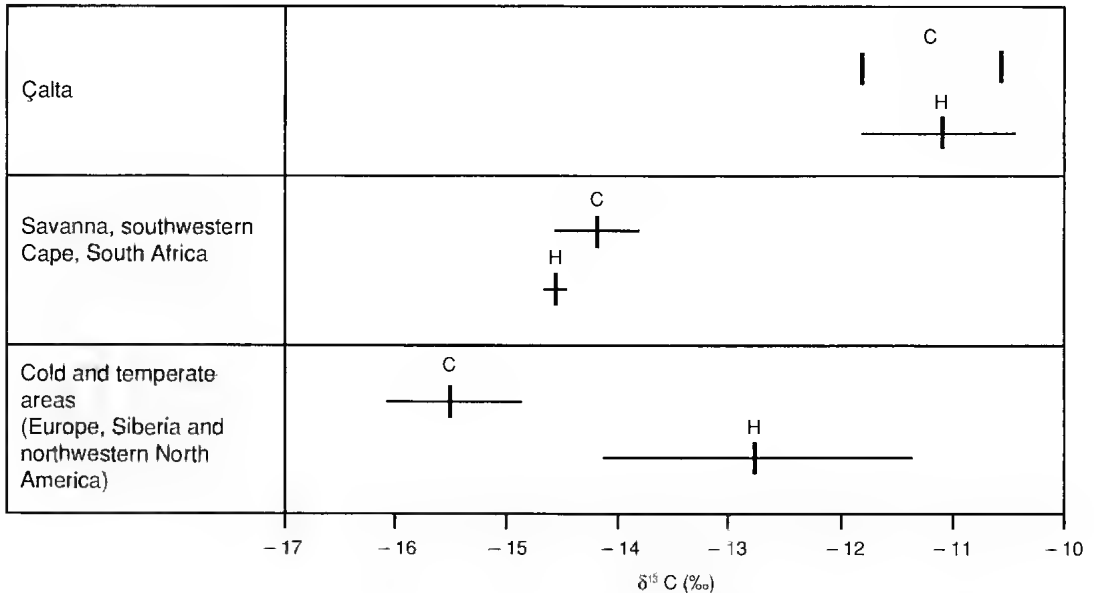


FIG. 2. — Variations of carbonate hydroxylapatite  $\delta^{13}\text{C}$  values according to trophic level in Çalta (enamel), modern South African savanna (Sillen & Lee-Thorp 1994) and modern cold and temperate areas (Bocherens & Mariotti 1992).

values range from  $-9.2$  to  $-3.0$ ‰ and from  $21.9$  to  $23.3$ ‰ respectively. The  $\delta^{13}\text{C}$  value of *Hipparion* bone is  $-8.4$ ‰,  $\delta^{13}\text{C}$  values in dentine range from  $-9.8$  to  $-8.9$ ‰ in herbivores and from  $-7.3$ ‰ to  $-9.6$ ‰ in carnivores, whereas  $\delta^{18}\text{O}$  value is  $27.4$ ‰ in *Hipparion* bone, and  $\delta^{18}\text{O}$  values range from  $26.5$  to  $30.1$ ‰ in dentine and from  $23.4$  to  $31.4$ ‰ in enamel.

## DISCUSSION

An ecological interpretation of the measured isotopic abundances is possible only if the biogenic values have not been significantly altered by diagenetical processes. Thus the first part of the discussion will deal with diagenetic aspects of the results, whereas the second part will discuss possible implications.

### PRESERVATION OF BIOGENIC ISOTOPIC ABUNDANCES

Two approaches can be used to estimate the degree of possible alteration of the isotopic abundances: the isotopic differences between altered (bone, dentine) and possibly non altered tissues

(enamel), and the disruption of biogenic isotopic signals, such as the difference between herbivores and carnivores.

Plotting the differences in the  $\delta^{13}\text{C}$  and the  $\delta^{18}\text{O}$  values of bone, dentine and enamel in the same specimens for the different analyzed species clearly shows that dentine  $\delta^{13}\text{C}$  values are systematically less negative than those of enamel of the same specimens, whereas  $\delta^{18}\text{O}$  values tend to be less scattered for dentine than for enamel (Fig. 1). Since the sediment  $\delta^{13}\text{C}$  values are less negative than those of all enamel samples, an alteration of the biogenic carbon isotopic composition would lead to an increase of the resulting  $\delta^{13}\text{C}$  values, which is the case for the  $\delta^{13}\text{C}$  values measured in dentine when compared to those measured in enamel of the same teeth, and this increase is even more important in the case of *Hipparion* bone, relative to dentine. In the case of oxygen, the  $\delta^{18}\text{O}$  values of sediment are lower than those of enamel. However, not all dentine  $\delta^{18}\text{O}$  values appear lower than those of the enamel of the same tooth. Some are roughly equal (*Hipparion* and hyena), and one is clearly higher (raccoon-dog). It looks as if the dentine  $\delta^{18}\text{O}$  values tend to reach an average  $\delta^{18}\text{O}$  value close to  $26$ ‰,

TABLE 1. —  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{18}\text{O}$  values of samples from Çalta. Due to the small size of the teeth, three specimens have been pooled together in the case of *Nyctereutes*. Enamel values presented in bold have been used for figure 3.

Sample	Taxon	Piece	Number	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{18}\text{O}$ (‰)
Sediment			100500	-9.2	23.3
Carbonated concretion from palaeosoil			100600	-7.5	22.8
Carbonated hymenoptere nest			100700	-3.0	21.9
Giraffe	<i>Giraffa</i> sp.	enamel	100800	<b>-12.0</b>	<b>31.4</b>
		dentine	100800	-9.7	30.1
Bovid	Bovidae indet.	enamel	100900	<b>-11.4</b>	<b>31.4</b>
		dentine	100900	-8.9	26.8
Hyena	<i>Chasmaportetes</i> sp.	enamel	101000	<b>-11.8</b>	<b>26.5</b>
		dentine	101000	-9.6	26.5
Racoon-dog	<i>Nyctereutes</i> sp.	enamel (3)	101100	<b>-10.6</b>	<b>23.4</b>
		dentine (3)	101100	-7.3	26.8
Hipparion	<i>Hipparion heintzi</i>	enamel	103400 (ACA-255)	<b>-10.4</b>	<b>27.2</b>
		dentine	103400 (ACA-255)	-9.6	27.3
Hipparion	<i>Hipparion heintzi</i>	enamel	103500 (ACA-266)	<b>-10.5</b>	<b>27.2</b>
		dentine	103500 (ACA-266)	-9.8	27.3
Hipparion	<i>Hipparion heintzi</i>	bone	103600 (ACA-98)	-8.4	27.4

around 3‰ higher than the value of sediment carbonate. It appears thus that only enamel isotopic composition can eventually be used for palaeobiological reconstruction, in agreement with previous studies (Wang & Cerling 1994).

The  $\delta^{13}\text{C}$  values of herbivore and carnivore enamel do not appear different, which is similar to what is observed in modern South Africa (Sillen & Lee-Thorp 1994) but different from what is observed in modern and Pleistocene Europe (Bocherens & Mariotti 1992; Bocherens *et al.* 1994a). However, the absolute values are less negative in the Çalta samples than in the modern South African ones. This could be due to the depletion in  $^{13}\text{C}$  recorded in modern atmospheric  $\text{CO}_2$  that result from the industrial development since 150 years (Friedli *et al.* 1986), as suggested by Lee-Thorp (submitted). This last author considers that modern values should be shifted by 1.5‰ (less negative) before comparisons are made with  $\delta^{13}\text{C}$  values measured on fossils. After such a correction, the Çalta values still appear less negative than the South African ones, but the difference is not very large. Moreover, the  $\delta^{13}\text{C}$  values measured on Çalta samples appear just slightly higher than those of modern herbivores from temperate and arctic environments,

and very similar if a 1.5‰ increase is considered for modern values. Thus, the  $\delta^{13}\text{C}$  values measured on Çalta samples do not appear contradictory with data gathered from modern environments.

As far as enamel  $\delta^{18}\text{O}$  values are concerned, the comparison with modern biogenic signals is not as straightforward as for carbon. A clear difference was demonstrated for hippopotamuses relative to terrestrial herbivores, in modern and fossil environments (Bocherens *et al.* 1996). Unfortunately, no hippopotamus has been found at Çalta. Another isotopic particularity found in modern herbivores is higher  $\delta^{18}\text{O}$  values in giraffes relative to other herbivores, probably due to their dietary and drinking habits (Quade *et al.* 1995). It is noteworthy that among Çalta herbivores, the giraffe specimen present the highest  $\delta^{18}\text{O}$  value (Table 1). Finally, lower  $\delta^{18}\text{O}$  values have been reported for carnivores relative to herbivores among modern mammals from Kenya (Ambrose 1992). Although the number of samples is low, both Çalta carnivores present lower  $\delta^{18}\text{O}$  values than any analyzed herbivore from the site (Table 1).

Since no expected biogenic signal indicate significant alteration of *in vivo* isotopic signatures, it

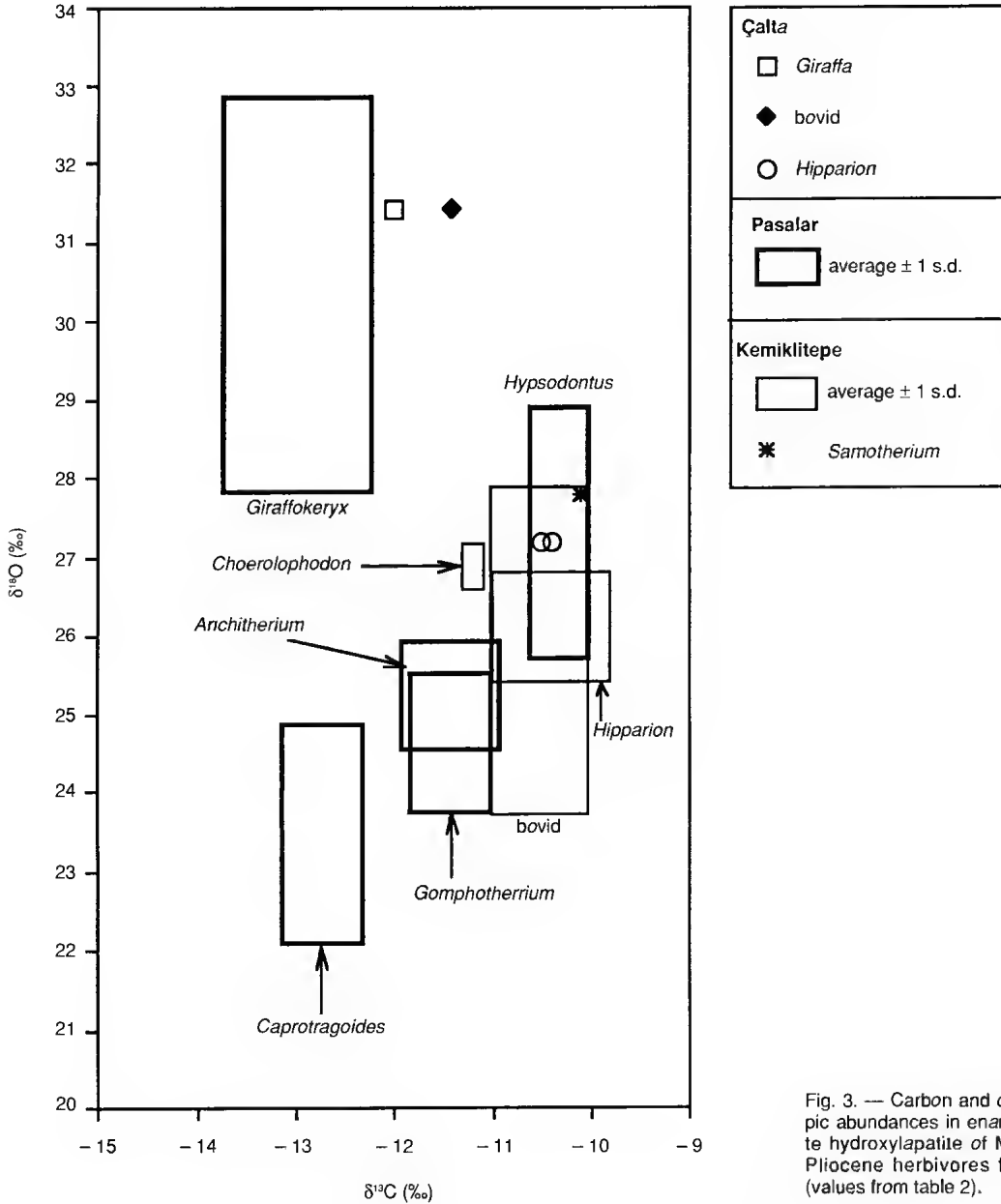


Fig. 3. — Carbon and oxygen isotopic abundances in enamel carbonate hydroxylapatite of Miocene and Pliocene herbivores from Turkey (values from table 2).

is legitimate to assess some palaeobiological implications of these isotopic compositions, which will be done in the next section.

**PALAEOBIOLOGICAL IMPLICATIONS OF ISOTOPIC SIGNATURES**

The carbon isotopic compositions of all the specimens indicate that no C4 grasses were present

in their dietary components. This situation is similar to modern central Anatolia, which belongs to the Euro-Siberian phytogeographic region (Klein 1994). It is noteworthy that collagen carbon isotopic abundances in modern herbivores from Turkey showed no evidence of C4 grasses consumption either (Bocherens 1992). The isotopic differences between herbivorous

TABLE 2. — Average values and standard-deviations of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{18}\text{O}$  values of terrestrial herbivore enamel from Pasalar and Kemiklitepe used for figure 3. Pasalar data are from Quade *et al.* (1995) and Kemiklitepe values are from Bocherens *et al.* (1994b).

Site	Taxon	group	n	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{18}\text{O}$ (‰)
Pasalar	<i>Hypsodontus pronaticornis</i>	bovid	5	-10.3 ± 0.3	27.3 ± 1.6
Pasalar	<i>Gomphotherium pasalarensense</i>	mastodont	4	-11.4 ± 0.4	24.6 ± 0.9
Pasalar	<i>Giraffokeryx</i> aff. <i>punjabiensis</i>	giraffe	4	-12.7 ± 0.5	30.3 ± 2.5
Pasalar	<i>Anchitherium aurelianense</i>	equid	3	-11.4 ± 0.5	25.2 ± 0.7
Pasalar	<i>Caprotragoides stehlini</i>	bovid	4	-12.7 ± 0.4	23.4 ± 1.4
Kemiklitepe	<i>Choerolophodon</i> sp.	mastodont	3	-11.2 ± 0.1	26.9 ± 0.3
Kemiklitepe	<i>Hipparion</i> sp.	equid	4	-10.4 ± 0.6	26.1 ± 0.7
Kemiklitepe	<i>Samotherium</i> sp.	giraffe	1	-10.1	27.8
Kemiklitepe	bovid sp.	bovid	3	-10.5 ± 0.5	25.8 ± 2.1

taxa can provide palaeoenvironmental information. The isotopic investigation of the rich Pasalar fauna has shown that terrestrial herbivorous cluster according to their taxonomic affinities (Quade *et al.* 1995). It seems that a tendency can be drawn from low  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{18}\text{O}$  values to higher  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{18}\text{O}$  values (Table 2, Fig. 3). This tendency could reflect the fact that plants with low  $\delta^{13}\text{C}$  values are those from closed-canopy forests, where high humidity maintains low  $\delta^{18}\text{O}$  values in herbivores whereas plants with higher  $\delta^{13}\text{C}$  values are characteristic of open environments, where more evaporation in plants lead to increased  $\delta^{18}\text{O}$  values in leaf water, and consequently in herbivores feeding on such plant material (Quade *et al.* 1995). One notable exception to this pattern is the case of browsing giraffes, with low  $\delta^{13}\text{C}$  values and high  $\delta^{18}\text{O}$  values, such as *Giraffokeryx* from Pasalar and *Giraffa* from Çalta (Fig. 3). This singular pattern can nonetheless be explained by high evaporation in top canopy leaves eaten by giraffes (Quade *et al.* 1995). It is noteworthy that the giraffid *Samotherium* does not fit into this pattern, but this genus has been recognized as less specialized in browsing than typical giraffes (Solounias *et al.* 1988). The isotopic composition of the different taxa of Çalta herbivores fit to this pattern defined from Pasalar and Kemiklitepe studies, and more particularly to the most open environmental pole of the pattern (Fig. 3). The conclusion based on isotopic biogeochemistry of an open environment in Çalta is in agreement with the conclusions based on the high proportion of rodents adapted to steppe and open environ-

ments, such as *Pseudomeriones* and *Pliospalax* and on the low proportion of murids (Sen 1977), as well as on the low number of Soricidae species (Reumer this volume). It is interesting to notice that the analyzed hipparions belong to the robust species *H. heintzi*, described as a subunguligrade walking on a soft soil in an arid context rather than to humid conditions (Eisenmann & Sondaar this volume). The isotopic results confirm that the analyzed individuals experienced an open environment with arid conditions. The occurrence of the Suidae *Sus arvernensis* in Çalta is interpreted as reflecting a forested environment (Guérin *et al.* this volume). Unfortunately, it was not possible to perform isotopic measurements on enamel from this species, which could have allowed to verify that the suid specimens from Çalta actually lived in a forested environment.

It is difficult to compare these isotopic abundances in terms of global climatic changes from the lower Miocene to the Pliocene because of the large variations of  $\delta^{18}\text{O}$  values between different samples from a same site. The micro-environmental factors seem to have a large influence on the oxygen isotopic abundances of fossil mammals. In order to prevent this phenomenon to bias the climatic record, it should be necessary to select a given taxon with well-known relationships between the  $\delta^{18}\text{O}$  values in meteoric waters and those of enamel apatite. An additional complicating factor is the necessity to work on enamel due to the poor stability of bone during fossilization. Unfortunately, enamel presents significant isotopic variations from one tooth to

the other, or even within one tooth, due to the fast mineralization of this tissue, which records environmental parameters during a brief instant of the individual lifetime (Bryant *et al.* 1996; Lee-Thorp *et al.* 1997). However, this problem can be turned into an advantage in the case of studying short-term climatic variations, such as seasonal changes.

## CONCLUSIONS

The isotopic biogeochemistry of carbonate hydroxylapatite of Pliocene mammals from Çalta shows that only enamel can be used for palaeoenvironmental reconstructions, and that herbivorous taxa indicate an open environment, with a rather important evapotranspiration in plants. These conclusions are in total agreement with those based on the study of the rodent fauna.

## Acknowledgements

Thanks are due to D. Billiou for technical assistance in the isotopic analyses of Çalta samples. The manuscript was improved through the comments of the reviewers, namely Dr. P. Andrews and Dr. T. E. Cerling.

## REFERENCES

- Ambrose S. H. 1992. — The oxygen isotope ecology of East African mammal bone. *Journal of Vertebrate Paleontology* 12: 16A.
- Bocherens H., 1992 — Biogéochimie isotopique ( $^{13}\text{C}$ ,  $^{15}\text{N}$ ,  $^{18}\text{O}$ ) et paléontologie des vertébrés : applications à l'étude des réseaux trophiques révolus et des paléoenvironnements. Thèse de doctorat de l'université Paris 6. *Mémoires des Sciences de la Terre*, n° 92-6, 317 p.
- Bocherens H. & Mariotti A. 1992. — Biogéochimie isotopique du carbone dans les os et les dents de mammifères actuels et fossiles de zones froides et tempérées. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris 315 : 1147-1153.
- Bocherens H., Fizet M., Mariotti A., Billiou D., Bellon G., Borel J. P. & Simone S. 1991. — Biogéochimie isotopique ( $^{13}\text{C}$ ,  $^{15}\text{N}$ ,  $^{18}\text{O}$ ) et paléoécologie des ours pléistocènes de la grotte d'Aldène. *Bulletin du Muséum d'Anthropologie et de Préhistoire*, Monaco 34 : 29-49.
- Bocherens H., Fizet M. & Mariotti A. 1994a. — Diet, physiology and ecology of fossil mammals as inferred by stable carbon and nitrogen isotopes biogeochemistry: implications for Pleistocene bears. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 107: 213-225.
- Bocherens H., Fizet M., Mariotti A., Bellon G. & Borel J. P. 1994b. — Les gisements de mammifères du Miocène supérieur de Kemiklitepe, Turquie : 10. Biogéochimie isotopique. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, série 4, C, 16 (1) : 211-223.
- Bocherens H., Koch P. L., Mariotti A., Ceriads D. & Jaeger J.-J. 1996. — Isotopic biogeochemistry ( $^{13}\text{C}$ ,  $^{18}\text{O}$ ) of mammal enamel from African Pleistocene hominid sites: implications for the preservation of paleoclimatic isotopic signals. *Palaeos* 11: 306-318.
- Bryant J. D., Froelich P. N., Showers W. J. & Genna B. J. 1996. — A tale of two quarries: Biologic and taphonomic signatures in the oxygen isotope composition of tooth enamel phosphate from Modern and Miocene Equids. *Palaeos* 11: 397-408.
- Eisenmann V. & Sondaar P. 1998. — Pliocene vertebrate locality of Çalta, Ankara, Turkey. 7. Hippations. *Geodiversitas* 20 (3) : 409-439.
- Friedli H., Lotscher H., Oeschger H., Siegenthaler U. & Stauffer B. 1986. — Ice core record of the  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  record in the past two centuries. *Nature* 324: 237-238.
- Ginsburg L., Heintz É. & Sen S. 1974. — Le gisement pliocène à mammifères de Çalta (Ankara, Turquie). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, D, 278 : 2739-2742.
- Guérin C., Faure M. & Sen S. 1998. — Pliocene vertebrate locality of Çalta, Ankara, Turkey. 8. Suidae. *Geodiversitas* 20 (3) : 441-453.
- Iacumin P., Bocherens H., Mariotti A. & Longinelli A. 1996. — Oxygen isotope analysis of coexisting carbonate and phosphate in biogenic apatite: A way to monitor diagenetic alteration of bone phosphate? *Earth and Planetary Science Letters* 142: 1-6.
- Klein J. C. 1994. — *La végétation altitudinale de l'Albros central (Iran)*. Institut français de recherche en Iran, Téhéran, 273 p.
- Koch P. L., Fisher D. C. & Dettman D. 1989. — Oxygen isotope variation in the tusks of extinct proboscideans: a measure of season of death and seasonality. *Geology* 17: 515-519.
- Koch P. L., Behrensmeier A. K., Tuross N. & Fogel M. L. 1990. — Isotopic fidelity during bone weathering and burial. *Annual Report of the Director of the Geophysical Laboratory*, Carnegie Instn. Washington, 1989-1990, Geophysical Laboratory, Washington, D. C.: 105-110.
- Krueger H. W. & Sullivan C. H. 1984. — Models for carbon isotope fractionation between diet and bone in Turnlund J. R. & Johnson P. E. (ed.), Stable isotopes in nutrition. *ACS Symposium Series* 258: 205-220.

- Lee-Thorp J. A. 1989. — *Stable carbon isotopes in deep time: diets of fossil fauna and hominid*. Unpublished Ph. D. thesis, University of Cape Town, 174 p.
- Lee-Thorp J. A. submitted. — Preservation of biogenic carbon isotope signals in Plio-Pleistocene bone and tooth mineral. *Advances in Archaeological and Museum Science*.
- Lee-Thorp J. A. & van der Merwe N. J. 1987. — Carbon isotope analysis of fossil bone apatite. *South African Journal of Science* 83: 712-715.
- Lee-Thorp J. A., van der Merwe N. J. & Brain C. K. 1989. — Isotopic evidence for dietary differences between two extinct baboon species from Swartkrans. *Journal of Human Evolution* 18: 183-190.
- Lee-Thorp J. A., Manning L. & Sponheimer M. 1997. — Problems and prospects for carbon isotope analysis of very small samples of fossil tooth enamel. *Bulletin de la Société géologique de France* 168: 767-773.
- MacFadden B. J., Wang Y., Cerling T. E. & Anaya F. 1994. — South American fossil mammals and carbon isotopes: A 25 million-year sequence from the Bolivian Andes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 107: 257-268.
- Ozansoy F. 1955. — Sur les gisements continentaux et les mammifères du Néogène et du Villafranchien (Turquie). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris 240: 992-994.
- Quade J., Cerling T. E., Barry J., Morgan M., Pilbeam D., Chivas A., Merwe N. J. van der & Lee-Thorp J. A. 1992. — 16 million years of paleo-dietary change using carbon isotopes in fossil teeth from Pakistan. *Chemical Geology (Isotope Geoscience Section)* 94: 183-192.
- Quade J., Cerling T. E., Andrews P. & Alpagut B. 1995. — Paleodietary reconstruction of Miocene faunas from Pasalar, Turkey using stable carbon and oxygen isotopes of fossil tooth enamel. *Journal of Human Evolution* 28:373-384.
- Reumer J. W. F. 1998. — Pliocene vertebrate locality of Çalta, Ankara, Turkey. 3. Insectivores. *Geodiversitas* 20 (3): 353-358.
- Sen S. 1977. — La faune de rongeurs pliocènes de Çalta (Ankara, Turquie). *Bulletin du Muséum national d'Histoire Naturelle*, Paris, série 3, 465: 89-172.
- Sen S., Heintz É. & Ginsburg L. 1974. — Premiers résultats des fouilles effectuées à Çalta, Ankara, Turquie. *Bulletin of the Mineral Research and Exploration Institute*, Ankara 83: 112-118.
- Sillen A. & Lee-Thorp J. A. 1994. — Trace elements and isotopic aspects of predator-prey relationships in terrestrial foodwebs. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 107: 243-255.
- Solounias N. M., Teaford M. & Walker A. 1988. — Interpreting the diet of extinct ruminants: The case of a non-browsing giraffid. *Paleobiology* 14 (3): 283-300.
- Wang Y. & Cerling T. E. 1994. — A model of fossil tooth enamel and bone diagenesis: Implications for stable isotope studies and paleoenvironmental reconstruction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 107: 281-289.

*Submitted for publication on 10 July 1997;  
accepted on 9 January 1998.*





# Pliocene vertebrate locality of Çalta, Ankara, Turkey. 12. Paleoecology, biogeography and biochronology

**Sevket SEN**

Laboratoire de Paléontologie, URA 12 du CNRS, Muséum national d'Histoire naturelle,  
8 rue de Buffon, F-75231 Paris cedex 05 (France)  
sen@mnhn.fr

**Geneviève BOUVRAIN**

Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés, URA 1761 du CNRS,  
université Pierre-et-Marie-Curie,  
4 place Jussieu, F-75252 Paris cedex 05 (France)

**Denis GERAADS**

EP 1781 du CNRS, Collège de France,  
30 avenue Marcelin-Berthelot, F-92360 Meudon (France)

---

Sen S., Bouvrain G. & Geraads D. 1998. — Paleoecology, biogeography and biochronology, in Sen S. (ed.), Pliocene vertebrate locality of Çalta, Ankara, Turkey. 12, *Geodiversitas* 20 (3) : 497-510.

## ABSTRACT

Integrated studies on the Pliocene vertebrate locality of Çalta provided abundant data on the environment of the fauna, its biogeographic relationships and its age. The fauna is dominated by animals adapted to relatively dry and open environments with loose soil and some water points. The presence of short-limbed herbivores and of ochotonids might indicate a landscape with some relief nearby. The Çalta fauna is mainly composed of elements with European and some Asiatic affinities. African affinities of some taxa are doubtful. The time range of some mammalian groups is discussed, the Çalta locality is dated as early MN15 (late Ruscinian).

## KEY WORDS

Mammals,  
Pliocene,  
Ruscinian,  
Turkey,  
paleoenvironment,  
biogeography,  
biochronology.

## RÉSUMÉ

*Le gisement de vertébrés pliocènes de Çalta, Ankara, Turquie. 12. Paléoécologie, biogéographie et biochronologie.* Des recherches multidisciplinaires sur la faune de vertébrés et les sédiments de Çalta ont permis d'obtenir des résultats sur l'environnement, les affinités de la faune et son âge. Cette faune est dominée par des éléments vivant dans un milieu relativement sec et ouvert, avec cependant quelques points d'eau et un sol meuble. Quelques herbivores à pattes courtes et l'abondance des Ochotonidae suggèrent des reliefs dans le paysage. Dans cette faune, les groupes à affinités européennes sont plus nombreux que ceux à affinités asiatiques. Les rapports africains de quelques taxons sont sujet à caution. La synthèse des données biochronologiques permet de corrélérer ce gisement à la partie inférieure de la zone MN15 (Ruscinién supérieur).

## MOTS CLÉS

Mammifères,  
Pliocène,  
Ruscinién,  
Turquie,  
paléoenvironnement,  
biogéographie,  
biochronologie.

## INTRODUCTION

In the present monograph on the Çalta vertebrate fauna, the sedimentology of deposits and the isotopic values of bones, teeth and soil samples are studied. Previous papers reported on amphibians, reptiles and some mammals, and also on the geological context of this locality. Therefore, a complete and reliable faunal list of Çalta is now available.

All these studies provide numerous data on environmental habits of various taxa and their biogeographic affinities. Moreover, the new criteria allow a better estimate of the age of this locality. Consequently, it is now possible to provide a synthetic view on the paleoecology of the site, the resemblances of the fauna with its equivalents from other regions, and to discuss its age.

## FAUNAL LIST

The faunal list of the Çalta locality is as follows (the new taxa described from Çalta are indicated by an asterisk):

### Gastropoda

*Helix cincta* Müller, 1781  
*Subzebrinus* sp.

### Amphibians

*Pelobates* sp.  
*Bufo* sp. cf. *B. viridis* Laurenti, 1768  
*Rana* sp.

### Reptiles

*Testudo* sp.  
Scincidae indet.  
Lacertidae indet.  
*Ophisaurus* sp.  
*Varanus marathonensis* Weithofer, 1888  
Amphisbaenidae indet.  
Scoleophidia indet.  
*Eryx* sp.  
Colubridae indet.  
*Palaeonaja* sp.

### Aves

*Struthio* sp.

### Mammalia

#### Insectivora

*Asoriculus gibberodon* (Petenyi, 1864)  
*Mafia csarnotense* Reumer, 1984  
Soricidae indet.  
*Erinaceus* sp.

#### Rodentia

\**Centralomys magnus* (Sen, 1977)  
*Occitanomys* sp.  
\**Orientalomys galaticus* (Sen, 1975)  
*Apodemus dominans* Kretzoi, 1959  
*Mesocricetus* sp. cf. *M. primitivus* de Bruijn et al., 1970  
\**Pseudomeriones tchaltaensis* Sen, 1977  
*Mimomys davakosi* van de Weerd, 1979  
*Pliospalax macoveii* (Simionescu, 1930)  
*Dryomimus eliomyoides* Kretzoi, 1959

#### Lagomorpha

\**Ochotonoma anatolica* Sen, 1998

Carnivora

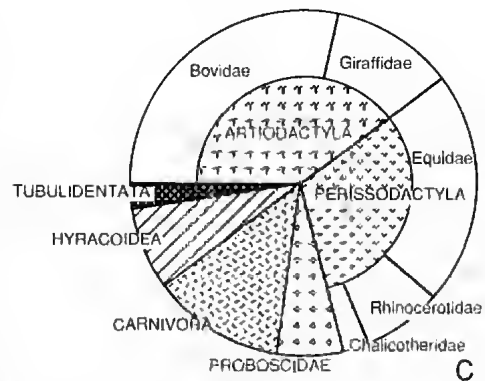
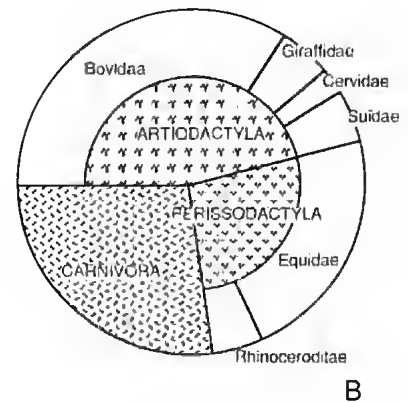
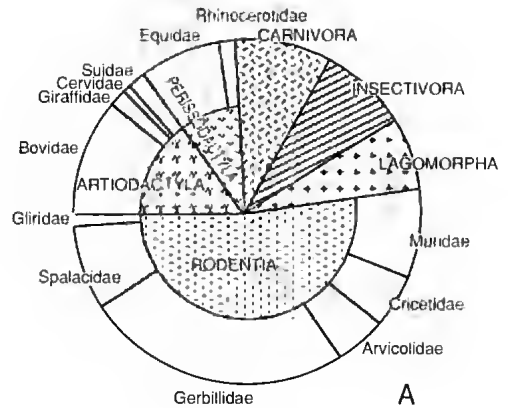
- \**Vulpes galaticus* Ginsburg, 1998
- Nyctereutes donnezani* (Depéret, 1890)
- \**Chasmaporthetes kani anatolicus* Ginsburg, 1998
- Lynx issiodorensis* (Croizet et Jobert, 1828)
- Machairodus giganteus* (Wagner, 1848)

Perissodactyla

- Dicerorhinus megarhinus* (de Christol, 1834)
- \**Hipparion heintzi* Eisenmann et Sondaar, 1998
- Hipparion* sp. cf. *H. longipes* Gromova, 1952

Artiodactyla

- Sus arvernensis minor* Depéret, 1890
- Cervus* sp. cf. *C. perrieri* Croizet et Jobert, 1828
- Giraffa* sp. cf. *G. jumae* Leakey, 1965
- \**Gazella emilii* Bouvrain, 1998
- \**Tchaltacerus longicornis* Bouvrain, 1998
- Bovidae indet. cf. *Koufotragus bailloudi* (Arambourg et Piveteau, 1929)
- Gazellospira* sp.
- Hippotragini indet.



PALEOENVIRONMENTAL RECONSTRUCTION

The community of vertebrates from Çalta reflects quite well the environment in which it lived; this environment seems to have been contrasted, juxtaposing different types of biotopes.

The pie-diagram of figure 1A gives the relative proportions (in terms of MNI) of the various groups present at Çalta. Systematic screening yielded a great number of micromammals, among which gerbils are dominant, thus pointing to an open environment. When only large mammals are considered (Fig. 1B), we may notice the abundance of carnivores, probably greater than in living assemblages. As in the late Miocene of Kemiklitepe A + B (Fig. 1C, Bonis *et al.* 1994), bovids are the dominant group among artiodactyls, but the latter are more diverse at Çalta, with the addition of a suid and a cervid, than at Kemiklitepe A + B. However, several groups which occur in the upper Miocene are

Fig. 1. — Mammalian faunal composition of Çalta and Kemiklitepe A + B localities based on the minimum number of individuals. A, Çalta mammalian fauna with all groups; B, the same fauna without small mammals; C, Kemiklitepe A + B fauna without rodents.

missing at Çalta; some of them (Tubulidentata, Hyracoidea, Chalicotheriidae) may have become extinct in the meantime, but proboscideans sur-

vived in the area until the Pleistocene, and their absence here might have an ecological meaning. We may also, once more, notice the lack of cercopithecoid primates, a group which remains completely unknown in Turkey.

#### FUNCTIONAL ADAPTATIONS

One of the characteristics of this fauna is the marked lengthening of the distal segment of limb bones in several herbivores. This lengthening is an adaptation to running and implies therefore the presence of open landscapes. Thus *Hipparion* cf. *longipes*, as its name indicates, is characterized by lengthened limbs (Eisenmann & Sondaar this volume); *Gazella emilti* has limb bones longer than those of extant gazelles, and this is also the case of the Hippotragini (Bouvrain this volume). *Dicerorhinus megarhinus* is also a cursorial rhino (Guérin & Sen this volume). The Çalta giraffe is close to the African Plio-Pleistocene *Giraffa jumae*, which allows us to envisage a similar biotope to that of the living giraffe (Geraads this volume). This is also the case for the Çalta ostrich (Janoo & Sen this volume).

However, beside these herbivores with lengthened limb bones, there exist two taxa showing a different adaptation: *Tchaltacerus* is a small antelope with short and robust metapodials; such metapodials are currently known in bovids living in steep landscapes such as caprines (Bouvrain this volume). The strong shortening of the metacarpal bones in *Hipparion heintzi* as compared to the radius is found only in mountain zebras; however the widening of the hoofs in *Hipparion heintzi* contradict an adaptation to a steep landscape and would rather imply the presence of soft ground (Eisenmann & Sondaar this volume). The presence of an ochotonid also indicates the presence of mountain meadows and rocky grounds (Sen this volume).

Another characteristic of the Çalta vertebrate fauna is the great number of animals having a burrowing mode of life or even living underground. It is the case of several amphibians and reptiles; *Pelobates*, *Eryx*, amphisbaenians and scolecophidians (Rage & Sen 1976), but also of some rodents such as the Spalacidae and even the Gerbillidae that dig shallow but labyrinthine

burrows (Sen this volume). The pig *Sus arvernensis minor* is also known as a inhabitant of humid and hot loose soils in which it looks for its food (Guérin *et al.* this volume).

Two groups clearly indicate the presence of water bodies: frogs, although they are not very abundant, and an aquatic shrew, *Asoriculus*, which represents 64.9% of the insectivore remains (Reumer this volume). The presence of some murids (Sen this volume) and a deer (Geraads this volume) evidences the existence of a zone with abundant vegetation cover in the area.

The landscape of Çalta, when the fossiliferous deposits accumulated, seems to be mainly composed of steppic environments (cursorial animals, strong percentage of gerbils, spalacids and ochotonids, Sen this volume), with some water sources (persistent or temporary?), forested zones and also probably with some relief. Such an environment is in agreement with sedimentological results (Lunkka *et al.* this volume).

The climate could have been dry. Indeed the weak specific diversity of Soricidae would imply a dry and even arid climate (Reumer this volume). The specialization of the nasal region of *Hipparion heintzi* recalls the disposition existing in the Saïga antelope or in Camelidae and would mean an adaptation to an arid climate (Eisenmann & Sondaar this volume). Isotopic analyses show on the one hand the absence of C4 rich plants, therefore similar to the present day situation in central Anatolia, and on the other hand a strong evapotranspiration of plants corresponding to an open environment with arid conditions (Bocherens & Sen this volume).

Independently of indications provided by each taxon, one can try to draw conclusions from the global analysis of the Çalta mammalian community. From the various possible approaches, we have retained the method of the cenograms and the factor analysis of the taxonomic composition.

#### CENOGRAM

The cenogram (Valverde 1964; Legendre 1986) is a graph established by plotting the species on the X-axis in order of decreasing weight against the natural logarithm of their weight (in grams) on the Y-axis. The slope of the line(s) joining the points that correspond to the weight of each

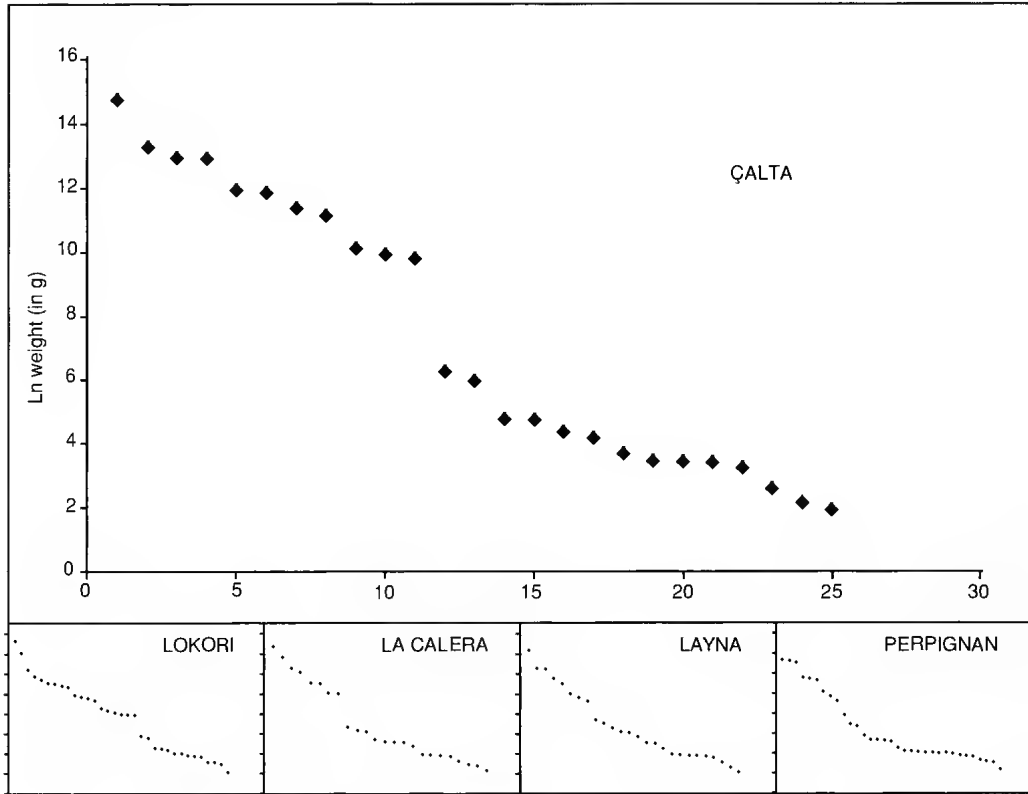


FIG. 2. — Cenogram of the Çalta mammalian fauna, compared with those of Lokori (present day dry woodland of Kenya), and of three Pliocene sites of western Europe. The data for the western European Pliocene sites is taken from Montuire (1994). The X and Y axes scales given for the Çalta cenogram are also used for the others.

taxon and the presence of possible breaks along this line(s) provide, according to these authors, indications on the humidity of the environment, its degree of openness, and even a minimal temperature estimation. We believe, however, that these graphs must be interpreted with caution, because the slope of the curve depends first on the number of species, therefore on the importance of excavations, and second on the graphic scale used. The most noticeable feature of the Çalta cenogram (Fig. 2) is the wide gap between larger (more than 18 kg) and smaller (less than 0.5 kg) species. This would suggest an open environment, much more open than those of the roughly contemporaneous sites of Layna (MN15, Spain) and Perpignan (MN15, France), and probably slightly more open than that of the extant Lokori fauna in Kenya which is from an

open forest/wooded grassland environment with a subarid climate. On the Çalta cenogram, the slope of larger mammals is not much steeper than that of smaller ones, implying that the climate was not very arid, less so than, *e.g.*, that of La Calera (MN14, Spain). The cenograms of the Spanish and French sites mentioned above are taken from Montuire (1994).

#### TAXONOMIC COMPOSITION

Mammalian communities also differ by their taxonomic composition, since the main mammalian groups are more or less abundantly represented depending on environmental factors. Multivariate analyses allow a better estimation of these differences. We have thus undertaken a factor analysis on twenty extant communities of the Ancient World (Table 1), by using as variables

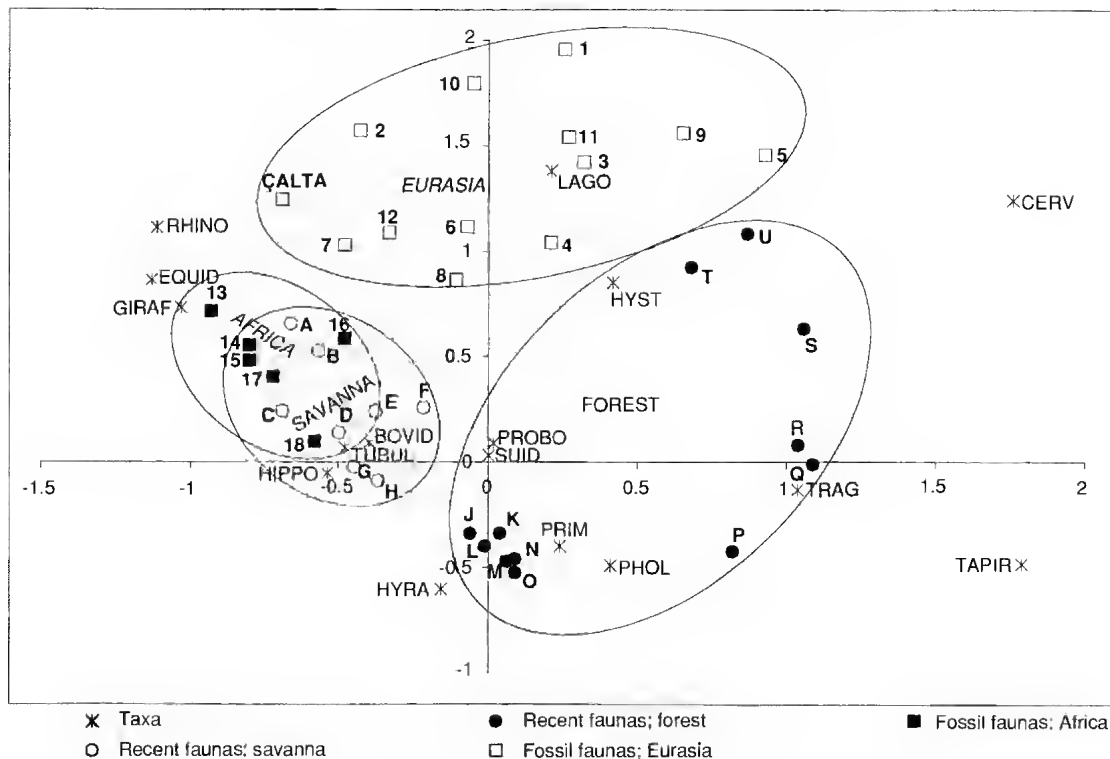


Fig. 3. — Correspondance factor analysis of Recent and Pliocene mammalian faunas. Matrix from references cited in tables 1, 2.

TABLE 1. — List of the sites with living mammalian communities used for factor analysis. Their environments and the related references are also given.

Sites	Countries	Environment	References
Umfolozi	A South Africa	savanna with acacias, gallery forest	Mentis 1970
Hluhluwe	B South Africa	decidual humid forest	Bourquin <i>et al.</i> 1971
Chobe	C Botswana	flood plain	Sheppe & Haas 1976
Kafue	D Zambia	flood plain	Sheppe & Osborne 1971
Baoulé	E Mali	dry savanna	Bousquet 1992
Lomto savanna	F Ivory Coast	savanna with acacias, gallery forest	Bourlière <i>et al.</i> 1974
Niokolo-Koba	G Sénégal	wooded savanna, flood plain	Bousquet 1992
La Comoé	H Ivory Coast	wooded savanna, flood plain, forest	Lartigues & Poilecot 1997
Azagny	J Ivory Coast	marsh and forest	Bousquet 1992
Taï	K Ivory Coast	evergreen tropical forest	Bousquet 1992
Lamto forest	L Ivory Coast	montane forest	Bourlière <i>et al.</i> 1974
Makokou	M Gabon	equatorial forest	Happold 1996
Irangi	N Congo	equatorial forest	Rahm 1996
Mount Kivu	O Former Zaïre	montane forest, savanna, marsh	Rahm & Christiaensen 1963
Gunong Benom	P Malaysia	tropical rain forest	Medway 1972
Kuala Lompat	Q Malaysia	tropical rain forest	Medway & Wells 1971
Gunong Mulu	R Malaysia	tropical rain forest	Andersson <i>et al.</i> 1982
Wilpattu	S Sri Lanka	forest, flood plain	Eisenberg & Lockhart 1972
Gir	T India	open forest	Bernick 1974
Kanha	U India	forest, meadow	Schaller 1967

TABLE 2. — List, age and references of Pliocene localities used for factor analysis.

Localities		Countries	Age	References
Layna	1	Spain	MN15	Perez & Soria 1989-1990
La Calera	2	Spain	MN14	Alcala 1994
Villaroya	3	Spain	MN16	Azanza <i>et al.</i> 1989
Serrat-d'en-Vacquer	4	France	MN15	Meiñ 1990
Les Étouaires	5	France	MN16	Heintz <i>et al.</i> 1974
Dorkovo	6	Bulgaria	MN14	Thomas <i>et al.</i> 1986
Malusteni	7	Romania	MN15	Macarovici 1974
Kvabebi	8	Georgia	MN16	Vekua 1972
Karbolija	9	Moldavia	MN14/15	Pevzner <i>et al.</i> 1996
Yushe (Upper Gaozhuang)	10	China	MN15	Tedford <i>et al.</i> 1991, Fejfar <i>et al.</i> 1997
Çalta	ÇALTA	Turkey	MN15	this volume
Dinar-Akçaköy	11	Turkey	MN14	Van der Meulen & Kolschoten 1986
Gülyazi	12	Turkey	MN16	Sickenberg <i>et al.</i> 1975
Warwire	13	Uganda	3.5 Ma	Pickford & Senut 1994
Nkondo	14	Uganda	4.5 Ma	Pickford & Senut 1994
KT 13	15	Tchad	3-3.5 Ma	Brunet <i>et al.</i> 1997
Laetoli	16	Tanzania	3.5 Ma	Harris <i>et al.</i> 1989
Tulu Bor	17	Kenya	3.5 Ma	Feibel <i>et al.</i> 1991
Lokochot	18	Kenya	3.5 Ma	Feibel <i>et al.</i> 1991

the main groups: Primata (PRIM), Lagomorpha (LAGO), Tubulidentata (TUBUL), Proboscidea (PROBO), Hyracoidea ((HYRA), Tapiridae (TAPIR), Rhinocerotidae (RHINO), Equidae (EQUID), Suidae (SUID), Hippopotamidae (HIPPO), Cervidae (CERV), Giraffidae (GIRAF) and Bovidae (BOVID). We have therefore excluded carnivores (that yield little ecological information, and whose number depends on the type of deposits), as well as bats and rodents (except Hystricidae: HYST) whose abundance also depends on taphonomic conditions. This analysis distinguishes well (plane 1-2, the CFA, Fig. 3) open habitats from closed ones (axis 1 especially), and also African faunas from those of Eurasia. If we replace on the same graph (as supplementary or illustrative elements) a set of faunas from the Pliocene of the Old World (Table 2), one can make several observations. As previously noticed by de Bonis *et al.* (1994), fossil faunas are systematically shifted in relation to the living ones. The distinction between African and Eurasian faunas nevertheless remains clear, since they are clearly separated in two different parts of this diagram. One can therefore rightfully think that the observations on the spatial distribution of extant faunas should be applied to fossil ones, and that it is therefore

possible to deduce some paleoecological conclusions from their comparison. African faunas would thus illustrate less varied habitats than Eurasian faunas, since they are more grouped and indicate in general more open environments. This corresponds well with what is known about them. One can then interpret the position of Çalta, on the very left of the graph, as reflecting a more open habitat than any other Eurasian locality. This result, even if it does not have to be accepted without nuances, corresponds well to indications provided by others approaches.

## BIOGEOGRAPHY

The Çalta fauna is composed of three species of amphibians, ten reptiles, one bird and thirty-one species of mammals. This number clearly shows that this association is rich enough to be representative of the terrestrial faunal spectrum of the area during the time of deposition of the fossiliferous horizon.

Taken one by one, the genera and species recognized at Çalta have different affinities when compared to the geographic distribution of related groups. We will classify them in four categories, having in mind the affinity of each taxon, as

European, Eurasiatic, African and local. However, as we will see below, some taxa found at Çalta cannot be clearly related to a biogeographic province. For instance, *Giraffa* may appear as an African element of this fauna because of the past and present dispersal of all representatives of the genus, from the latest Miocene to Present; however, it may be considered as an Eurasian form if we take into account its phylogenetic relationships with the genus *Bohlinia* (late Miocene, Greece, Iraq).

#### EUROPEAN AFFINITIES

Among the Çalta mammals, the taxa having European affinities are dominant. The insectivores *Asoriculus gibberodon* and *Mafia csarnotense* are the common elements of central European Pliocene faunas (Reumer this volume). *A. gibberodon* was also found in the localities of Maramena, Maritsa and Tourkobounia-1 and, *M. csarnotense* at Apolakkia (Greece). These two species are not known in western and eastern Europe. The European rodents of Çalta are *Centralomys*, *Occitanomys*, *Dryomimus* and *Mimomys davakosi*. The species included in *Centralomys* were described from Italy, Greece and Turkey, and this genus has phylogenetic relationships with the western European *Castillomys*, and perhaps with *Occitanomys* (see Martin Suarez & Mein 1991). *Occitanomys* is a well-known western European genus, but de Bruijn (1976) and Black *et al.* (1980) referred to it, with a question mark, a new species from Turolian localities in Greece. Moreover, Storch (1987) included in this genus the doubtful "*Stephanomys?*" *pusillus* Schaub, 1938 from some latest Miocene localities in Inner Mongolia. If this attribution is correct, *Occitanomys* might have an Eurasian distribution, at least during the late Miocene. *Dryomimus* is apparently derived from the western European *Peridyromys* or *Myomimus* (Daams 1981). It occurs during the Pliocene in central and southeastern Europe. *Mimomys davakosi* is one of the oldest species referred to this genus, and it was found in localities close in age to the MN14/MN15 boundary in Greece, France and Spain. Although Radulescu & Samson (1989) suggested its synonymy with *Mimomys moldavicus* Kormos, 1932 from Malusteni in Romania,

Fejfar *et al.* (1990) and Bachelet (1990) maintained it as a distinct species. Later representatives of the genus *Mimomys* are the common elements of the late Pliocene and early Pleistocene faunas all over Eurasia.

The Çalta rhino *Dicerorhinus megarhinus* is also exclusively European. It was discovered in almost all countries from Spain to Ukraine and Georgia during the Ruscinian (Guérin & Sen this volume). The geographic distribution of *Sus arvernensis* closely follows that of this rhino (Guérin *et al.* this volume).

The large overall size, the robustness, and even the upper cheek tooth morphology are rather similar in *Hipparion heintzi* from Çalta and in *H. crasum* (Eisenmann & Sondaar this volume). The latter species, the type locality of which is Perpignan in southern France, was also found in Greece.

An indeterminate bovid from Çalta can only be compared with *Koufotragus bailloudi* from the late Ruscinian of northern Greece.

#### ASIATIC OR EURASIATIC AFFINITIES

Among the Çalta mammals several groups have a wide geographic distribution across Eurasia. This is the case of *Erimaceus* sp. and *Apodemus dominans* which are known in many localities in Eurasia. *Orientalomys* is a murid which probably originated from Asia, but also occurred in southeastern Europe and Anatolia. *Pseudomeriones* has a similar distribution; it was found in China, Turkmenistan, Afghanistan, Turkey and Greece (see Sen this volume); it was also recorded in the Czech Republic with one tooth, and with one other tooth in Spain! Because of the lack of data on the phylogenetic relationships of this genus, it is not possible to recognize from where it originated.

The only lagomorph from Çalta is a new taxon, *Ochotonoma anatolica*, which is related to ochotonid genera *Proochotona*, *Pliolagomys*, *Ochotonoides* and *Ochotona*. This group has a long history and a wide distribution in Asia and eastern Europe; exceptionally its representatives emigrated to central and western Europe during the Pliocene and Pleistocene. This group is probably derived from the early-middle Miocene *Bellatona* which is well-known in central and eastern Asia.



*Vulpes galaticus* from Çalta is the oldest representative of the genus. Late Pliocene and early Pleistocene occurrences of *Vulpes* were mentioned all over Eurasia and North Africa. However, the attribution of several findings from Europe and Asia to the genus *Vulpes* is doubtful, for instance *Vulpes odessanus* from the Odessa-Catacombs, and inversely some other records described as *Canis* or *Nyctereutes* might well refer to *Vulpes*. The other carnivore *Lynx issiodorensis* has a geographic distribution covering all Mediterranean Europe, the Black Sea coastal areas and North Africa. The genera *Nyctereutes*, *Chasmaporthetes* and *Machairodus* have a wide geographic distribution from Spain to China and to Africa. Although all Çalta carnivores have their relatives in some North African Plio-Pleistocene localities, they are considered as having originated from Eurasia or even North America (Canidae) and they immigrated to Africa during the Pliocene.

*Hipparion* cf. *longipes* is represented at Çalta by ten postcranial bones, and is thus rarer than the other species *H. heintzi* (Eisenmann & Sondaar this volume). *H. longipes* is only known from the latest Miocene localities of Pavlodar and Kalmakpai in Kazakhstan. However, some related forms, similar in the proportions of limb bones but slightly smaller, have been found in the localities of Karaburun in Greece, Layna and La Gloria 4 in Spain.

*Gazella emilii* from Çalta is clearly different from the European Pliocene species *G. borbonica*, but quite similar to some species reported from central Asia (Bouvrain this volume). The new genus and species *Tchaltacerus longicornis* is a Caprinae having resemblances with some species included in *Protoryx* from Spain and Georgia. It is in any case related to the Eurasiatic goat-like bovids.

Some scarce remains of a Çalta bovid were determined as ? *Gazellospira* sp. This genus has a wide distribution from Spain to China.

#### AFRICAN AFFINITIES

Taxa with African affinities are rare at Çalta. Moreover, if even their living relatives are exclusively African, they did not necessarily originate from this continent. This is the case of the ostrich *Struthio* which is recorded in many Asian and

eastern European localities during the Miocene and Pliocene, while the extant distribution of this genus is limited to Africa. The same is also true for *Giraffa* sp. cf. *G. jumae*. Giraffids are well-known during the middle and late Miocene all over Eurasia and North Africa, but become rare during the Pliocene. The genus *Giraffa* first appears in East and South Africa around the Mio-Pliocene boundary, and it is quite well-represented in the Plio-Pleistocene East African faunas. However, this genus is probably derived from *Bohlinia* which is only known in late Miocene localities in Greece and Iraq. The Çalta giraffe cannot be the ancestor of its African relatives since this genus occurs earlier in Africa. However, it cannot be fully considered as of African origin because of the phylogenetic link between this genus and *Bohlinia*. Thus the Çalta giraffe might be either of eastern European or African origin, and we think it would be unwise to draw any biogeographic conclusion from it.

The remains of Hippotragini are quite rare at Çalta. It is apparently the unique element of this fauna which originated from Africa, since the Hippotragini first appears in East Africa during the late Miocene and later in Europe (Kvabebi, Georgia) and in the Siwaliks of Pakistan during the late Pliocene, about 2-3 Ma ago.

Pickford & Morales (1994) demonstrated that the enrichment of African elements in Spanish Neogene faunas is closely related to climatic fluctuations, itself regulated by the northern extension of the Ethiopian biogeographic realm. According to their results, the peaks of faunal change, which correspond to the maximum extension of the Ethiopian biogeographic realm, occurred at about  $7 \pm 0.5$  Ma and  $2.5 \pm 0.5$  Ma. The rarity of African elements in the Çalta fauna may be explained by the fact that it belongs to an intermediate phase between these dates. Nevertheless, the Pliocene faunas from the eastern Mediterranean regions are still poorly known to document enough the phase of African influences in mammalian communities.

#### LOCAL FORMS

Two rodent genera from Çalta, *Mesocricetus* and *Pliospalax*, are local forms. Their past and present distribution does not exceed the regions surround-

ding Turkey, *i.e.* from the Balkans to Iran and the Middle East.

In summary, the Çalta fauna is mainly composed of elements with European affinities, together with some forms that are clearly related to Asiatic groups. Species with African affinities are rare and their biogeographic relations are doubtful.

## BIOCHRONOLOGY

The Çalta mammal locality is in fluvial deposits which do not contain any volcanic or volcanoclastic intercalations. Thus, it is not possible to apply radiometric dating techniques. In 1994 and 1995, J. Kappelman, J. P. Lunkka, D. Ekart and S. Sen sampled a 195 m thick section across the fossiliferous horizon for a magnetostratigraphic study. Paleomagnetic analyses of samples have been performed by J. Kappelman in the University of Texas at Austin. Unfortunately, it appeared that most samples are remagnetized probably because of tectonic tilting of deposits after deposition.

The Çalta section is not stratigraphically correlated to other mammal localities of the basin. Moreover, the nearest mammal localities Kavakdere and Çoban Pinar yielded Turolian mammal faunas, and thus they do not contain even one taxon in common with Çalta.

In Turkey, several Pliocene mammal localities are already known. However, most of them have preliminary faunal lists, and the others are low in species diversity. So, unfortunately, they are not reliable for detailed biochronologic comparisons. In Greece, Pliocene mammal faunas are better known from a dozen localities (Van der Meulen & Kolfschoten 1986; Koufos & Kostopoulos 1997). Thanks to faunal lists published by these authors and the studies mentioned therein, the Çalta fauna can be compared with some of them. In addition, the close biogeographic affinities of this fauna with those from Eurasia also provides biochronologic criteria for correlation.

Figure 4 shows the biochronologic distribution of some selected genera and species from Çalta. Most of them appear during the late Turolian or early Ruscinian, and they have a time range generally covering the entire Pliocene. However,

some of them are more restricted in time and can be used as key elements to date this fauna. This is the case of the insectivore *Mafia csarnotense*; its oldest known occurrence is at Podlesice (late MN14, Poland), and the youngest one at Csarnota-2 (late MN15, Hungary). This species was also found in Apolakkia (late MN15, Greece). Moreover, studying the Çalta insectivores, Reumer (this volume) noted the absence of Crocidurinae in this fauna as a proof of its earlier age in comparison to localities where this group exists. Crocidures originated from Africa; their earliest occurrence in Europe is in the locality of Apolakkia, Rhodes Island, Greece (Weerd *et al.* 1982; Reumer 1984). This locality is dated as late MN15. Later on this group becomes common in Villanyian and younger faunas in Europe.

*Pseudomeriones* is a gerbil which occurs from the latest Vallesian to ? middle Villafranchian in China, Turkmenistan, Afghanistan, Greece and Turkey. In the Aegean area, its representatives are *P. cf. abbreviatus* in latest Vallesian and Turolian localities, *P. rhodius* at Ano Metchi (MN13) and Maritsa (MN14) and *P. schaltaensis* at Çalta. The latter species is more derived than the others (Sen this volume), which favours an age younger than Maritsa.

*Mimomys davakosi* was only reported from the early MN15 faunas: Ptolemais 3 (type locality, Greece) and Serrat-d'en-Vacquer (reference locality of MN15, southern France). It is considered as one of the oldest and most primitive species of the genus. The great agreement among the rodent specialists is that the appearance of *Mimomys* defines the base of MN15. The other primitive species of *Mimomys* is *M. antiquus* from Peshniovo-Borki and Borehole No. 2 along the River Ob in western Siberia (Zazhigin 1980), both localities dated as MN15a (Fejfar *et al.* 1997). Radulesco & Samson (1989) suggested the synonymy of *M. davakosi* with another primitive *Mimomys* from Malusteni (MN15a, Romania), *M. moldavicus* Kormos, 1930. Fejfar *et al.* (1990, 1997) retained this opinion with some caution because of the poor state of preservation of the Malusteni specimens. *M. vandermeuleni* Fejfar *et al.*, 1990 from Spanish localities is also characterized by low dental tracts, strong

MN zones Genera	VALLESIAN		TUROLIAN			RUSCINIAN		VILLANYIAN		E: PLEISTOCENE									
	MN9	MN10	MN11	MN12	MN13	MN14	MN15	MN16	MN17										
<i>Asoriculus</i>						—	—	—	—	—									
<i>Mafia</i>						—	—	—	—	—									
<i>Apodemus</i>					—	—	—	—	—	—									
<i>Orientalomys</i>					—	—	—	—	—	—									
<i>Centralomys</i>					—	—	—	—	—	—									
<i>Mesocricetus</i>					—	—	—	—	—	—									
<i>Pseudonivivertis</i>		—	—	—	—	—	—	—	—	—									
<i>Miomimus</i>					—	—	—	—	—	—									
<i>Dryomimus</i>					—	—	—	—	—	—									
<i>Vulpes</i>					—	—	—	—	—	—									
<i>Nyctereutes</i>					—	—	—	—	—	—									
<i>Chasmaporthetes</i>					—	—	—	—	—	—									
<i>Lynx</i>					—	—	—	—	—	—									
<i>Macrairodus</i>		—	—	—	—	—	—	—	—	—									
<i>H. longipes</i> -type					—	—	—	—	—	—									
<i>H. crassum</i> -type					—	—	—	—	—	—									
<i>Dicerorhinus</i>					—	—	—	—	—	—									
<i>megarhinus</i>					—	—	—	—	—	—									
<i>Sus arvernensis</i>					—	—	—	—	—	—									
<i>Giraffa</i>					—	—	—	—	—	—									
	Sinap Loc. BA	Bayraktape II	Kaleköy Karabzu	Kayadibi	Kemiklipepe D	Kemiklipepe A+B	Samos Q1	Dytko	Maratena Ano Melochi	Martisa	D. Akcakoy Develli	ÇALTA Apollakia	Megalo Emvolon Taurkdbounia-1	Gulyazi	Wozaks	Dainero	Gerakkarou	Apollonia-1	LOCALITIES

FIG. 4. — Stratigraphic distribution of some genera and species represented in the Çalta fauna.

roots and an occlusal pattern similar to that of *M. davakosi*. Some Spanish localities yielding this species were dated by magnetostratigraphy as about 4 Ma old, and the others correlated to early MN15 (Opdyke *et al.* 1997; Fejfar *et al.* 1997). In Spain as well as in other parts of Europe, late MN15 and later faunas include *Miomimus* species with a more derived dental pattern: higher dentine tracts, roots smaller, increase of the hypsodonty, appearance of *Dolomys*-pattern, etc. This review shows that the Çalta *Miomimus* remains among the earliest known species of this genus.

Taking into account the bulk of the Çalta fauna, and more particularly the time range and the

stage of evolution of some key taxa, it seems obvious that this fauna should be dated as MN15, and more probably in the lower part of this zone.

In the Teruel Basin in eastern Spain, Opdyke *et al.* (1997) studied the magnetic stratigraphy of several sections bearing Turolian, Ruscianian and Villanyian mammal localities. Using magnetostratigraphic correlations from the Orrios, Villalba Alta, Escoribuella and Loma del Castillo sections, they calibrated the MN14/MN15 boundary as 4.18 Ma, and the MN15/MN16 boundary as correlative to Gilbert/Gauss boundary at 3.58 Ma. They also obtained boundary ages for older (Turolian) and younger

(Villanyian) MN zones which are out of the scope of the present study. On the other hand, magnetostratigraphy of Pliocene mammal localities in Romania calibrated the Dacian/Romanian boundary at about 4.2 Ma (Sen 1997); this boundary is considered as equivalent to the MN14/MN15 boundary of the European mammalian zonation. These results agree in the attribution of an age about 4 Ma to the Çalta fauna.

### Acknowledgements

This paper is a result of the field trip organized by É. Heintz in 1972 to which have also participated L. Ginsburg and M. Gürbüz. The suggestions of the referees J. Michaux and M. Pickford greatly improved this paper.

### REFERENCES

- Alcala Martinez L. 1994. — Macromamíferos neogenos de la fosa de Alfabra-Teruel. Instituto de Estudios Turolenses. *Museo nacional de Ciencias naturales*, Teruel, 554 p.
- Anderson J. A., Jerny A. C. & the Earl of Cranbrook 1982. — Gunung Mulu national park: a management and development plan. *Royal Geographical Society*: 1-345.
- Azanza B., Menéndez E. & Alcala Martinez L. 1989. — The Middle-Upper Turolian and Ruscian Cervidae in Spain. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana* 28 (2-3): 171-182.
- Bachelier B. 1990. — *Muridae et Arvicolidae (Rodentia, Mammalia) du Pliocène du Sud de la France: systématique, évolution et biochronologie*. Thèse de doctorat de l'université de Montpellier II, 211 p.
- Bernick S. 1974. — *The community of the wild ruminants in the Gir forest*. Ph.D thesis, Yale University: 1-226.
- Black C. C., Krishalka L. & Solonias L. 1980. — Mammalian fossils of Samos and Pikermi. I. The Turolian rodents and insectivores of Samos. *Annals of the Carnegie Museum* 49: 359-378.
- Bocherens H. & Sen S. 1998. — Isotopic investigation, in Sen S. (ed.), Pliocene vertebrate locality of Çalta, Ankara, Turkey. 11, *Geodiversitas* 20 (3): 487-495.
- Bonis L. de, Bouvrain G., Geraads D., Koufos G., Sen S. & Tassy P. 1994. — Les gisements de mammifères du Miocène supérieur de Kemiklitepe, Turquie. 11— biochronologie, paléocologie et relations paléogéographiques. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, C 16 (1): 225-240.
- Boulière F., Minner E. & Vuattoux R. 1974. — Les grands mammifères de la région de Lamto, Côte d'Ivoire. *Mammalia* 38 (3): 433-447.
- Bourquin O., Vincent J. & Hichins P. M. 1971. — The vertebrates of the Hluhluwe game reserve. Corridor (State-Land) Umfolozi game reserve complex. *The Lammergeyer* 14: 5-58.
- Bousquet B. 1992. — *Guide des parcs nationaux d'Afrique: Afrique du Nord et Afrique de l'Ouest*. Delachaux & Niestlé (eds), 368 p.
- Bouvrain G. 1998. — Bovidae, in Sen S. (ed.), Pliocene vertebrate locality of Çalta, Ankara, Turkey. 10, *Geodiversitas* 20 (3): 467-485.
- Bruijn H. de 1976. — Vallesian and Turolian rodents from Bioria, Attica and Rhodes (Greece). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, Amsterdam, B 79: 361-384.
- Brunet M., Beauvilain A., Geraads D., Guy F., Kasser M., MacKaye H., Mouchelin G., Sudre J. & Vignaud P. 1997. — Tchad: un nouveau site à Hominidés pliocènes. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, IIa, 324: 341-345.
- Daams R. 1981. — The dental pattern of the dormice *Dryomys*, *Myomimus*, *Microdryomys* and *Peridyromys*. *Utrecht Micropaleontological Bulletin*, Special Publication, 3: 1-115.
- Eisenberg J. & Lockhart M. 1972. — An ecological reconnaissance of Wilpattu National Park, Ceylon. *Smithsonian Contributions to Zoology* 101: 1-118.
- Eisenmann V. & Sondaar P. 1998. — Hipparions, in Sen S. (ed.), Pliocene vertebrate locality of Çalta, Ankara, Turkey. 7, *Geodiversitas* 20 (3): 409-439.
- Feibel C. S., Harris J. M. & Brown F. M. 1991. — Palaeoenvironmental context for the late Neogene of the Turkana basin: 321-370, in Harris J. M. (ed.) *Koobi Fora Research Project, volume 3: The Fossil Ungulates: Geology, Fossil Artiodactyls and Palaeoenvironments*, Clarendon Press, Oxford.
- Fejfar O., Heinrich W. D., Pevzner M. A. & Vangengeim E. A. 1997. — Late Cenozoic sequences of mammalian sites in Eurasia: an updated correlation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, Amsterdam 133: 259-288.
- Fejfar O., Mein P. & Moissener E. 1990. — Early arvicolids from the Ruscian (early Pliocene) of the Teruel Basin, Spain: 133-164, in Fejfar O. & Heinrich W. D. (eds), *International Symposium Evolution, Phylogeny and biostratigraphy of arvicolids (Rodentia, Mammalia)*. Geological Survey, Prague.
- Geraads D. 1998. — Cervidae et Giraffidae, in Sen S. (ed.), Le gisement de vertébrés pliocènes de Çalta, Ankara, Turquie. 9, *Geodiversitas* 20 (3): 455-465.
- Ginsburg L. 1998. — Carnivora, in Sen S. (ed.), Le gisement de vertébrés pliocènes de Çalta, Ankara, Turquie. 5, *Geodiversitas* 20 (3): 379-396.
- Guerin C. & Sen S. 1998. — Rhinocerotidae, in Sen S. (ed.), Le gisement de vertébrés pliocènes de Çalta, Ankara, Turquie. 6, *Geodiversitas* 20 (3): 397-407.

- Guerin C., Faure M. & Sen S. 1998. — Suidae, in Sen S. (ed.), Le gisement de vertébrés pliocènes de Çalta, Ankara, Turquie. 8. *Geodiversitas* 20 (3) : 441-453.
- Happold D. 1996. — Mammals of the Guinea-Congo rain forest. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh* 104 B: 243-284.
- Harris J. M. 1987. — Summary: 524-531, in Leakey M. D. & Harris J. M. (eds), *Laetoli, a Pliocene site in Tanzania*. Oxford University Press.
- Heintz É., Guérin C., Martin R. & Prat F. 1974. — Principaux gisements villafranchiens de France : listes fauniques et biostratigraphie. *Mémoires du B.R.G.M.* 78: 169-182.
- Janoo A. & Sen S. 1998. — Struthionidae, Aves, in Sen S. (ed.), Pliocene vertebrate locality of Çalta, Ankara, Turkey. 2. *Geodiversitas* 20 (3) : 339-351.
- Koufos G. D. & Kostopoulos D. S. 1997. — Biochronology and succession of the Plio-Pleistocene macromammalian localities of Greece, in Aguilar J. P., Legendre S. & Michaux J. (eds.), *Actes du Congrès BiochroM'97. Mémoires et Travaux de l'EPHE, Institut de Montpellier* 21: 619-634.
- Lartiges A. & Poilecot P. 1997. — Évolution récente de la grande faune dans le parc de la Comoé, en Côte d'Ivoire. *Bulletin mensuel de l'Office national de la chasse* 226: 20-31.
- Legendre S. 1986. — Analysis of mammalian communities from the late Eocene and Oligocene of southern France. *Palaeovertebrata* 16 (4): 191-212.
- Lunkka J. P., Kappelman J., Ekari D. & Sen S. 1998. — Sedimentation and lithostratigraphy, in Sen S. (ed.), Pliocene vertebrate locality of Çalta, Ankara, Turkey. 1. *Geodiversitas* 20 (3) : 329-338.
- Macarovicî N. 1974. — Précisions sur la faune villafranchienne de la Roumanie. *Mémoires du B.R.G.M.* 78: 211-218.
- Martin Suarez E. & Mein P. 1991. — Revision of the genus *Castillomys* (Muridae, Rodentia). *Scripta Geologica* 96: 47-81.
- Medway L. 1972. — The distribution and altitudinal zonation of birds and mammals on Gunong Benom. *Bulletin of the British Museum of Natural History (Zoology)* 23: 105-154.
- Medway L. & Wells D. 1971. — Diversity and density of birds and mammals at Kuala Lumpur. *Malaysian Naturalist Journal* 24: 238-247.
- Mein P. 1990. — Updating of MN zones. In Lindsay E. H., Fahlbusch V. & Mein P. (eds), *European Neogene Mammal Chronology*, NATO, ASI Series, A 180: 73-90.
- Mentis M. J. 1970. — Estimates of natural biomasses of large herbivores in the Umfolozi game reserve area. *Mammalia* 34 (3): 363-393.
- Montuire S. 1994. — *Communautés de mammifères et environnements : l'apport des faunes aux reconstructions des milieux en Europe depuis le Pliocène et l'impact des changements climatiques sur la diversité*. Thèse de doctorat, université de Montpellier II, 128 p. (unpublished).
- Opdyke N., Mein P., Lindsay E., Perez-Gonzalez A., Moissenet E. & Norton V. L. 1997. — Continental deposits, magnetostratigraphy and vertebrate paleontology, late Neogene of eastern Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, Amsterdam 133: 129-148.
- Perez B. & Soria D. 1989-1990. — Analisis de las comunidades de mamíferos del Plioceno de Layna (Soria) y La Calera (Teruel). *Paleontologia y Evolucion* 23: 231-238.
- Pevzner M. A., Vangengeim E. A., Vislobokova I. A., Sotnikova M. V. & Tesakov A. S. 1996. — Ruscinian of the territory of the former Soviet Union. *Newsletters on Stratigraphy* 33 (2): 77-97.
- Pickford M. & Morales J. 1994. — Biostratigraphy and palaeobiogeography of East Africa and the Iberian peninsula. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 122: 297-322.
- Pickford M. & Senut B. 1994. — Palaeobiology of the Albertine rift valley: general conclusions and synthesis, in Geology and Palaeobiology of the Albertine rift valley, Uganda-Zaire. Volume II: Palaeobiology, *C.I.F.E.C., Occasional Publications*, 29: 409-423.
- Radulescu C. & Samson P. 1989. — Contributions to the knowledge of the mammalian faunas from Malusteni and Beresti (Romania). Order Rodentia, Family Arvicolidae, *Travaux de l'Institut de Spéologie « Émile Racovița », Bucarest* 28: 43-56.
- Rage J. C. & Sen S. 1976. — Les amphibiens et les reptiles du Pliocène supérieur de Çalta (Turquie). *Géologie méditerranéenne* 3 (2) : 127-134.
- Rahm V. 1966. — Les mammifères de la forêt équatoriale de l'est du Congo. *Musée royal de l'Afrique centrale, Annales, sciences zoologiques* 149 : 39-121.
- Rahm V. & Christaensen A. 1963. — Les mammifères de la région occidentale du lac Kivu. *Musée royal de l'Afrique centrale, Annales, sciences zoologiques* 118 : 1-83.
- Reumer J. W. F. 1984. — Ruscinian and early Pleistocene Soricidae (Insectivora, Mammalia) from Tegelen (The Netherlands) and Hungary. *Scripta Geologica* 73: 1-173.
- Reumer J. W. F. 1998. — Insectivora, in Sen S. (ed.), Pliocene vertebrate locality of Çalta, Ankara, Turkey. 3. *Geodiversitas* 20 (3) : 353-358.
- Schaller G. B. 1967. — *The deer and the tiger*. University of Chicago Press, 370 p.
- Sen S. 1997. — Magnetostratigraphic calibration of the European Neogene Mammal Chronology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, Amsterdam 133: 181-204.
- Sen S. 1998. — Lagomorpha and Rodentia, in Sen S. (ed.), Pliocene vertebrate locality of Çalta, Ankara, Turkey. 4. *Geodiversitas* 20 (3) : 359-378.
- Sheppe W. & Osborne T. 1971. — Patterns of the use of a flood plain by Zambian mammals. *Ecological Monographs* 41 (3): 179-205.
- Sheppe W. & Haas P. 1976. — Large mammal popu-

- lations of the lower Chobe river, Botswana. *Mammalia* 40 (2) : 223-243.
- Sickenberg O., Becker-Platen J. D., Benda L., Berg D., Engesser B., Gazity W., Heissig K., Hünermann K. A., Sondaat P. Y., Schmidt-Kittler N., Staesche K., Staesche U., Steffens P. & Tobien H. 1975. — Die Gliederung des höheren Jungtertiärs und Altquartärs in der Türkei nach Vertebraten und ihre Bedeutung für die internationale Neogen-Stratigraphie. *Geologisches Jahrbuch*, B 15 : 1-167.
- Storch G. 1987. — The Neogene mammalian faunas of Ertemte and Harr Obo in Inner Mongolia (Nei Mongol), China. 7. Muridae (Rodentia). *Senckenbergiana Lethaea* 67: 401-431.
- Tedford R. H., Flynn L. J., Qiu Z., Opdyke N. & Downs W. R. 1991. — Yushe Basin, China: paleomagnetically calibrated mammalian biostratigraphic standard for the late Neogene of Eastern Asia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 11 (4): 519-526.
- Thomas H., Spassov N., Kodjumdjieva E., Poidevin J. L., Popov V., Sen S., Tassy P. & Visset D. 1986. — Résultats préliminaires de la première mission franco-bulgare à Dorkovo (arrondissement de Pazardjik, Bulgarie). *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, II, 302 (16) : 1037-1042.
- Valverde J. A. 1964. — Remarques sur la structure et l'évolution des communautés de vertébrés terrestres. *Terre & Vie* 111 : 121-154.
- Van der Meulen A. & Kolfschoten T. van 1986. — Review of the late Tortonian to early Biharian mammal faunas from Greece and Turkey. *Memoria della Società geologica italiana* 31: 201-211.
- Vekua A. K. 1972. — *Kvabebi fauna of the Akchagyl Vertebrata*. Nauk, Moscou, 350 p. [in Russian].
- Weerd A. van de, Reumer J. W. F. & Vos J. de 1982. — Pliocene mammals from Apolakkia Formation (Rhodes, Greece). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, Amsterdam, B 85: 89-112.
- Zazhigin V. S. 1980. — Late Pliocene and Anthropogene rodents of the south of western Siberia. *Transactions of the Geological Institute*, Moscow 339: 1-156 [in Russian].

Submitted for publication on 9 March 1997;  
accepted on 30 April 1998.

# Instructions aux auteurs

## La ligne éditoriale

Elle prendra en compte divers aspects de la recherche en Sciences de la Terre, en particulier l'histoire et le comportement des bassins sédimentaires, la paléobiodiversité et les paléoenvironnements. Un numéro de *Geodiversitas* par an pourra être consacré, exceptionnellement, au débat contradictoire sur un sujet d'actualité, ou sur un thème donné et sous la responsabilité d'éditeur(s) invité(s).

Les manuscrits, dont le nombre de pages n'est pas limité *a priori*, devront suivre rigoureusement les recommandations aux auteurs (voir ci-dessous) et seront adressés à la revue :

Service des Publications Scientifiques du Muséum,

***Geodiversitas***,

57 rue Cuvier,

F-75231 Paris cedex 05

Tel : (33) 01 40 79 34 38

Fax : (33) 01 40 79 38 58

e. mail : bulletin@mnhn.fr

Les chapitres de systématique devront se conformer aux règles du *Code International de Nomenclature Zoologique*.

Tout manuscrit non conforme à ces instructions sera retourné pour mise au point. Chaque manuscrit est évalué par deux rapporteurs, ou plus.

## Instructions aux auteurs

Chaque manuscrit soumis (y compris les illustrations) doit être présenté en trois exemplaires (un original et deux copies) au format A4, avec un double interligne et des marges d'au moins 3 cm ; chaque page sera numérotée. Les illustrations originales seront jointes au manuscrit définitif, ainsi qu'une disquette 3.5" de format Apple Macintosh ou compatible IBM (traitement de texte Word de préférence), qui devra contenir également les tableaux et éventuellement les illustrations (Adobe Illustrator, Photoshop ; Deneba Canvas).

## Le format

Les manuscrits, écrits en français ou en anglais, doivent être structurés comme suit :

– titre si possible bref, en français et en anglais ; un titre courant doit être proposé ;

– nom(s) et prénom(s) de(s) auteur(s) suivis de leur(s) adresse(s) professionnelle(s), en indiquant si possible le numéro de Fax et l'adresse électronique ;

– résumés écrits en français et en anglais (800 signes au maximum chacun), suivis des mots clés et « key words » ;

– dans le texte courant, utiliser les italiques pour tous les noms en latin : taxons de rangs générique et spécifique (ex : *Cellaria* Ellis et Solander, 1786) *et al.* ;

– dans le texte courant, les références aux auteurs seront en minuscules, ex. Dupont (2001), Dupont (2001, 2002), (Dupont 2001 ; Durand 2002), (Dupont et Durand 2003, 2005) Dupont (2001 : 1), Dupont (2001, fig. 2).

– dans le texte courant, les références aux illustrations et aux tableaux de l'article seront présentées ainsi : (Fig. 1), (Fig. 2A, D), (Fig. 2A-C), (Figs 3, 6), (Figs 3-5), (Tableau 1) ;

– les remerciements seront placés à la fin du texte, avant les références bibliographiques ;

– les références bibliographiques doivent suivre les exemples donnés ci-dessous ;

– indiquer dans la marge l'emplacement des illustrations dans le texte définitif ;

– donner les légendes des figures sur une feuille séparée.

## Les illustrations

Une attention particulière sera portée à la qualité et à la pertinence de l'illustration.

Les illustrations au trait doivent être réalisées à l'encre de Chine ou être fournies en impression laser. Les photographies, bien contrastées, seront sur fond noir ou blanc. Elles pourront être regroupées, et dans ce cas, identifiées par une lettre en capitales (A, B, C...). Les planches photographiques, placées dans le corps de l'article et non regroupées à la fin de celui-ci, doivent être traitées et numérotées comme des figures. Les illustrations pourront être assemblées sur une largeur de colonne (70 × 190 mm) ou sur toute la largeur de la justification (144 × 190 mm). La rédaction encourage la présentation de photographies avec tout ou partie de leur interprétation par un ou des dessins au trait. Aucune légende, ni lettrage ne sera placé sur les originaux. Ils figureront sur un calque joint avec chaque figure, la rédaction se chargeant de les pla-

cer. Chaque figure doit comporter une échelle métrique, sans aucun coefficient multiplicateur. Les tableaux et graphiques, à inclure dans le manuscrit, doivent nécessairement pouvoir être imprimés sur une page et rester lisibles après réduction éventuelle. Des planches en couleur pourront être publiées moyennant une participation financière de ou des auteurs.

### Références bibliographiques

- Denison R. H. 1978. — Placodermi, in Schultze H. P. (ed.), *Handbook of Paleichthyology*, Volume 2. Gustav Fischer, Stuttgart, 128 p.
- Marshall C. R. 1987. — Lungfish: phylogeny and parsimony, in Bemis W. E., Burggren W. W. & Kemp N. E. (eds), *The Biology and Evolution of Lungfishes*, *Journal of Morphology* 1: 151-162.
- Schultze H. P. & Arsenault M. 1985. — The panderichthyid fish *Elpistostege*: a close relative to tetrapods? *Paleontology* 28: 293-309.
- Schultze H. P. 1977a. — The origin of the tetrapod limb within the rhipidistian fishes: 541-544, in Hecht M. K., Goody P. C. & Hecht B. C. (eds), *Major Patterns in Vertebrate Evolution*. Plenum Press, New York and London.

### Épreuves et tirés à part

Les épreuves seront adressées à l'auteur ou au premier auteur (sauf indication contraire) et devront être retournées corrigées sous huitaine. Les corrections, autres que celles impurables à la rédaction ou à l'imprimeur, seront à la charge des auteurs. Le(s) auteur(s) recevront gracieusement vingt-cinq tirés à part, les tirés à part supplémentaires seront à commander sur un formulaire joint aux épreuves.

Soumettre un article pour publication dans *Geodiversitas* suppose que celui-ci ou tout article proche dans la même langue ou une autre langue, n'ait pas été soumis dans une autre revue, même dans l'attente de son acceptation. Les droits de reproduction de l'article, y compris des illustrations, sont réservés à la revue. La reproduction de tout ou partie de l'article doit faire l'objet d'une demande écrite préalable adressée à la rédaction.

### Scope of the Journal

*Geodiversitas* publishes papers which concern varied aspects of Earth Sciences and particularly history of sedimentary basins, palaeobiodiversity and paleoenvironment. A complete issue of *Geodiversitas* may be devoted to several papers on a single topic under the responsibility of guest editor(s). Papers with a systematic content should follow the *International Code of Zoological Nomenclature*. Manuscripts, without limitation of the number of pages, must conform strictly with the instructions to authors, and will be sent to the Editor:

Service des Publications Scientifiques du Muséum,  
**Geodiversitas**,  
57 rue Cuvier,  
F-75231 Paris cedex 05  
Tel : (33) 01 40 79 34 38  
Fax : (33) 01 40 79 38 58  
e. mail : bullerin@mnhn.fr

### Instructions to authors

Manuscripts, with illustrations, must be submitted in triplicate (one original and two copies) in A4 format, double spaced, with margins of at least 3 cm and all pages numbered. The original figures should be sent with the revised manuscript, as well as a 3.5" diskette Apple Macintosh or IBM-compatible (Word, Word Perfect...) format, which will also contain tables and possibly figures (Adobe Illustrator, Photoshop; Deneba Canvas).

### Format

Papers are to be written in simple and concise French or English. They should be organized as follows:

- a brief title in French and English;
- a suggested running head;
- name(s) of author(s), followed by their full professional address(es) and, if possible, Fax number and e-mail;
- abstracts (in English and French) not exceeding 800 signs each, with key words and "mots clés";
- text with italicized words for Latin: taxa of generic and specific ranks (e.g. *Cellularia* Ellis et Solander, 1786) *et al.*;
- references to authors in main text should be presented, in lower case, as follows: Smith (2001), Smith (2001, 2002), (Smith 2001), (Smith 2001; Cary 2002), (Smith & Cary 2003, 2005), Smith (2001: 1), Smith (2001, fig. 2);
- references to illustrations and tables should be indicated as follows: (Fig. 1), (Fig. 2A, D), (Fig. 2A-C), (Figs 3, 6), (Figs 3-5), (Table 1);



- keep acknowledgements short and place them at the end of the text before references; please do not forget the revisers;
- give captions to illustrations on a separate sheet.

### **Illustrations**

The editorial board will pay special attention to the quality and relevance of illustration.

Line drawings must be in Indian ink or high quality laser printouts; high contrast photographs, placed on white or black backgrounds, are required. These can be grouped into figures and identified by letters A, B, C ... Plates are not placed at the end of the article: they will be considered as figures and numbered as such. Arrange figures to fit one or two columns (70 × 190 mm or 144 × 190 mm). Associate interpretation of photograph with line drawing. No diagram or table is to exceed one page. Letters, numbers, etc., for each figure, are to be indicated on an accompanying overlay, not on the original figure (line cut or half-tone). A scale bar is needed for each figure (without magnification factor).

### **References**

Denison R. H. 1978. — Placodermi, in Schultze H. P. (ed.), *Handbook of Paleoichthyology*, Volume 2. Gustav Fischer, Stuttgart, 128 p.

Marshall C. R. 1987. — Lungfish: phylogeny and parsimony, in Bemis W. E., Burggren W. W. & Kemp N. E. (eds), *The Biology and Evolution of Lungfishes*, *Journal of Morphology* 1: 151-162.

Schultze H. P. & Arsenault M. 1985. — The panderichthyid fish *Elpistostege*: a close relative to tetrapods? *Paleontology* 28: 293-309.

Schultze H. P. 1977a. — The origin of the tetrapod limb within the rhipidistian fishes: 541-544, in Hecht M. K., Goody P. C. & Hecht B. C. (eds), *Major Patterns in Vertebrate Evolution*. Plenum Press, New York and London.

### **Proofs and reprints**

Proofs will be sent to the first author for correction and must be returned within eight days by express mail. Authors will receive twenty-five offprints free of charge; further offprints can be ordered on a form supplied with the proofs.

The submission of a manuscript to *Geodiversitas* implies that the paper, or a similar one, is not being offered for publication elsewhere. Copyright of published paper, including the illustrations, becomes the property of the journal. Requests to reproduce material from *Geodiversitas* should be addressed to the editor.

Mise en page  
Noémie de la Selle  
Packaging Éditorial

Achévé d'imprimer  
sur les presses de l'Imprimerie Durand  
28600 Luisant (France)  
Dépôt légal n° 10259

*Printed on acid-free paper*  
Imprimé sur papier non acide

Date de distribution du fascicule 2 : 7 juillet 1998



Pliocene vertebrate locality of Çalta, Ankara, Turkey  
Edited by Sevket Sen

- 329 ● Lunkka J. P., Kappelman J., Ekart D. & Sen S.  
Pliocene vertebrate locality of Çalta, Ankara, Turkey. 1. Sedimentation and lithostratigraphy
- 339 ● Janoo A. & Sen S.  
Pliocene vertebrate locality of Çalta, Ankara, Turkey. 2. Aves: Struthionidae
- 353 ● Reumer J. W. F.  
Pliocene vertebrate locality of Çalta, Ankara, Turkey. 3. Insectivores
- 359 ● Sen S.  
Pliocene vertebrate locality of Çalta, Ankara, Turkey. 4. Rodentia and Lagomorpha
- 379 ● Ginsburg L.  
Le gisement de vertébrés pliocènes de Çalta, Ankara, Turquie. 5. Carnivores
- 397 ● Guérin C. & Sen S.  
Le gisement de vertébrés pliocènes de Çalta, Ankara, Turquie. 6. Rhinocerotidae
- 409 ● Eisenmann V. & Sondaar P.  
Pliocene vertebrate locality of Çalta, Ankara, Turkey. 7. *Hipparion*
- 441 ● Guérin C., Faure M. & Sen S.  
Le gisement de vertébrés pliocènes de Çalta, Ankara, Turquie. 8. Suidae
- 455 ● Geraads D.  
Le gisement de vertébrés pliocènes de Çalta, Ankara, Turquie. 9. Cervidae et Giraffidae
- 467 ● Bouvrain G.  
Le gisement de vertébrés pliocènes de Çalta, Ankara, Turquie. 10. Bovidae
- 487 ● Bocherens H. & Sen S.  
Pliocene vertebrate locality of Çalta, Ankara, Turkey. 11. Isotopic investigation
- 497 ● Sen S., Bouvrain G., Geraads D.  
Pliocene vertebrate locality of Çalta, Ankara, Turkey. 12. Paleoecology, biogeography and biochronology

Conception Graphique : Isabel Gautray

ISSN : 1280-9659

Vente en France  
Muséum national d'Histoire naturelle  
Diffusion Delphine Henry  
57, rue Cuvier, 75005 Paris,  
France  
Tél. : 33 - 01 40 79 37 00  
Fax : 33 - 01 40 79 38 40  
e.mail : dhenry@mnhn.fr

Sales Office (France excluded)  
Universal Book Services  
Dr. W. Backhuys  
P.O. Box 321 2300 AH Leiden  
The Netherlands  
Tél. : 31 -71- 517 02 08  
Fax : 31 -71- 517 18 56  
e.mail : backhuys@euronet.nl

