



HAL
open science

Le gisement pléistocène moyen récent de Romain-la-Roche (Doubs, France) : synthèse biostratigraphique et paléoécologique

Guérin Claude, Patrick Paupe, Jehanne Affolter, Alain Argant, Jacqueline Argant, Patrick Auguste, Jean-Jacques Bahain, Salvador Baillon, Nicolas Boulbes, Jean Detrey, et al.

► To cite this version:

Guérin Claude, Patrick Paupe, Jehanne Affolter, Alain Argant, Jacqueline Argant, et al.. Le gisement pléistocène moyen récent de Romain-la-Roche (Doubs, France) : synthèse biostratigraphique et paléoécologique. *Revue de Paléobiologie*, 2010, 29 (2), pp.881-895. hal-01465979

HAL Id: hal-01465979

<https://sde.hal.science/hal-01465979>

Submitted on 13 Feb 2017

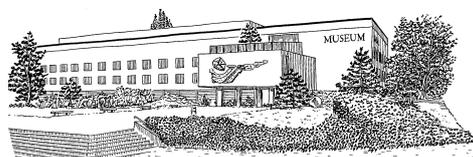
HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

R E V U E D E PALÉOBIOLOGIE

ISSN 1661-5468

VOL. 29, N° 2, 2010



Muséum d'Histoire Naturelle • Ville de Genève • Suisse

Le gisement pléistocène moyen récent de Romain-la-Roche (Doubs, France) : synthèse biostratigraphique et paléoécologique

Claude GUÉRIN¹

avec la collaboration de :

Patrick PAUPE (†), Jehanne AFFOLTER, Alain ARGANT, Jacqueline ARGANT,
Patrick AUGUSTE, Jean-Jacques BAHAIN, Salvador BAILLON, Nicolas BOULBES,
Jean DETREY, Christophe DURLET, Christian FALGUÈRES, Philippe FERNANDEZ,
Philippe FOSSE, Jean-Baptiste FOURVEL, Jérôme GAYET, Lionel GOURICHON,
Marcel JEANNET, Bruno LABE, Olivier LE GALL, Thierry MALVESY, Denis MOTTE,
France ROUSSELIÈRES, Shao QINGFENG, Carole VERCOUTÈRE &
l'association « Archéofaune comtoise »

Résumé

L'aven de Romain-la-Roche est une cavité karstique ayant fonctionné comme un piège naturel dans lequel sont tombés de nombreux grands animaux, et où divers petits vertébrés ont été amenés en tant que proies d'oiseaux rapaces. Le gisement a été fouillé de 1980 à 1991 par Patrick PAUPE et son équipe, qui y a recueilli 52 espèces de mammifères (plus de 10 000 restes déterminables), au moins 13 espèces d'oiseaux, deux de reptiles, une d'amphibien, deux espèces de poissons et des gastéropodes indéterminés. Les espèces de mammifères présentes sont pour 34,6 % des rongeurs (3975 restes), 9,6 % des insectivores, 28,8 % des carnivores (3303 restes), 3,8 % des lagomorphes (127 restes dont 25 étudiables), 3,8 % des périssodactyles (626 restes), 11,5 % des artiodactyles (2360 restes) et 3,8 % des proboscidiens (plus de 300 restes dont 80 étudiables). Les micromammifères les mieux représentés sont *Microtus arvalis*, *M. agrestis*, *M. gregalis* et *Arvicola terrestris*. Les espèces dominantes de grands mammifères phytophages sont dans l'ordre décroissant *Bison priscus priscus*, *Bos primigenius*, *Cervus elaphus*, *Equus* cf. *achenheimensis*, *Rangifer tarandus*, *Coelodonta antiquitatis praecursor* et *Mammuthus intermedius*; les principaux carnivores sont dans l'ordre *Canis lupus*, *Ursus spelaeus*, *Panthera spelaea* et *Vulpes vulpes*. Il existe des formes rares (panthère, dhole, glouton), et l'Homme de Néanderthal n'est représenté que par son industrie moustérienne. Certaines associations (*Mammuthus intermedius* et *M. primigenius*, *Ursus arctos* et *U. spelaeus*, *Lepus* cf. *europaeus* et *L. timidus*) sont inhabituelles. La microfaune est abondante et variée bien qu'il n'y ait pratiquement pas de chéiroptères. Le site témoigne d'une très grande biodiversité; la population de mammifères présente des individus de tous âges; bien que des chutes de blocs aient entraîné de très nombreuses fracturations, certaines pièces sont remarquablement bien conservées.

Tous les grands mammifères présents dans les couches VI-VII et VIII indiquent un âge correspondant à la fin de l'avant-dernière glaciation (fin de la zone MNQ 24, fin de MIS 6), ce qui est confirmé par des datations de $150\,000 \pm 18\,000$ ans et $159\,000 \pm 10\,000$ à $165\,000 \pm 9\,000$ ans obtenues respectivement par les méthodes uranium / thorium et ESR / U-Th. Pour des raisons inexplicées les micromammifères indiquent un âge sensiblement plus récent.

Les grands mammifères témoignent d'un paysage de type mosaïque relativement ouvert, sous un climat plutôt frais et humide, à enneigement limité. Ce résultat est confirmé par les pollens découverts dans des coprolithes, qui indiquent un paysage végétal constitué de groupes d'arbres peu serrés, en espace ouvert, sous un climat tempéré moyennement humide.

Romain-la-Roche constitue un site paléontologique de référence pour l'extrême fin du Pléistocène moyen, période où les gisements paléontologiques sont rares en Europe occidentale.

L'Homme semble y avoir pénétré de façon sporadique à diverses périodes et y a laissé quelques artefacts moustériens, mais il n'est pour rien dans la genèse du site.

Mots-clés

Pléistocène moyen récent, Nord-Est de la France, paléontologie, biostratigraphie, paléoécologie.

Abstract

The Uppermost Middle Pleistocene site of Romain-la-Roche (Doubs, France) : synthesis of biostratigraphic and palaeoecological conclusions.- The site of Romain-la-Roche is a karstic swallowhole which acted as a natural trap where fall numerous large mammals, and where diverse small vertebrates were transported as preys of birds.

The site was excavated between 1980 and 1991 by Patrick PAUPE and his team. It yielded 52 species of mammals (more than 10 000 identifiable remains), more than 13 of species of birds, two of reptiles, one of amphibian, two of fishes and undetermined gastropods. Among the mammalian species 34.6% are of rodents (3975 remains), 9.6% insectivores, 28.8% carnivores (3303 remains), 3.8%

¹ UMR 5125 du CNRS et Département des Sciences de la Terre, Université Claude Bernard-Lyon I, 27-43 Boulevard du 11 novembre 1918, F-69622 Villeurbanne Cedex, France. Claude.Guerin@univ-lyon1.fr

lagomorphs (127 remains including 25 usables), 3.8% Perissodactyla (626 remains), 11.5% Artiodactyla (2360 remains) and 3.8% proboscidiens (more than 300 remains including 80 usables). The most numerous micromammals are *Microtus arvalis*, *M. agrestis*, *M. gregalis* and *Arvicola terrestris*. Dominant large mammalian species are in decreasing order *Bison priscus priscus*, *Bos primigenius*, *Cervus elaphus*, *Equus cf. achenheimensis*, *Rangifer tarandus*, *Coelodonta antiquitatis praecursor* and *Mammuthus intermedius*; in the same order the main carnivores species are *Canis lupus*, *Ursus spelaeus*, *Panthera spelaea* and *Vulpes vulpes*. There are some rare species like *Panthera pardus*, *Cuon alpinus* and *Gulo gulo*. Some mammalian species associations, like *Mammuthus intermedius* and *M. primigenius*, *Ursus arctos* and *U. spelaeus* or *Lepus cf. europaeus* and *L. timidus* are rarely encountered elsewhere.

Microfauna is abundant and diverse but there are practically no Cheiroptera. The site displays quite a large biodiversity. The mammalian population is comprised of individuals of all ages. Stone falls are responsible of numerous fractures but some anatomical pieces are very well preserved.

The degree of anatomical evolution of the Romain-la-Roche large mammals population found in the VI-VII and VIII layers allows us to date these layers of the upper part of the biozone MNQ 24 (end of the MIS 6), corresponding about to the end of the penultimate glaciation. Such a result confirms the uranium / thorium and ESR / U-Th datations which gave respectively $150\,000 \pm 18\,000$ years and $159\,000 \pm 10\,000$ to $165\,000 \pm 9\,000$ years. For unexplained reasons the micromammals indicate an appreciably younger age.

The association of large mammals found in the VI-VII and VIII layers show a moderately open mosaic-type landscape, under a rather cold and wet climate; the snow cover was limited. The palynological analysis of some coprolites gives about the same result: a landscape constituted of tree groups not huddled together, in an open space under a moderately wet temperate climate.

Romain-la-Roche is a reference palaeontological site for the extreme end of the Middle Pleistocene, a period during which such sites are rather rare in Western Europe.

Neanderthal Man seems to have entered sporadically the site and left in it some Mousterian artefacts but the accumulation of fossils in the swallowhole was not the result of any human agency.

Keywords

Uppermost Middle Pleistocene, North-Eastern France, palaeontology, biostratigraphy, palaeocology.

I. INTRODUCTION

Le gisement franc-comtois de Romain-la-Roche, près de Montbéliard, est un très riche site fossilifère qui a été fouillé entre 1980 et 1991 par Patrick PAUPE et son équipe, constituée en une association actuellement dénommée «Archéofaune comtoise» (ARCHÉOFAUNE COMTOISE, ce volume). Il n'a fait l'objet pour l'instant que de publications préliminaires dans des revues locales ou de vulgarisation scientifique (PAUPE, 1986, 1987, 1995, 1996, 1997; PAUPE & THÉVENIN, 1989). Il est essentiellement paléontologique mais l'Homme de Néanderthal y a laissé quelques artefacts lithiques, notamment au niveau de la couche V, et a probablement quelque peu exploité le charnier, bien qu'il n'ait en rien contribué à l'accumulation des restes osseux. Sa très grande richesse en fossiles, souvent remarquablement conservés, en fait un site de référence pour les faunes d'Europe occidentale contemporaines de la fin de l'avant-dernière glaciation et de l'extrême début du dernier interglaciaire.

II. LE GISEMENT

L'aven de Romain-la-Roche se situe au lieu-dit «Sur la côte» à 500 m au NE du chef-lieu de la commune, qui fait partie du Canton de Rougemont et se trouve à une quinzaine de kilomètres au nord de Baume-les-Dames. Il s'ouvre sur le rebord occidental du plateau de Fontenelle-Montby qui domine la vallée de l'Ognon, dans la région préjurassienne comprise entre les vallées de l'Ognon et du Doubs. Dans cette zone très faillée les calcaires

surplombent les marnes du Lias; l'aven se trouve au contact d'un compartiment calcaire et d'un compartiment marneux (PAUPE, 1996).

L'aven a été découvert en 1980 après un tir de mine dans une carrière de calcaire du Bajocien supérieur. Ses coordonnées Lambert sont $x = 280$ km, $y = 904$, 55 km (feuille au 1/25 000 de Baume-les-Dames); son altitude est 410 m. Il se présente sous forme d'une fissure longue de 18 m, large en moyenne de 7 m, dont l'ouverture sur le plateau n'a pas été retrouvée. Les fouilles commencées immédiatement après sa découverte n'ont pas été continuées après 1991 mais le gisement, actuellement fermé, est très loin d'être épuisé.

Le remplissage atteint une épaisseur d'au moins 11 m, il présente un pendage de 5 à 30° vers l'est et de 38° vers le sud. Il est constitué de gros blocs calcaires, de cailloutis et de fragments de calcite, tous emballés dans une argile de décalcification jaune-rougeâtre, avec des bréchifications locales. Il a été subdivisé pour sa partie fouillée en dix couches numérotées du haut vers le bas dont cinq (III, V, VI-VII-VIII et IX) sont inégalement fossilifères. Les plus riches sont de loin les couches VI-VII et VIII, qui passent insensiblement de l'une à l'autre, dont l'épaisseur varie de 0,5 à 1,85 m pour VI-VII et dépasse 0,6 m pour la partie supérieure de la couche VIII; les fossiles y sont souvent bien conservés et les connexions anatomiques fréquentes, mais de nombreux restes de grande taille ont été écrasés par d'importantes chutes de blocs; en 1996 PAUPE signalait près de 25 000 restes recueillis dans l'ensemble VI-VII et VIII. La limite inférieure de la couche VIII n'a pas été atteinte et la couche IX, très prometteuse, n'a fait l'objet que d'un sondage (DURLET *et al.*, ce volume).

Quelques artefacts moustériens ont été recueillis dans les couches III, V, VII-VIII et IX, la couche V étant nettement plus riche que les autres (DETREY & AFFOLTER, ce volume).

III. CONCLUSION SUR LA PALÉOFLORE

Des analyses palynologiques avaient été réalisées par H. RICHARD (in PAUPE *et al.*, 1992), mais les sédiments se sont révélés si pauvres en pollen qu'elles étaient à peu près inexploitable. Ultérieurement J. ARGANT (ce volume) a analysé des coprolithes de hyènes dont deux, provenant de la couche VIII, ont livré un nombre de grains de pollen insuffisant pour faire une étude statistique mais permettant toutefois d'avoir une certaine idée du paléoenvironnement. J. ARGANT a trouvé une quantité à peu près équivalente de pollens d'arbres (par fréquence décroissante *Pinus* type *sylvestris*, *Fraxinus*, *Quercus*, *Juniperus*, *Alnus*, *Corylus*, *Betula*) et de pollens d'herbacées (Poaceae, Cichorioideae, *Centaurea*, Ambrosiaceae, Fabaceae, Ranunculaceae). Elle considère que le paysage végétal était constitué de groupes d'arbres peu serrés, en espace ouvert, sous un climat tempéré moyennement humide.

IV. CONCLUSION SUR LA PALÉOFAUNE

La liste faunique s'établit dorénavant comme suit :

A. Gastéropodes

Ils sont représentés par 95 coquilles malheureusement inexploitable, en effet selon N. LIMONDIN (communication écrite) les concrétionnements qui recouvrent la quasi totalité des spécimens les rendent indéterminables.

B. Poissons

Ils ont été étudiés par O. LE GALL (ce volume).

Leuciscus sp. - chevesne ou vandoise

Esox lucius - brochet

Salmoniforme indét.

Il est très probable que ces poissons ont été apportés dans l'aven par des prédateurs, notamment le pygargue.

C. Amphibiens

Ils ont été étudiés par S. BAILLON (ce volume).

Rana temporaria (LINNÉ) - Grenouille rousse

D. Reptiles

Ils ont été étudiés par S. BAILLON (ce volume).

Lacertidae indet.

Vipera sp.

E. Oiseaux

Ils ont été étudiés par L. GOURICHON (ce volume).

Anas platyrhynchos (LINNÉ.) - Canard colvert

Haliaeetus albicilla (LINNÉ) - Pygargue à queue blanche

Circus cyaneus (LINNÉ) - Busard Saint-Martin

Buteo cf. rufinus (CRETZSCHMAR) - Buse féroce

Aquila sp. - Aigles indéterminés

Accipitridés indéterminés

Falco cf. peregrinus (LINNÉ) - Faucon pèlerin

Lagopus lagopus (LINNÉ) - Lagopède des saules

Tetrao tetrix (LINNÉ) - Tétra-lyre

Perdix perdix (LINNÉ) - Perdrix grise

Alectoris sp. ou *Perdix* sp. - Perdrix indéterminée

Pica pica cf. major (JANOSSY) - Sous-espèce fossile de pie bavarde

Pyrrhocorax graculus cf. vetus (KRETZOI) - Sous-espèce fossile de chocard alpin

Corvus corax (LINNÉ) - Grand corbeau

Corvidés indéterminés

F. Mammifères

La liste qui suit est complétée, pour chaque taxon, par quelques données sur ses exigences écologiques et son âge géologique. Pour évaluer les exigences écologiques de chaque espèce de mammifères j'ai pris en compte les masses moyennes (qui donnent une bonne idée de la taille de l'espèce considérée), l'habitat et le régime alimentaire, tels qu'on peut les déduire pour les formes fossiles de l'anatomie comparée et des faunes et flores habituellement associées. Les données sur les micromammifères vivant encore actuellement sont tirées de VAN DEN BRINK & BARRUEL (1967), SCHILLING *et al.* (1986) et HAINARD (1988). Celles concernant les grands mammifères fossiles proviennent pour l'essentiel de GUÉRIN & PATOU-MATHIS (1996). Pour les espèces vivant encore à l'heure actuelle j'ai aussi largement utilisé, lorsqu'ils existent, les fascicules correspondants publiés dans les « Mammalian Species ».

Pour évaluer biochronologiquement l'âge du site, j'ai précisé dans la mesure du possible l'âge de l'apparition, et le cas échéant la date de la disparition de chaque espèce.

Afin d'éliminer toute ambiguïté le nom scientifique de chaque espèce est suivi du nom de son auteur et de la date de sa description initiale.

F. 1 : Insectivores :

Ils ont été étudiés par M. JEANNET (ce volume).

Talpa europaea LINNÉ, 1758 : la taupe commune pèse de 65 à 130 g et habite dans presque tous les types de sols dans des paysages extrêmement variés. Elle se nourrit de lombrics, myriapodes, larves d'insectes et mollusques.

Sorex araneus LINNÉ, 1758 : la musaraigne carrel pèse de 4 à 16 g. Son habitat est très varié, de la prairie aux marécages, bois et forêts, dunes. Elle consomme des lombrics, gastéropodes, insectes, arachnides, et des petits vertébrés morts. Un décompte provisoire de J.M. CORDY donne 143 restes (PAUPE *et al.*, 1992).

S. minutus LINNÉ, 1766 : la musaraigne pygmée pèse de 2,5 à 7,5 g, elle habite les terrains secs et couverts,

les buissons. Elle se nourrit surtout de coléoptères et d'araignées. Un décompte provisoire de J.M. CORDY donne 10 restes (PAUPE *et al.*, 1992).

S. minutissimus ZIMMERMANN, 1780: la musaraigne naine pèse de 1,5 à 4 g. Elle est forestière et consomme de petits insectes et des rongeurs morts.

Neomys fodiens (PENNANT, 1771): la musaraigne aquatique pèse de 9 à 23 g, elle habite le bord des rivières, ruissaux, lacs et étangs, marais et tourbières, on la trouve parfois en forêt loin de l'eau, et dans la toundra. Elle consomme des petits animaux aquatiques et terrestres. Un décompte provisoire de J.M. CORDY donne 3 restes (PAUPE *et al.*, 1992).

F. 2: Chéiroptères:

Un seul reste de chéiroptère indéterminé a été trouvé par M. JEANNET.

F. 3: Rongeurs:

Ils ont été étudiés par M. JEANNET (ce volume), qui a déterminé 3975 dents jugales pour les couches VI à VIII.

Muridae

Microtus arvalis PALLAS, 1779: avec 2243 restes, c'est de loin le rongeur le plus fréquent à Romain-la-Roche. Le campagnol des champs pèse jusqu'à 50 g, il habite les prairies, les landes herbeuses, les dunes, les forêts claires. Il consomme des graines, des herbes, des rhizomes, bulbes, tubercules et racines, des écorces, des insectes.

M. agrestis LINNÉ, 1761: 535 restes. Le campagnol agreste pèse de 25 à 60 g. Il habite les bois, les broussailles, les lieux humides, sablonneux. Il consomme des herbes, des bulbes, des écorces, des graines, des écorces et de petits animaux.

M. gregalis (PALLAS, 1779): 424 restes. Il habite actuellement la Russie, la Sibérie, la Mongolie, vit dans la toundra et la steppe, et consomme surtout des graines.

M. oeconomus (PALLAS, 1776): 184 restes. Le campagnol nordique pèse de 15 à 62 g, il habite actuellement le nord de l'Eurasie et vit dans les forêts marécageuses, sur les berges des rivières et des lacs. Il consomme des plantes herbacées, des baies, des racines et des écorces.

M. multiplex (FATIO, 1905): 85 restes. Le campagnol de Fatio pèse de 19 à 31 g, il se trouve dans le sud des Alpes et habite les prairies, les alpages, les forêts claires. Il consomme des plantes herbacées.

M. (Terricola) subterraneus (DE SÉLYS-LONGCHAMPS, 1836): 75 restes. Le campagnol souterrain pèse 13 à 23 g, il habite les prairies humides et les lisières de forêt et se nourrit surtout de racines, avec aussi des tiges, feuilles et fleurs de plantes herbacées, des baies, des graines, des champignons.

M. savii (DE SÉLYS-LONGCHAMPS, 1838): 15 restes. Le campagnol de Savi a le même habitat que le campagnol souterrain, il pèse de 14 à 24 g et consomme des plantes herbacées.

M. nivalis (MARTINS, 1842): le campagnol des neiges est une forme montagnarde qui pèse de 35 à 65 g. Il se trouve

en forêt et parmi les rhododendrons, et consomme des feuilles, graines et racines. Il n'est représenté à Romain-la-Roche que par un seul reste.

M. malei HINTON, 1927: 79 restes. Ce campagnol éteint est voisin de *M. nivalis*

Clethrionomys glareolus (SCHREBER, 1780): 7 restes. Le campagnol roussâtre pèse 16 à 36 g, il habite l'Europe (sauf les régions méditerranéennes) et la Sibérie. Il vit surtout dans les bois et mange des graines, des fruits, des racines, des écorces et de petits animaux.

Lemmus cf. *lemmus* (LINNÉ, 1758): le lemming des toundras pèse de 35 à 130 g, il vit actuellement dans la toundra de Laponie, en Suède et en Norvège, dans des tourbières et des terrains humides. Il consomme des mousses et des lichens, des arbrisseaux nains, des herbes, des baies, des graines, et de petits animaux morts. Il n'est représenté à Romain-la-Roche que par deux restes.

Dicrostonyx torquatus (PALLAS): 7 restes. Le lemming à collier pèse une cinquantaine de grammes et vit dans les régions arctiques au nord ou au-dessus de la limite des arbres.

Arvicola terrestris (LINNÉ, 1758): 305 restes. Le campagnol terrestre pèse de 80 à 270 g, il habite les berges des ruisseaux, des mares, des lacs, les prairies. Il mange des racines et des bulbes, et la forme aquatique consomme aussi des plantes aquatiques.

Cricetus cricetus LINNÉ, 1758: 5 restes. Le grand hamster pèse de 400 à 650 g, c'est une espèce steppique d'Europe centrale et orientale, s'étendant vers l'ouest jusqu'à la Belgique et à l'Alsace, et d'Asie mineure. Il consomme surtout des graines, des fleurs, des racines et des tubercules, et aussi de petits animaux.

Apodemus sylvaticus LINNÉ, 1758: le mulot commun pèse de 20 à 35 g. Il vit dans toute l'Europe (sauf en Finlande et dans les Pays Baltes) en lisière des forêts, dans les bois, en plein champ. Il consomme des glands, faînes, noisettes, noix et graines variées, et aussi des insectes. Il n'est représenté à Romain-la-Roche que par un seul reste.

A. microps KRATOCHVIL & ROSICKY, 1952 ou *uralensis* PALLAS, 1811: le mulot pygmée pèse une vingtaine de grammes et vit dans la steppe et les champs en Tchéquie, Slovaquie, Autriche, Hongrie et Bulgarie. Il se nourrit de graines, de plantes vertes et de petits animaux. Il n'est représenté à Romain-la-Roche que par un seul reste.

Dipodidae

Sicista subtilis (PALLAS, 1773): la siciste des steppes pèse moins de 20 g, elle vit actuellement en Europe centrale et orientale et en Sibérie méridionale dans la steppe à végétation dense ou boisée et en lisière des bois. Elle hiberne dans des trous creusés dans la terre. Elle consomme des graines et des petits animaux. Elle n'est représentée à Romain-la-Roche que par un seul reste.

Myoxidae

Eliomys quercinus (Linné, 1766): le lérot pèse de 45 à 140 g, il est forestier et omnivore: il consomme des graines et des fruits, des écorces, de petits animaux. Il

se trouve dans toute l'Europe (sauf le Royaume-Uni, la Scandinavie et les régions bordant la mer du Nord et la Baltique) et au Maghreb. Il n'est représenté à Romain-la-Roche que par un seul reste.

F. 4: Canidae:

Ils ont été étudiés par A. ARGANT (ce volume).

Canis lupus LINNÉ, 1758: 1616 restes correspondant à un minimum de 25 individus. Le loup est particulièrement ubiquiste et son régime alimentaire est très varié. MECH (1974) reconnaît 32 sous-espèces actuelles, dont 8 dans l'Ancien Monde, et donne une masse moyenne comprise selon les régions entre 18 et 80 kg. Le loup sous sa forme moderne apparaît au cours du Pléistocène moyen.

Cuon alpinus europaicus BOURGUIGNAT, 1868: 13 restes correspondant à 1 individu. Le dhole actuel d'Asie *Cuon alpinus* pèse de 10 à 20 kg, vit dans des habitats très variés, de la forêt de montagne à la jungle dense et aux régions ouvertes. Il chasse surtout les grands ongulés qu'il attaque en meute, mais consomme aussi de petits animaux (COHEN, 1978). *Cuon alpinus* apparaît en Europe occidentale au cours de l'avant-dernière glaciation (fin du Pléistocène moyen).

Vulpes vulpes (LINNÉ, 1758): 42 restes correspondant à un minimum de 4 individus. Le renard roux a lui aussi des habitats et un régime alimentaire très variés. LARIVIÈRE & PASITSCHNIK-ARTS (1996) reconnaissent, au sein d'une aire géographique très vaste, 42 sous-espèces actuelles et donnent un poids moyen de 3 à 14 kg. L'espèce apparaît en Europe occidentale au cours de l'avant-dernière glaciation.

Alopex lagopus (LINNÉ, 1758): 5 restes correspondant à au moins 1 individu. Le renard polaire vit actuellement dans les régions arctiques, surtout dans la toundra et la montagne, et consomme des petits mammifères, des oiseaux, des invertébrés, des charognes et des fruits. AUDET *et al.* (2002) reconnaissent 8 sous-espèces actuelles et indiquent un poids moyen de 3 à 8 kg. L'espèce apparaît en Europe occidentale au cours de l'avant-dernière glaciation (fin du Pléistocène moyen).

F. 5: Ursidae

Ils ont été étudiés par A. ARGANT (ce volume).

Ursus spelaeus ROSENMÜLLER & HEINROTH, 1794: 1313 restes correspondant à un minimum de 20 individus. Il semble que l'ours des cavernes existe sous sa forme-type depuis la fin du Pléistocène moyen et disparaît à l'extrême fin du Pléistocène. La masse moyenne des femelles était 225 à 250 kg, celle des mâles 400 à 500 kg (CHRISTIANSEN, 1999). C'était une espèce omnivore largement végétarienne, ubiquiste, s'adaptant à un large éventail de biotopes, allant d'un milieu forestier tempéré à un environnement plus ou moins steppique.

Ursus arctos LINNÉ, 1758: 19 restes correspondant à 1 individu. L'ours brun est surtout forestier et, très omnivore, se nourrit d'herbes, de jeunes pousses d'arbres, de fleurs, de fruits, de racines, de bulbes, de champignons,

d'insectes, d'œufs, de gros et petits mammifères et de charognes. PASITSCHNIK-ARTS (1993) reconnaît 16 sous-espèces actuelles dont 7 dans l'Ancien Monde, et donne pour une population sibérienne actuelle des masses moyennes de 140 à 320 kg pour les mâles et 100 à 200 kg pour les femelles. L'ours brun apparaît en Europe occidentale au milieu du Pléistocène moyen.

F. 6: Mustelidae

Il en existe une vingtaine de restes, étudiés par P. FOSSE & J.B. FOURVEL (ce volume).

Mustela nivalis (LINNÉ, 1766): 8 restes. La belette, qui selon les auteurs pèse en moyenne de 35 à 250 g, est présente en Europe occidentale dès la fin du Pléistocène moyen (zone MNQ 24). Elle présente à peu près la même répartition géographique que l'hermine: Europe et Asie du Nord, Maghreb, Amérique du Nord. Elle fréquente surtout les régions marécageuses, les prés humides, les champs et les broussailles, et ne grimpe que très peu dans les arbres. Elle se nourrit essentiellement de souris et de campagnols, d'autres petits vertébrés et aussi de petits oiseaux, d'œufs et d'insectes (MALLYE & GUÉRIN, 2002). *Mustela erminea* LINNÉ, 1758: 4 restes. L'hermine, dont le poids varierait de 28 à 445 g, se nourrit de rongeurs (campagnols, spermophiles), d'insectivores (taupes et musaraignes), parfois de lapins et de lièvres, d'oiseaux, d'œufs, de reptiles et de batraciens, et de divers invertébrés. On la trouve dans une grande partie de l'Eurasie, au Groenland ainsi qu'en Amérique du Nord. Elle vit jusqu'à des altitudes de 3400 m, dans les milieux ouverts comme les champs, les steppes et les dunes, près des rivages mais aussi dans les forêts. Elle est connue en Europe occidentale au moins depuis l'avant-dernière glaciation (MALLYE & GUÉRIN, 2002).

Mustela (Putorius) putorius LINNÉ, 1758: 1 reste. Le putois commun est connu depuis la fin du Pléistocène moyen. Il pèse de 0,5 à 2,1 kg et est surtout forestier.

? *Mustela (Putorius) eversmani* LESSON, 1827: peut-être 1 reste. L'apparition du putois des steppes est contemporaine du Pléistocène moyen en Europe occidentale (La Fage), mais l'espèce est plus abondante au Pléistocène supérieur, notamment en Europe de l'Est. Ce mustélidé, dont la masse moyenne est de l'ordre de 2 kg, est un animal d'espaces ouverts, mais qui fréquente aussi les bois et les secteurs rocheux, de préférence en zone humide. Il consomme des petits rongeurs et des lagomorphes, des oiseaux (et des œufs), des reptiles, grenouilles, poissons, mollusques, des insectes et des fruits.

Gulo gulo cf. *spelaeus* GOLDFUSS, 1821: peut-être 1 reste. Le glouton, dont les individus actuels pèsent de 10 à 35 kg, mais dont les spécimens pléistocènes pouvaient être encore plus lourds, est particulièrement musclé. Il habite la forêt de montagne et les zones marécageuses. C'est un prédateur actif et très éclectique, capable d'attaquer les grands ongulés (notamment le renne), mais qui chasse aussi les rongeurs, les lagomorphes et à l'occasion des

oiseaux ; il consomme également des poissons, des œufs, des invertébrés (larves d'insectes, mollusques), des baies et des racines, ainsi que des charognes de grands mammifères. La sous-espèce *spelaeus* apparaît au Riss et disparaît à la fin du Pléistocène supérieur (MALLYE & GUÉRIN, 2002).

Meles meles (LINNÉ, 1758): 4 restes. Le blaireau apparaît sous sa forme type au cours de l'avant-dernière glaciation. C'est une espèce très omnivore, ubiquiste, qui affectionne les forêts entrecoupées de clairières et les taillis. Sa masse moyenne est d'une quinzaine de kilos, mais il peut atteindre jusqu'à 27 kg.

F. 7: Felidae

Ils ont été étudiés par A. ARGANT (ce volume).

Felis silvestris SCHREBER, 1777: 10 restes correspondant à 1 individu. Le chat sauvage européen pèse de 5 à 14 kg. Il vit dans les grands massifs forestiers de plaine, de colline, de basse et moyenne montagne, mais peut aussi se rencontrer sur leurs bordures en terrain découvert, ou sur des étendues herbeuses partiellement boisées. Il fréquente également les zones humides, les roselières et les forêts riveraines. La persistance et l'épaisseur du manteau neigeux limitent sa répartition. Excellent grimpeur, il chasse toujours au sol. Son régime alimentaire montre une prédominance des rongeurs et des lapins, suivis de loin par les oiseaux. L'espèce semble apparaître pendant l'avant-dernier interglaciaire (zone MNQ 23) avec une forme de taille relativement grande.

Panthera pardus (LINNÉ, 1758): 7 restes correspondant à 1 individu. La panthère est connue en Europe depuis le Pléistocène moyen. Les grands spécimens actuels d'Afrique et d'Asie atteignent 80 kg. C'est une espèce très ubiquiste et eurytherme, qui se rencontre aussi bien en forêt que dans des milieux très ouverts, à des altitudes très diverses. Elle se nourrit de proies très variées selon le milieu où elle vit.

Panthera spelaea (GOLDFUSS, 1810): 258 restes correspondant à un minimum de 4 individus. Le lion des cavernes est apparu à la fin de l'avant-dernier interglaciaire (zone MNQ 23). C'est une espèce un peu plus grande et plus lourde que le lion actuel, elle vivait dans les milieux ouverts des régions tempérées ou tempérées froides.

F. 8: Hyaenidae

Crocota spelaea (GOLDFUSS, 1832): l'espèce n'est représentée que par des coprolithes, une évaluation du nombre d'individus n'est donc pas possible. La hyène des cavernes est proche de la hyène tachetée actuelle d'Afrique *Crocota crocuta* mais sa taille est supérieure, sa masse moyenne dépassait largement 100 kg. Elle existe en Europe sous sa forme type depuis la fin du Pléistocène moyen et disparaît à la fin du Pléistocène. L'espèce, charognarde mais aussi chasseuse occasionnelle, était très ubiquiste.

F. 9: Lagomorphes

Ils ont été étudiés par P. FOSSE & J.B. FOURVEL, qui ont décompté 127 restes dont 20 % seulement sont étudiables. *Lepus cf. timidus* LINNÉ, 1758: plus de 200 restes selon PAUPE (1997). Le lièvre variable pèse de 1,7 à 5,8 kg. Il habite en montagne les pentes gazonnées, les champs de rhododendrons, les alpages, et jusqu'au-dessus de la limite des arbres ; dans le nord, on le trouve en plaine à partir de la côte, dans la toundra et la taïga. Il mange des graminées, d'autres herbacées, des lichens, des écorces. *Lepus cf. europaeus* PALLAS, 1778 (ou *Lepus capensis* LINNÉ, 1758): le lièvre européen a une longueur de 40 à 76 cm plus 7 à 11 cm pour la queue, une hauteur au garrot de 30 cm, un poids de 1 à 7 kg. Il habite la steppe, la prairie-parc, les marais, la montagne basse, la lisière des forêts, jusqu'à 2000 m. Il mange des graminées et d'autres herbacées, des racines, fruits, baies, des champignons, des bourgeons, des écorces, de l'aubier, de petits animaux et des charognes. Pour F.H. VAN DEN BRINK & P. BARRUEL (1967) comme pour D. SCHILLING *et al.* (1986) *L. europaeus* et *L. capensis* sont synonymes mais R. HAINARD (1988) les distingue et considère que le lièvre ibérique est un *L. capensis* qui remplace le lièvre d'Europe *L. europaeus* en Espagne à partir de la Province de Burgos, au Portugal, aux Baléares et en Sardaigne.

F. 10: Elephantidae:

Mammuthus intermedius (JOURDAN, 1861): environ 330 restes au total selon PAUPE (1994-95). PAUPE *et al.* (ce volume) ont trouvé parmi de très nombreux débris inexploitablement environ 80 pièces étudiables (dont 25 molaires) correspondant à un minimum de 5 individus adultes et trois juvéniles.

P. PAUPE, C. GUÉRIN, B. LABE & F. ROUSSELIÈRES ont aussi attribué deux troisièmes molaires inférieures, non décomptées parmi les 5 adultes de *M. intermedius*, à *M. aff. primigenius*.

M. intermedius avait une taille semblable ou légèrement supérieure à celle de son probable descendant immédiat *M. primigenius*, soit une masse moyenne de 4 à 8 tonnes (CHRISTIANSEN, 2004). Tous deux mangeaient des herbes (graminées, cypéracées), des fougères et des mousses, des rameaux de saule, d'aulne, de bouleau, de mélèze et d'autres conifères ; on estime qu'un grand mâle adulte consommait deux à trois cent kilos de nourriture par jour. Ils vivaient en grands troupeaux dans des paysages de steppe et de prairie avec des bouquets d'arbres et des fourrés de buissons.

F. 11: Rhinocerotidae

Ils ont été étudiés par C. GUÉRIN (ce volume).

Coelodonta antiquitatis praecursor GUÉRIN, 1980: 225 restes étudiables correspondant à un minimum de cinq individus adultes, et quatre juvéniles. Cette sous-espèce de rhinocéros « laineux » est caractéristique de la zone MNQ 24 et présente donc un grand intérêt biostratigraphique, voir infra, paragraphe V.

Le rhinocéros «laineux», hypsodonte, pesant jusqu'à deux tonnes et plus, vivait préférentiellement dans la steppe froide avec bouquets d'arbres, mais pouvait aussi se trouver dans des habitats différents, moins ouverts. Son régime alimentaire était assez analogue à celui du mammoth.

F. 12: Equidae :

Ils ont été décrits par N. BOULBES (ce volume), et leur étude démographique a été réalisée par P. FERNANDEZ & N. BOULBES (ce volume).

Equus achenheimensis NOBIS, 1971 : environ 600 restes étudiables correspondant à 21 individus.

Equus achenheimensis, dont se rapproche beaucoup le cheval de Romain-la-Roche (BOULBES, ce volume), est un caballin de type III de grande taille (EISENMANN, 1991). C'est une espèce voisine de *Equus mosbachensis*, elle est définie dans les loess anciens inférieurs d'Achenheim, et est peut-être présente à La Fage-aven I et à Paglicci-Riparo. Les chevaux des grands sites «hoxniens» d'Angleterre (Clacton, Grays, Swanscombe) peuvent être rapprochés à la fois de *E. mosbachensis* et de *E. achenheimensis*. EISENMANN (2003) attribuant à *E. mosbachensis* un poids moyen de 740 kg, on peut donc retenir pour *E. achenheimensis* une masse un peu inférieure à 700 kg; N. BOULBES l'estime de son côté proche de 500 kg. Comme pour tous ses congénères, son habitat était très ouvert.

F. 13: Cervidae :

Les 781 restes exploitables ont été étudiés par P. AUGUSTE (ce volume).

Cervus elaphus LINNÉ, 1758 : 411 restes correspondant à 12 individus des deux sexes, dont 7 adultes. Le cerf élaphe, dont les grands mâles peuvent dépasser 400 kg, habite essentiellement les forêts de feuillus et de résineux, en plaine et en montagne. Il se nourrit de feuilles d'arbres et de buissons, de jeunes pousses, de jeunes écorces, de fruits tels que les glands, les châtaignes et les faines. Il préfère les climats tempérés, mais supporte des températures basses. L'élaphe de Romain-la-Roche est de grande taille.

Capreolus capreolus (LINNÉ, 1758) : 2 restes correspondant à un seul individu adulte. SEMPÉRÉ *et al.* (1996), qui ne distinguent pas de sous-espèces actuelles, attribuent au chevreuil une masse moyenne de 23,7 à 32 kg. *Capreolus* vit dans divers types de forêts en plaine et en montagne, particulièrement dans les bois peu étendus aux lisières découpées et possédant des clairières.

Rangifer tarandus LINNÉ, 1758 : 368 restes correspondant à 20 individus dont 10 adultes des deux sexes. Actuellement la masse moyenne est 250 kg pour un mâle de renne de forêt, et 125 kg pour une femelle; pour un renne de toundra ces valeurs deviennent 150 et 90 kg (GEIST, 1999). Le renne vit dans la toundra et dans les bois de conifères. Les rennes actuels effectuent d'importantes migrations saisonnières entre la forêt et la toundra. Le renne de Romain-la-Roche est grand et très robuste.

F. 14: Bovidae

1579 restes ont été dénombrés par C. VERCOUTÈRE & C. GUÉRIN (ce volume).

Bison priscus priscus (BOJANUS, 1827) : 46 restes déterminables correspondant à 7 à 11 individus adultes.

L'habitat de l'espèce était typiquement la steppe. Les spécimens de Romain-la-Roche sont particulièrement puissants, leur masse dépassait facilement la tonne. La sous-espèce apparaît au Pléistocène moyen (zone MNQ 23) et dure jusqu'au début du Pléistocène supérieur, en zone MNQ 25.

Bos primigenius BOJANUS, 1827 : 32 restes déterminables correspondant à 6 à 11 spécimens adultes.

L'aurochs habitait préférentiellement la prairie-parc boisée. Ceux de Romain-la-Roche atteignaient une très grande taille, leur poids devait dépasser la tonne. L'espèce est connue depuis le début du Pléistocène moyen.

Rupicapra rupicapra (LINNÉ, 1758) : 1 reste.

Le poids moyen d'un chamois mâle est de 40 kg, celui d'une femelle de 30 kg. Le chamois habite les rochers et versants abrupts en moyenne montagne, mais se réfugie en forêt l'hiver. Il apparaît en Europe occidentale au cours de l'avant-dernière glaciation.

V. ANALYSE BIOSTRATIGRAPHIQUE

Elle concerne essentiellement les fossiles recueillis dans les couches VI-VII et VIII, et se fonde sur les mammifères (GUÉRIN 1980, 1982, 1988, 1998, 2007).

La plupart des espèces de grands mammifères présentes à Romain-la-Roche sont apparues au cours du Pléistocène moyen, et même dans la dernière partie de cette période (*Canis lupus*, *Vulpes vulpes*, *Alopex lagopus*, *Ursus spelaeus*, *U. arctos*, *Mustela nivalis*, *M. putorius*, *Gulo gulo spelaeus*, *Meles meles*, *Coelodonta antiquitatis*, *Cervus elaphus* sous sa forme-type, *Capreolus capreolus*, *Bison priscus*, *Rupicapra rupicapra*). L'ensemble constitué par les couches VI à VIII ne saurait donc être plus ancien que la zone MNQ 24, correspondant grosso modo à l'avant-dernière glaciation (complexe rissien).

Plusieurs de ces espèces se présentent sous une forme caractéristique de la fin du Pléistocène moyen, qui sera remplacée au Pléistocène supérieur par une sous-espèce ou une espèce différente, appartenant à la même lignée mais plus évoluée. C'est notamment le cas de *Coelodonta antiquitatis praecursor*, *Equus achenheimensis*, *Bison priscus priscus*, *Mammuthus intermedius*. L'ensemble constitué par les couches VI à VIII ne peut donc être plus récent que l'extrême fin du Pléistocène moyen (fin de la zone MNQ 24, début du MIS 6), ou, bien moins probablement, que le tout début du Pléistocène supérieur (début du dernier interglaciaire, base de la zone MNQ 25, MIS 5.5).

Ce résultat est en accord avec les datations absolues réalisées récemment en combinant les méthodes ESR /

U-Th, qui donnent $159\,000 \pm 10\,000$ à $165\,000 \pm 9\,000$ ans pour les couches VI-VII et VIII (BAHAIN *et al.*, ce volume). Ces dates correspondent d'ailleurs avec la datation de $150\,000 \pm 18\,000$ ans obtenue il y a quelques années par la méthode uranium/thorium sur un fragment osseux de la couche VI-VIIc 3 (PAUPE, 1997).

Toutes les familles de carnivores et tous les ongulés, Equidae, Rhinocerotidae, Cervidae, Bovidae et Elephantidae conduisent à la même interprétation biostratigraphique, qui est confortée par les datations ESR/Uranium-Thorium. En revanche les rongeurs indiquent un âge nettement plus récent, correspondant à l'extrême fin du MIS 5 et au MIS 4 (JEANNET, ce volume); rien dans l'état actuel de nos connaissances ne permet d'expliquer une telle distorsion.

VI. ANALYSE PALÉOÉCOLOGIQUE DE LA FAUNE

Nous l'avons réalisée selon deux points de vue, autécologique puis synécologique.

Etude autécologique de l'association de mammifères

Les espèces de grands mammifères dominantes sont dans l'ordre décroissant, pour les phytophages, *Bison priscus priscus*, *Bos primigenius*, *Cervus elaphus*, *Equus cf. achenheimensis*, *Rangifer tarandus*, *Mammuthus intermedius* et *Coelodonta antiquitatis praecursor*; les principaux carnivores sont dans l'ordre décroissant d'abondance *Canis lupus*, *Ursus spelaeus*, *Panthera spelaea* et *Vulpes vulpes*. Ces espèces correspondent à des environnements majoritairement steppiques (notamment le cheval, le rhinocéros laineux, le bison, les mammoths), certaines toutefois étant forestières (le cerf, l'ours brun, la plupart des Mustelidae) et d'autres mixtes (l'aurochs, le renne, l'ours des cavernes, le loup). La juxtaposition de leurs exigences indique qu'à Romain-la-Roche l'environnement était essentiellement ouvert, mais avec quelques zones boisées.

Analyse synécologique de la communauté des mammifères

La présente analyse concerne les mammifères recueillis dans les couches VI à VIII. Elle est établie à partir des diagrammes dits de Fleming-Andrews (ANDREWS *et al.*, 1979) modifiés selon C. GUÉRIN & M. FAURE (1987). Rappelons qu'on peut ainsi caractériser la paléoécologie d'un gisement à partir de quatre histogrammes dont les classes, représentées chacune en pourcentage, se définissent de la façon suivante :

- histogramme taxonomique, à 8 classes : R = Rongeurs ; I = Insectivores ; Pri = Primates ; Ar = Artiodactyles ; C = Carnivores ; Per = Perissodactyles ; Pro = Proboscidiens ; A = Autres Ordres.
- histogramme des masses, qui compte 7 classes : AB (moins de 1 kg : insectivores, petits rongeurs,

petits mustélidés) ; C (1 à 10 kg : lagomorphes, divers mustélidés, petits félins) ; D (10 à 50 kg : gros mustélidés, petits canidés, petits ruminants) ; E (50 à 100 kg : petits cervidés et petits bovidés, grands canidés) ; F (100 à 200 kg : nombreux cervidés, suidés, grands félins) ; G (200 à 1000 kg : la plupart des équidés, les très grands cervidés, les grands bovidés, les ursidés) ; H (plus de 1000 kg : proboscidiens, rhinocérotidés).

- histogramme des adaptations alimentaires, qui comporte 6 classes : En = entomophages (surtout insectivores et chéiroptères) ; FG = frugivores et granivores (nombreux rongeurs, certains primates) ; HB = herbivores brachyodontes (cervidés, tragulidés, certains rongeurs, mastodontes, tapirs, nombreux rhinocérotidés, hippopotamidés) ; HH = herbivores hypsodontes (équidés, bovidés, léporidés, nombreux éléphantidés, certains rhinocérotidés, divers rongeurs) ; Z = carnassiers ou zoophages (la plupart des carnivores) ; O = omnivores (ursidés, suidés, certains mustélidés, certains primates, quelques rongeurs).
- histogramme des adaptations locomotrices, pour lequel nous avons retenu 6 classes dont la première comporte 3 sous-classes : GT pour les grands mammifères terrestres, subdivisée en f (forestiers), u (ubiquistes) et c (coureurs) ; PT pour les petits mammifères terrestres (lagomorphes, nombreux rongeurs et insectivores, petits mustélidés ; beaucoup d'espèces incluses dans cette classe passent une bonne part de leur vie sous terre, d'autres grimpent facilement aux arbres, mais ces modes de vie ne se traduisent pas par des modifications de l'anatomie osseuse) ; Gr-Ar pour les grimpeurs et arboricoles (comme le loir, l'écureuil des arbres, la martre...) ; Aq pour les aquatiques (les loutres, certains insectivores, quelques rongeurs, quelques ongulés notamment les hippopotamidés) ; Ae (aériens : essentiellement les chéiroptères) ; Fo pour les fousseurs (certains rongeurs et insectivores).

Les diagrammes donnés Fig. 1 permettent des observations intéressantes : ils mettent en évidence une dominance des rongeurs (34,6 % des espèces), des formes de moins de 1 kg (51,9 %), des petits terrestres (51,9 %) ainsi que des grands terrestres toutes sous-catégories confondues (42,2 %) ; les carnivores (28,8 %), les entomophages (11,5 %), les omnivores (9,6 %) occupent une place importante ; il y a peu de fousseurs et de grimpeurs/arboricoles, les proboscidiens sont réduits à deux espèces, les chéiroptères et les aquatiques sont pratiquement ou totalement absents. Les herbivores hypsodontes (23,1 %) sont quatre fois plus nombreux que les brachyodontes. Les grands terrestres ubiquistes et coureurs sont plus de trois fois plus nombreux (32,8 %) que les grands terrestres forestiers.

La rareté des primates, des proboscidiens et des

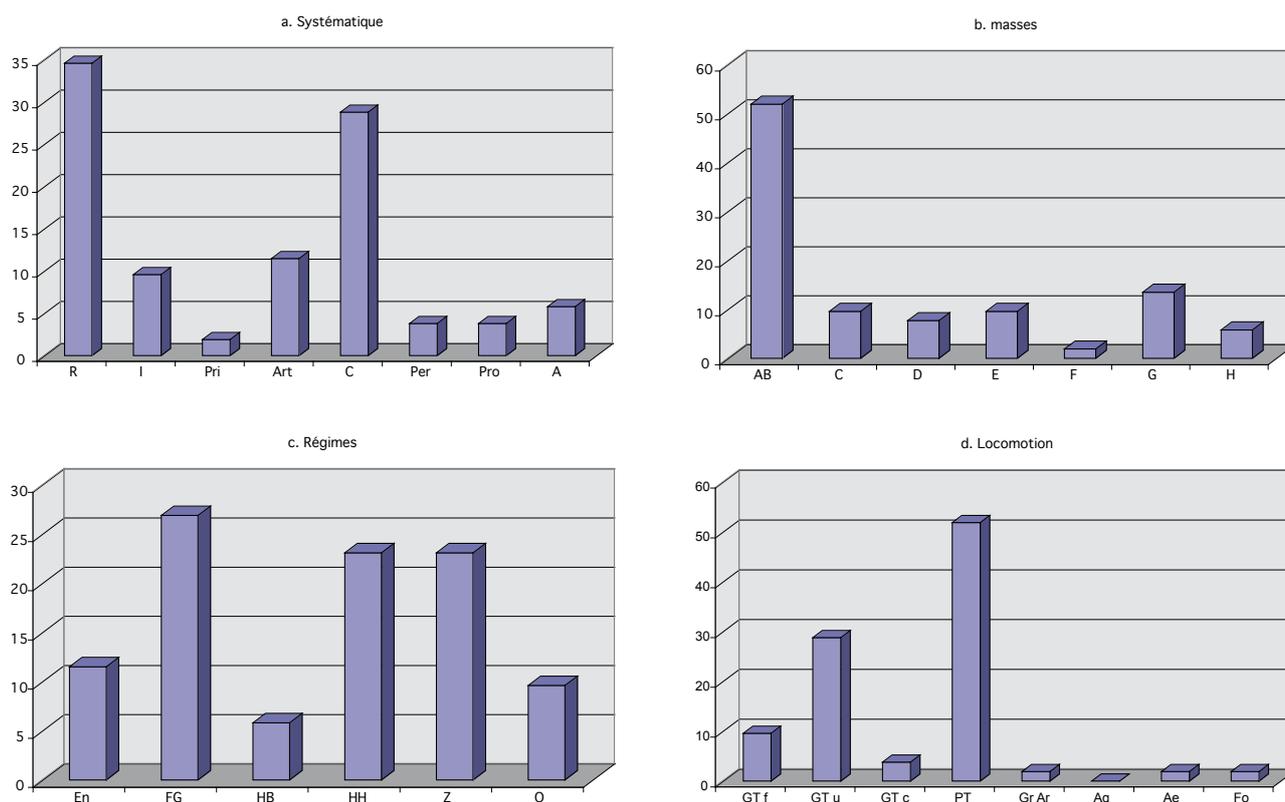


Fig. 1: Histogrammes écologiques de la communauté mammalienne du gisement pléistocène moyen récent de Romain-la-Roche.
 a: histogramme taxonomique
 b: histogramme des masses
 c: histogramme des régimes alimentaires
 d: histogramme des adaptations locomotrices
 Les catégories sont celles du Tableau 1. Voir les explications dans le texte.

grimpeurs/arboricoles, l'irrégularité des catégories de masse comprises entre 1 et 200 kg et l'importance des grands terrestres ubiquistes (28,8%) semblent une constante observable dans la plupart des gisements du Pléistocène moyen et supérieur d'Europe occidentale. Ces caractères et quelques autres correspondent assez bien à ce qu'on connaît de la province atlantique de l'empire biogéographique holarctique à la fin du Pléistocène moyen et au Pléistocène supérieur (GUÉRIN et coll., 2002).

Il découle de ces diagrammes que le milieu était essentiellement ouvert, à dominante steppique nette, avec aussi quelques secteurs boisés de moindre importance. Le climat était relativement sec, la température était fraîche mais pas particulièrement froide, l'enneigement devait être relativement limité. Il n'y avait pas de cours d'eau important à proximité.

Pour JEANNET (ce volume) les micromammifères montrent que tous les paramètres écologiques convergent pour indiquer un refroidissement entre la base et le sommet du remplissage. Les niveaux inférieurs sont déjà très froids même pour une région continentale comme la

Franche-Comté. Les conditions climatiques sont celles de phases périglaciaires extrêmes. L'enneigement persiste durant près de cinq mois par an et l'air devient plus sec quand le froid s'intensifie. Tout concorde pour inclure cette séquence dans le Pléniglaciaire ancien. Comme en matière de biostratigraphie il y a distorsion entre ces résultats et ceux donnés pour les grands mammifères des couches VI à VIII, qui indiquent des conditions moins rudes. Une ébauche d'explication pourrait résider dans la plus grande subordination des micromammifères à des microclimats auxquels les grands mammifères sont peu sensibles.

VII. COMPARAISON AVEC LES GISEMENTS EUROPÉENS PROCHES DE LA FIN DU PLÉISTOCÈNE MOYEN

Si l'ensemble des phytophages et la guildes des carnivores de Romain-la-Roche comprennent à peu près toutes les espèces connues en Europe occidentale à la même époque, à l'exception, pour les carnivores, du lynx, et si les rongeurs sont très diversifiés, on constate des absences

Tableau 1 : Caractérisation écologique de la communauté mammalienne du gisement pléistocène moyen récent de Romain-la-Roche.

Espèces	systématique	masse	alimentation	locomotion
<i>Talpa europaea</i>	I	AB	En	Fo
<i>Sorex araneus</i>	I	AB	En	PT
<i>S. minutus</i>	I	AB	En	PT
<i>S. minutissimus</i>	I	AB	En	PT
<i>Neomys fodiens</i>	I	AB	En	PT
<i>Chéiroptère indét</i>	A	AB	En	Ae
<i>Microtus arvalis</i>	R	AB	FG	PT
<i>M. agrestis</i>	R	AB	FG	PT
<i>M. gregalis</i>	R	AB	FG	PT
<i>M. oeconomus</i>	R	AB	FG	PT
<i>M. malei</i>	R	AB	FG	PT
<i>M. multiplex</i>	R	AB	FG	PT
<i>M. subterraneus</i>	R	AB	FG	PT
<i>M. savii</i>	R	AB	FG	PT
<i>M. nivalis</i>	R	AB	FG	PT
<i>Clethrionomys glareolus</i>	R	AB	FG	PT
<i>Lemmus cf. lemmus</i>	R	AB	HH	PT
<i>Dicrostonyx torquatus</i>	R	AB	HH	PT
<i>Arvicola terrestris</i>	R	AB	FG	PT
<i>Cricetus cricetus</i>	R	AB	HH	PT
<i>Sicista subtilis</i>	R	AB	FG	PT
<i>Apodemus sylvaticus</i>	R	AB	FG	PT
<i>A. microps</i>	R	AB	FG	PT
<i>Eliomys quercinus</i>	R	AB	O	Gr/Ar
<i>Canis lupus</i>	C	E	Z	GT u
<i>Cuon alpinus europaeus</i>	C	D	Z	GT u
<i>Vulpes vulpes</i>	C	D	Z	GT u
<i>Alopex lagopus</i>	C	C	Z	GT u
<i>Ursus spelaeus</i>	C	G	O	GT f
<i>Ursus arctos</i>	C	G	O	GT f
<i>Felis silvestris</i>	C	C	Z	PT
<i>Panthera pardus</i>	C	E	Z	GT u
<i>Panthera spelaea</i>	C	G	Z	GT u
<i>Crocuta spelaea</i>	C	E	Z	GT u
<i>Mustela nivalis</i>	C	AB	Z	PT
<i>Mustela erminea</i>	C	AB	Z	PT
<i>Mustela cf. putorius</i>	C	AB	Z	PT
<i>Gulo gulo</i>	C	D	Z	GT f
<i>Meles meles</i>	C	C	O	GT u
<i>Mammuthus intermedius</i>	Pro	H	HH	GT u
<i>Mammuthus primigenius</i>	Pro	H	HH	GT u
<i>Coelodonta antiquitatis praecursor</i>	Per	H	HH	GT u
<i>Equus cf. achenheimensis</i>	Per	G	HH	GT c
<i>Cervus elaphus</i>	Ar	G	HB	GT f
<i>Capreolus capreolus</i>	Ar	D	HB	GT f
<i>Rangifer tarandus</i>	Ar	F	HB	GT u
<i>Bison priscus priscus</i>	Ar	G	HH	GT u
<i>Bos primigenius</i>	Ar	G	HH	GT u
<i>Rupicapra rupicapra</i>	Ar	E	HH	GT c
<i>Homo neanderthalensis</i>	Pri	E	O	GT u
<i>Lepus cf. timidus</i>	A	C	HH	PT
<i>Lepus cf. europaeus</i>	A	C	HH	PT

surprenantes parmi les «non-carnivores», comme celle du sanglier, des très grands cervidés (élan, mégacéros), du petit équidé *Equus hydruntinus* et des très gros rongeurs (castor), ainsi que l'extrême rareté, car ils ne sont représentés que par un seul reste pour chaque catégorie, des chéiroptères et des petits bovidés (chamois, seul petit bovidé attesté, alors que le bouquetin est absent). La quasi-absence des chéiroptères est probablement due au fait que ceux-ci n'habitaient pas dans l'aven; les autres absences ne peuvent pas être expliquées dans l'état actuel de nos connaissances.

Des gisements d'âge assez voisin de celui de Romain-la-Roche sont connus en Europe, comme Achenheim-niveaux anciens, le Bau de l'Aubesier, Châtillon-Saint-Jean, le Lazaret ensemble C, Tourville-la-Rivière pour la France, ou Ehringsdorf niveau basal et Taubach pour l'Allemagne, ils ont en général livré une faune assez semblable. Un petit nombre d'entre eux seulement, comme La Fage et Biache-Saint-Vaast, a fait l'objet jusqu'à présent d'une étude synécologique.

Comparés avec les histogrammes écologiques de La Fage en Corrèze (GUÉRIN, 1999), ceux de Romain-la-Roche en sont proches pour les masses et les adaptations locomotrices (bien qu'il y ait beaucoup d'aériens à La Fage); en revanche l'histogramme taxonomique et celui des régimes alimentaires sont différents, avec à La Fage moins de carnivores, beaucoup moins de frugivores/granivores, bien plus d'aériens, moins de zoophages et un rapport HB/HH inversé. Le milieu était donc nettement plus boisé à La Fage qu'à Romain-la-Roche. L'âge de La Fage est compris entre 301 000 et 242 000 ans (MOURER-CHAUVIRÉ *et al.*, 2003). Il convient aussi de rappeler que Romain-la-Roche est géographiquement bien plus proche des grandes plaines de l'Europe du Nord que La Fage, ce qui peut aussi expliquer la différence entre les faunes de ces deux sites.

AUGUSTE (1995, fig. 6) a publié les histogrammes écologiques de Biache-Saint-Vaast dans le Pas-de-Calais, site dont l'âge est d'environ 200 000 ans. A Biache l'histogramme taxonomique n'est pas très différent de celui de Romain-la-Roche bien qu'il y ait moins de rongeurs, un nombre bien plus élevé de périssodactyles (il y en a autant que d'artiodactyles) et aucun membre de la catégorie systématique A (lagomorphes et chéiroptères sont totalement absents). L'histogramme des masses diffère quelque peu par la moindre abondance des petits mammifères et le plus grand nombre des très grandes espèces (catégories G et H). Du point de vue trophique il y a moins de zoophages et moins d'herbivores hypsodontes à Biache, mais le rapport HB/HH est à peu près le même qu'à Romain-la-Roche. Enfin l'histogramme des adaptations locomotrices est très différent à Biache avec une dominance moins écrasante des petits terrestres (PT) mais beaucoup plus de grands terrestres forestiers (GT f). AUGUSTE (1995) considère que le paléoenvironnement de Biache-Saint-Vaast correspondait à une forêt ouverte assez humide sous un climat peu froid. Le milieu était

bien plus boisé qu'à Romain-la-Roche. On remarquera au passage que contrairement à Romain-la-Roche et à La Fage, qui sont deux sites karstiques, Biache-Saint-Vaast est un site de plein air, ce qui entraîne un déficit en insectivores, rongeurs, chéiroptères et lagomorphes, donc en petits terrestres, grimpeurs/arborigènes, frugivores/granivores, aquatiques et aériens.

VIII. L'INDUSTRIE LITHIQUE RECUEILLIE DANS L'AVEN DE ROMAIN-LA-ROCHE

Homo neanderthalensis KING, 1864 n'est attesté à Romain-la-Roche que par son outillage lithique (PAUPE & THÉVENIN, 1989; DETREY & AFFOLTER, ce volume). Plus de 600 artefacts lithiques, essentiellement en silex, grès et quartzite, plus quelques-uns en calcaire, ont été recueillis dans les couches III, V, VII-VIII et IX à Romain-la-Roche; la très grande majorité des silex est d'origine locale, quelques-uns proviennent de la région de Dôle, les grès et quartzites des Vosges.

570 de ces artefacts ont été trouvés dans la couche V, ce sont pour 544 d'entre eux des produits de débitage dont 84 éclats divers, 13 outils, 3 nucléus et 450 esquilles, débris et petits éclats de moins de 2 cm, il y a aussi quelques galets. Cette couche V est remarquablement pauvre en faune, réduite à quelques dents le plus souvent incomplètes de cervidés, ursidés et canidés, et à 40 dents de rongeurs; plus de 90 % des fossiles qu'elle a livrés sont des petits fragments osseux indéterminables. Des traces de combustion sur des restes osseux ont été relevées dans cette même couche V. PAUPE *et al.* (1992) avaient interprété cette couche comme un niveau d'occupation(s) humaine(s).

Les autres niveaux sont beaucoup plus pauvres en industrie lithique, avec seulement un seul artefact dans la couche III, 7 dans la couche VII, 49 dans la couche VIII (dont 42 produits de débitage) et 2 dans la couche IX.

La présence de cette industrie moustérienne pose le problème du statut ou de la fonction d'un tel gisement: il est très probable, sauf pour la couche V, qu'il a joué le rôle d'un site de récupérations occasionnelles.

Le site de Romain-la-Roche est donc un gisement essentiellement paléontologique, très peu anthropisé en dehors de la couche V, d'autant qu'aucun reste fossile ne présente de trace ou de marque d'origine anthropique.

IX. GENÈSE DU GISEMENT

Bien qu'à la très riche faune de Romain-la-Roche soient associés quelques artefacts moustériens il ne semble pas que l'Homme soit pour quelque chose dans l'accumulation des restes de grands mammifères dans l'aven de Romain-la-Roche, ce que confirme l'absence de traces à la surface des os que nous avons évoquée plus haut. Tout semble indiquer que ce gisement s'est pour l'essentiel constitué en tant qu'aven-piège.

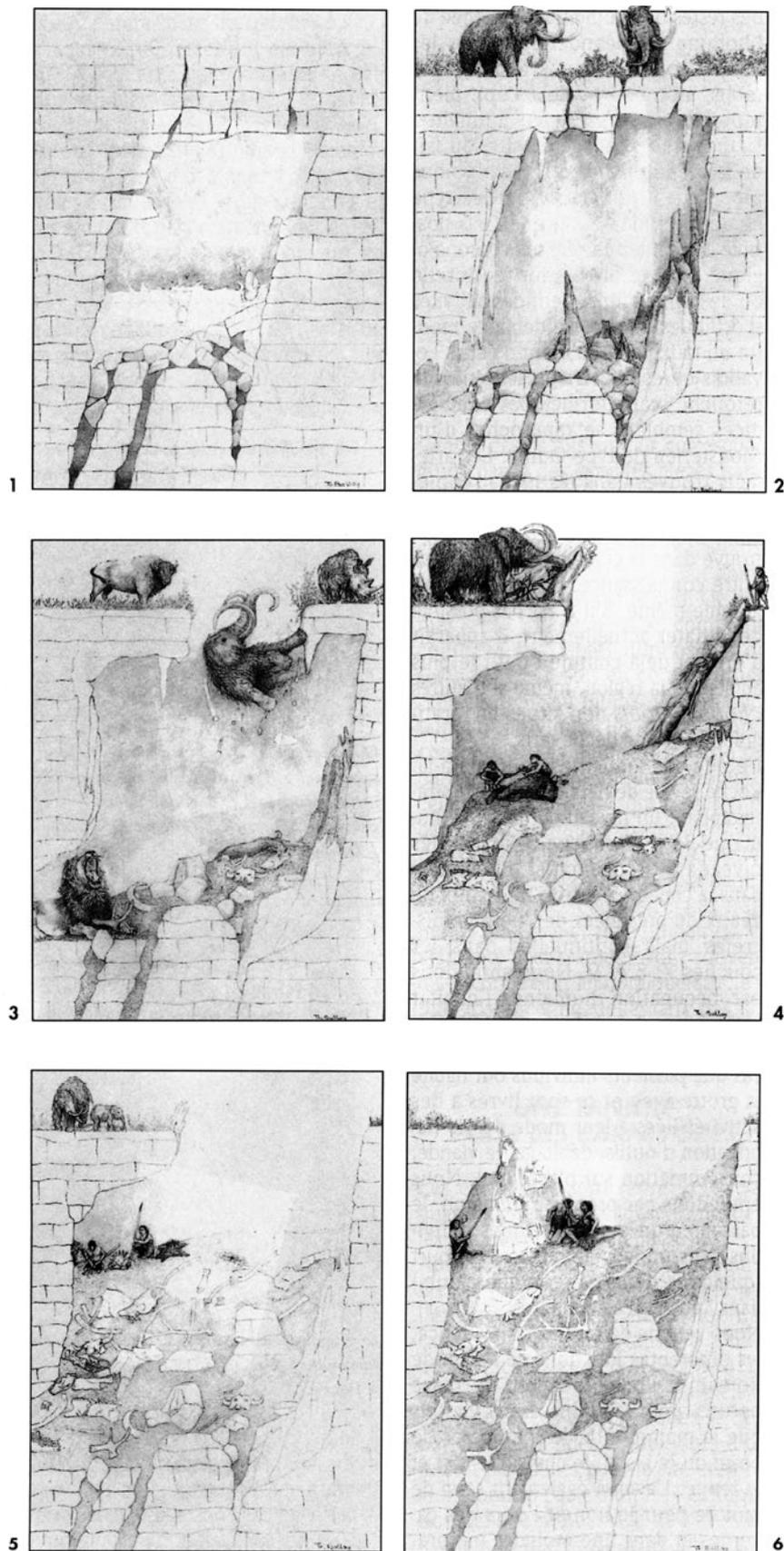


Fig. 2: Évolution du système karstique de Romain-la-Roche et genèse du site, d'après un dessin de T. BALLAY publié par P. PAUPE (1995) puis T. MALVESY (2008).

Un dessin de T. BALLAY publié par P. PAUPE (1995) et repris en 2008 dans le guide de la galerie d'Histoire naturelle du Muséum George Cuvier (MALVESY, 2008), que nous redonnons Fig. 2, résume bien l'évolution du système karstique de Romain-la-Roche. A partir du moment où l'effondrement partiel du plafond d'une cavité préexistante crée l'ouverture de l'aven, celui-ci va se remplir par cette ouverture, sous laquelle s'installe un cône d'éboulis dont le volume s'accroît progressivement. Le cône est constitué de sédiments détritiques emballant des blocs tombés des parois et du plafond, des restes d'animaux tombés dans l'aven et des pelotes de régurgitation des rapaces nocturnes nichant dans les anfractuosités proches de l'ouverture. L'épaisseur de ce remplissage, en augmentant, réduit la profondeur de l'aven et la déclivité du cône d'éboulis, il vient un moment où le cône est accessible aux charognards et à l'Homme qui sont attirés par les carcasses des grands animaux tombés. L'étape suivante est la disparition progressive de l'aven-piège qui achève de se remplir et dont l'ouverture a continué à s'agrandir jusqu'aux limites de la cavité.

De nombreux éléments de squelettes de grands mammifères sont en connexion, ce qui montre que ces squelettes n'ont pas subi de transport autre que de brefs glissements sur les pentes du cône d'éboulis. Cette observation milite sérieusement en faveur de l'hypothèse de l'aven-piège.

X. CONCLUSION

Romain-la-Roche est un aven-piège ayant fonctionné à la fin de l'avant-dernière glaciation et peut-être aussi pendant le dernier interglaciaire. L'Homme de Néanderthal dont la présence est attestée par quelques artefacts moustériens qui ne sont nombreux que dans la couche V, par ailleurs pauvre en faune, n'est pour rien dans la genèse du site.

Romain-la-Roche a livré des gastéropodes indéterminés, deux espèces de poissons, une d'amphibien, deux de reptiles, au moins 13 espèces d'oiseaux et 52 espèces de mammifères (plus de 10 000 restes déterminables). Les espèces présentes dans les couches VI-VII et VIII sont pour 34,6 % d'entre elles des rongeurs (3975 restes), 9,6 % des insectivores, 28,8 % des carnivores (3303 restes), 3,8 % des lagomorphes (127 restes dont 25 étudiables), 3,8 % des périssodactyles (626 restes), 11,5 % des artiodactyles (2360 restes) et 3,8 % des proboscidiens (plus de 300 restes dont 80 étudiables).

Dans la liste faunique de Romain-la-Roche les espèces dominantes de grands mammifères sont dans l'ordre décroissant les grands bovidés *Bison priscus priscus* et *Bos primigenius*, les cervidés *Cervus elaphus* et *Rangifer tarandus*, le cheval *Equus* cf. *achenheimensis*, et dans une moindre mesure le rhinocéros laineux *Coelodonta antiquitatis praecursor* et le mammoth *Mammuthus*

intermedius; elles sont représentées par de véritables populations. Les carnivores dominants sont le loup *Canis lupus*, l'ours des cavernes *Ursus spelaeus*, le lion des cavernes *Panthera spelaea* et le renard roux *Vulpes vulpes*. Les micromammifères les plus abondants sont pour les rongeurs *Microtus arvalis*, *M. agrestis*, *M. gregalis* et *Arvicola terrestris*, et pour les insectivores *Sorex araneus*; les chéiroptères sont pratiquement absents. Il existe à Romain-la-Roche des formes de grands mammifères peu fréquentes dans les sites français dont l'âge est proche de la transition Pléistocène moyen/Pléistocène supérieur tels le dhole *Cuon alpinus europaeus*, la panthère *Panthera pardus*, le chat sauvage *Felis silvestris*, sans doute aussi le glouton *Gulo gulo*. Il en est de même pour *Coelodonta antiquitatis praecursor*, *Equus achenheimensis*, *Mammuthus intermedius*, qui sont représentés ici par un matériel abondant qui accroît sensiblement nos connaissances à leur sujet.

On trouve enfin à Romain-la-Roche des associations de mammifères peu habituelles comme les deux espèces de mammoths, le bison et l'aurochs, l'ours des cavernes et l'ours brun, le renard roux et le renard polaire, et probablement le lièvre européen et le lièvre variable. Pratiquement toutes les espèces de grands mammifères connues à l'époque en Europe occidentale sont présentes dans le gisement à l'exception notable du lynx, du sanglier, des très grands cervidés (mégacéros, élan), du bouquetin et du petit équidé *Equus hydruntinus*.

La faune de Romain-la-Roche constitue donc un ensemble très riche pour une période (extrême fin du Pléistocène moyen) où les gisements paléontologiques sont peu nombreux en Europe. Romain-la-Roche est donc un site de référence pour la fin de la zone MNQ 24 (fin de l'avant-dernière glaciation) en Europe occidentale.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANDREWS, P., J.M. LORD & E.M. NESBIT EVANS (1979) - Patterns of ecological diversity in fossil and modern mammalian faunas. *Biological Journal of the Linnean Society*, 11 : 177-205.
- ARCHÉOFAUNE COMTOISE (2010) - Historique des fouilles de Romain-la-Roche. In : GUÉRIN, C. & Th. MALVESY, L'aven pléistocène moyen final de Romain-la-Roche (Doubs, France). *Revue de Paléobiologie*, 29 (2) : 435-446
- ARGANT, A. (2010) - Les Carnivores (Canidae, Felidae et Ursidae) de Romain-la-Roche (Doubs, France). In : GUÉRIN, C. & Th. MALVESY, L'aven pléistocène moyen final de Romain-la-Roche (Doubs, France). *Revue de Paléobiologie*, 29 (2) : 495-601.
- ARGANT, J. (2010) - Palynologie des coprolithes de hyène de Romain-la-Roche (Doubs) : apport paléoenvironnemental. In : GUÉRIN, C. & Th. MALVESY, L'aven pléistocène moyen final de Romain-la-Roche (Doubs, France). *Revue de Paléobiologie*, 29 (2) : 473-476.
- AUDET A.M., C.B. ROBBINS & S. LARIVIÈRE (2002) - *Alopex lagopus*. *Mammalian Species*, 713 : 1-10.
- AUGUSTE, P. (1995) - De la taphocénose à la paléobiocénose :

- reconstitution des paléo-environnements pléistocènes de la France septentrionale à l'aide des mammifères. *Geobios*, M.S. 18: 9-16.
- AUGUSTE, P. (2010) - Les Cervidae (Mammalia, Cetartiodactyla) du gisement pléistocène moyen final de l'Aven de Romain-la-Roche (Doubs, France). In: GUÉRIN, C. & Th. MALVESY, L'aven pléistocène moyen final de Romain-la-Roche (Doubs, France). *Revue de Paléobiologie*, 29 (2): 619-653.
- BAHAIN, J.J., QINGFENG SHAO, C. FALGUÈRES & T. GARCIA (2010) - Datation par résonance de spin électronique et uranium-thorium (ESR/U-Th) des restes paléontologiques provenant du site de Romain-la-Roche (Doubs, France). In: GUÉRIN, C. & Th. MALVESY, L'aven pléistocène moyen final de Romain-la-Roche (Doubs, France). *Revue de Paléobiologie*, 29 (2): 465-472.
- BAILLON, S. (2010) - Amphibiens et reptiles de la fin du Pléistocène moyen de l'aven de Romain-la-Roche (Doubs, France). In: GUÉRIN, C. & Th. MALVESY, L'aven pléistocène moyen final de Romain-la-Roche (Doubs, France). *Revue de Paléobiologie*, 29 (2): 855-858.
- BEHRENSMEYER, A.K. (1978) - Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology*, 4 (2): 150-162.
- BOULBES, N. (2010) - Le cheval de Romain-la-Roche - Contribution à la biochronologie d'*Equus ferus* (Mammalia, Perissodactyla) au Pléistocène moyen. In: GUÉRIN, C. & Th. MALVESY, L'aven pléistocène moyen final de Romain-la-Roche (Doubs, France). *Revue de Paléobiologie*, 29 (2): 747-770.
- CHRISTIANSEN, P. (1999) - What size were *Arctodus simus* and *Ursus spelaeus* (Carnivora: Ursidae)? *Annales Zoologici Fennici*, Helsinki, 36: 93-102.
- CHRISTIANSEN, P. (2004) - Body size in proboscidean, with notes on elephant metabolism. *Zoological Journal of the Linnean Society*, London 140: 523-549.
- COHEN, J.A. (1978) - *Cuon alpinus*. *Mammalian Species*, 100: 1-3.
- DETREY, J. & J. AFFOLTER. Analyse typo-technologique de l'industrie lithique. In: GUÉRIN, C. & Th. MALVESY, L'aven pléistocène moyen final de Romain-la-Roche (Doubs, France). *Revue de Paléobiologie*, 29 (2): 861-879.
- DURLET C., D. MOTTE, J. GAYET & T. MALVESY (2010) - Karsologie du gisement pléistocène de Romain (Doubs, France). In: GUÉRIN, C. & Th. MALVESY, L'aven pléistocène moyen final de Romain-la-Roche (Doubs, France). *Revue de Paléobiologie*, 29 (2): 447-464.
- EISENMANN, V. (1991) - Les chevaux quaternaires européens (Mammalia, Perissodactyla). Taille, typologie, biostratigraphie et taxonomie. *Geobios*, Lyon, 24 (6): 747-759.
- EISENMANN, V. (2003) - Gigantic Horses. *Advances in Vertebrate Paleontology «Hen to Panta»*, Bucharest 2003: 31-40.
- FERNANDEZ, P. & N. BOULBES (2010) - Analyse démographique des cohortes du cheval pléistocène moyen de Romain-la-Roche (Doubs, France). In: GUÉRIN, C. & Th. MALVESY, L'aven pléistocène moyen final de Romain-la-Roche (Doubs, France). *Revue de Paléobiologie*, 29 (2): 771-801.
- FOSSE, P. & J.B. FOURVEL (2010) - Les mustélidés de Romain-la-Roche (Doubs, France). In: GUÉRIN, C. & Th. MALVESY, L'aven pléistocène moyen final de Romain-la-Roche (Doubs, France). *Revue de Paléobiologie*, 29 (2): 603-611.
- FOSSE, P. & J.B. FOURVEL (2010) - Les lagomorphes de Romain-la-Roche (Doubs, France). In: GUÉRIN, C. & Th. MALVESY, L'aven pléistocène moyen final de Romain-la-Roche (Doubs, France). *Revue de Paléobiologie*, 29 (2): 613-618.
- GEIST, V. (1999) - *Deer of the World. Their evolution, behaviour and ecology*. Swan Hill Press édit., Shrewsbury, 421 p.
- GOURICHON, L. (2010) - L'avifaune fossile de l'Aven de Romain-la-Roche (Doubs, France). In: GUÉRIN, C. & Th. MALVESY, L'aven pléistocène moyen final de Romain-la-Roche (Doubs, France). *Revue de Paléobiologie*, 29 (2): 827-853.
- 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.
- GUÉRIN, C. (1982) - Première biozonation du Pléistocène européen, principal résultat biostratigraphique de l'étude des Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur d'Europe occidentale. *Geobios*, Lyon, 15 (4): 593-598.
- GUÉRIN, C. & M. FAURE (1987) - Grands mammifères. In: J.C. MISKOVSKY et Coll., *Géologie de la préhistoire : méthodes, techniques, applications*. GéoPré édit., Maison de la géologie: 801-830.
- GUÉRIN, C. (1988) - Biozones or mammal Units? Methods and Limits in Biochronology. In: LINDSAY, E.H., FAHLBUSCH, V. & MEIN, P. (Eds.), *European Neogene Mammal Chronology*, Plenum Press (NATO Advanced Research Workshop, European Neogene Mammal Chronology, Munich, Mai 1988): 119-130.
- GUÉRIN, C. & M. PATOU-MATHIS (Eds.) (1996) - *Les grands mammifères plio-pléistocènes d'Europe*. Masson, Paris, 291 p.
- GUÉRIN, C. (1998) - Mammifères, datations et paléoenvironnements en Préhistoire. *Quaternaire*, 9 (4): 249-260.
- GUÉRIN, C. (1999) - La Fage-Aven I (Commune de Noailles), Middle Pleistocene, and Jaurens (Commune de Nespouls), Upper Pleistocene, a comparison of two palaeontological sites in Corrèze, France. In: The role of early humans in the accumulation of European lower and middle Paleolithic bone assemblages, Ergebnisse eines Kolloquiums «Die Rolle des Menschen in Faunenakkumulationen des Alt- und Mittelpaläolithikum Europas», Neuwied 1996), *Monographien des Römisch-Germanischen Zentralmuseums*, Mainz, 42: 21-39.
- GUÉRIN, C., avec la collaboration de R. BALLELIO, M. BEDEN, J. BOUVIER, M. FAURE, N. LOPEZ MARTINEZ, J.B. MALLIYÉ, C. MOURER-CHAUVIRÉ, P. MEIN, M. PHILIPPE, J.C. RAGE, A. VALLI & R. VILAIN (2002) - Conclusion générale sur la faune du Pléistocène supérieur de la grotte de Jaurens (commune de Nespouls, Corrèze, France). *Cahiers scientifiques du Muséum d'histoire naturelle de Lyon*, 1: 54-65.
- GUÉRIN, C. (2007) - Biozonation continentale du Plio-Pléistocène d'Europe et d'Asie occidentale par les mammifères: état de la question et incidence sur les limites Tertiaire/Quaternaire et Plio/Pléistocène. *Quaternaire*, Paris, 18 (1): 23-33.
- GUÉRIN, C. (2010) - *Coelodonta antiquitatis praecursor* (Rhinocerotidae) du Pléistocène moyen final de l'Aven de Romain-la-Roche (Doubs, France). In: GUÉRIN, C. & Th. MALVESY, L'aven pléistocène moyen final de Romain-la-

- Roche (Doubs, France). *Revue de Paléobiologie*, 29 (2): 697-746.
- HAINARD, R. (1988) - *Mammifères sauvages d'Europe*, 4^e édition, t. II. Delachaux & Niestlé, Neuchâtel: 347 p.
- JEANNET, M. (2010) - Aven de Romain-la-Roche (Doubs). Paléoécologie et biostratigraphie selon les microvertébrés. In: GUÉRIN, C. & Th. MALVESY, L'aven pléistocène moyen final de Romain-la-Roche (Doubs, France). *Revue de Paléobiologie*, 29 (2): 477-493.
- LARIVIÈRE S. & M. PASITSCHNIK-ARTS (1996) - *Vulpes vulpes*. *Mammalian Species*, 537: 1-11.
- LE GALL, O. (2010) - Les poissons de l'aven de Romain-la-Roche (Doubs, France). In: GUÉRIN, C. & Th. MALVESY, L'aven pléistocène moyen final de Romain-la-Roche (Doubs, France). *Revue de Paléobiologie*, 29 (2): 859-860.
- MALLYE, J.B. & C. GUÉRIN (2002) - Le gisement pléistocène supérieur de la grotte de Jaurens à Nespouls, Corrèze, France: les Mustelidae (Mammalia, Carnivora). *Cahiers scientifiques du Muséum d'histoire naturelle de Lyon*, fasc. 1: 15-53.
- MALVESY, T. (2008) (sous le direction de) - Muséum Georges Cuvier, Guide de la galerie d'Histoire naturelle, 96 p.
- MECH, L.D. (1974). *Canis lupus*. *Mammalian Species*, 37: 1-6.
- MOURER-CHAUVIRÉ, C., M. PHILIPPE, Y. QUINIF, J. CHALINE., E. DEBARD, C. GUÉRIN & M. HUGUENEY (2003) - Position of the palaeontological site Aven I des Abîmes de La Fage, at Noailles (Corrèze, France), in the European Pleistocene chronology. *Boreas*, Aarhus, 32: 521-531.
- PASITSCHNIK-ARTS, M. (1993) - *Ursus arctos*. *Mammalian Species*, 439: 1-10.
- PAUPE, P. (1986) - Note préliminaire sur l'exhumation du rhinocéros de Romain-la-Roche. *Société d'Histoire Naturelle du Pays de Montbéliard*: 85-96.
- PAUPE, P. (1987) - L'aven de Romain-la-Roche: abondance et diversité de la faune quaternaire franc-comtoise. *Société d'Histoire Naturelle du Pays de Montbéliard*: 115-132.
- PAUPE, P. & A. THÉVENIN (1989) - L'aven de Romain-la-Roche (Canton de Rougemont): contexte faunistique et industrie lithique. *Société d'Histoire Naturelle du Pays de Montbéliard*: 167-178.
- PAUPE, P., avec la collaboration de A. ARGANT, J.M. CORDY, J. DETREY, C. GUÉRIN, H. RICHARD & A. THÉVENIN (1992) - Le remplissage d'aven de Romain La Roche. (Doubs). Première synthèse: fouilles 1988-1990. Association pour la sauvegarde des sites préhistoriques et paléontologiques du Canton de Rougemont et du Pays de Montbéliard. *Rapport de fouilles*, 215 p. (inédit).
- PAUPE, P. (1995) - L'aven de Romain-la-Roche, un site paléontologique et préhistorique. *Archéologia*, 312: 60-66.
- PAUPE, P. (1996).- L'aven de Romain-la-Roche: un site archéologique européen. *Bulletin de la Société d'émulation de Montbéliard*, 119: 23-76.
- PAUPE, P. (1997) - L'aven de Romain-la-Roche: un piège naturel, une tanière, un abri pour l'Homme préhistorique, il y a 150 000 ans. *Actes 1997 de la Société jurassienne d'émulation*: 127-153
- PAUPE, P., C. GUÉRIN, B. LABE & F. ROUSSELIÈRES (2010) - Les Mammouths (Proboscidea, Elephantidae) du Pléistocène moyen final de l'Aven de Romain-la-Roche (Doubs, France). In: GUÉRIN, C. & Th. MALVESY, L'aven pléistocène moyen final de Romain-la-Roche (Doubs, France). *Revue de Paléobiologie*, 29 (2): 803-825.
- SCHILLING, D., D. SINGER & H. DILLER (1986) - *Guide des Mammifères d'Europe*. Delachaux & Niestlé, Neuchâtel, 280 p.
- SEMPÉRÉ A.J., V.E. SOKOLOV & A.A. DANILKIN (1996) - *Capreolus capreolus*. *Mammalian Species*, 538: 1-9.
- VAN DEN BRINK, F.H. & P. BARRUEL (1967) - *Guide des mammifères sauvages de l'Europe occidentale*. Delachaux & Niestlé, Neuchâtel, 263 p.
- VERCOUTÈRE, C. & C. GUÉRIN (2010) - Les Bovidae (Mammalia, Artiodactyla) du Pléistocène moyen final de l'Aven de Romain-la-Roche (Doubs, France). In: GUÉRIN, C. & Th. MALVESY, L'aven pléistocène moyen final de Romain-la-Roche (Doubs, France). *Revue de Paléobiologie*, 29 (2): 655-696.