

Le gisement pliocène supérieur de Saint-Vallier (Drôme, France) : synthèse biostratigraphique et paléoécologique

The Late Pliocene site of Saint-Vallier (Drôme, France): synthesis of biostratigraphic and palaeoecological conclusions

Claude Guérin ^{a,*}, Martine Faure ^{a,b}, Alain Argant ^c, Jacqueline Argant ^c,
Évelyne Crégut-Bonnoure ^d, Évelyne Debard ^e, Eric Delson ^f, Véra Eisenmann ^g,
Marguerite Hugueney ^a, Nicole Limondin-Lozouet ^h, Elvira Martín-Suárez ⁱ, Pierre Mein ^a,
Cécile Mourer-Chauviré ^a, Fabio Parenti ^j, Jean-François Pastre ^h, Sevet Sen ^g, Andréa Valli ^a

^a UMR 5125 du CNRS « Paléoenvironnements et paléobiosphère », UFR des Sciences de la Terre, Université Claude Bernard Lyon-1,
Bâtiment Géode, 43, boulevard du 11 Novembre, 69622 Villeurbanne cedex, France

^b Université Lumière Lyon-2, 7, rue Raulin, 69007 Lyon, France

^c ESEP, UMR 6636 du CNRS, Institut Dolomieu, 15, rue Maurice Gignoux, 38031 Grenoble cedex, France

^d Muséum Requien, 67, rue Joseph-Vernet, 84000 Avignon, France

^e UMR 5138 du CNRS « Archéométrie et archéologie : origine, datation et technologie des matériaux »

^f Department of Anthropology, Lehman College and the Graduate School, City University of New York,

American Museum of Natural History, New York, NY 10024, USA

^g UMR 5143 du CNRS, Muséum national d'Histoire naturelle, Département Histoire de la Terre, Paléontologie, 8, rue Buffon, 75005 Paris, France

^h Laboratoire de Géographie Physique, UMR 8591 du CNRS, 1, place A. Briand, 92195 Meudon cedex, France

ⁱ Departamento de Estratigrafía y Paleontología, Universidad de Granada, 18071 Granada, Spain

^j Fondazione Ing. CM Lericci, Via V. Veneto 108, 00187 Rome, Italie

Reçu le 21 juin 2004 ; accepté le 24 août 2004

Résumé

Les nouvelles fouilles entreprises à Saint-Vallier de 1993 à 1999 ont montré que le site possède deux horizons fossilifères, le plus important étant le niveau supérieur de l'œss durci LD 3 qui doit être considéré comme le niveau-type du Villafranchien moyen. Le niveau inférieur LD 2, beaucoup plus pauvre, se distingue surtout par la présence d'un *Allohippus stenonis* bien différent de celui de LD 3.

La liste faunique du gisement compte désormais six genres de mollusques, huit espèces d'oiseaux et 42 espèces de mammifères dont trois insectivores, six rongeurs, deux lagomorphes, un primate, quinze carnivores, deux proboscidiens, quatre périssodactyles, neuf artiodactyles. quatorze taxons nouveaux pour le gisement ont été découverts : quatre Mollusques, un Oiseau, trois Insectivores, deux Rongeurs, deux Périssodactyles et deux Artiodactyles. Les pollens sont relativement rares, on y note la présence de cèdres et de platanes.

La communauté mammalienne témoigne d'un paysage en mosaïque avec un mélange de steppe et de zones boisées ouvertes, à proximité d'un corps d'eau, sous un climat relativement humide et pas particulièrement froid.

L'âge du niveau supérieur est d'environ 2 Ma ; sa faune de mammifères se caractérise par la présence de huit espèces correspondant chacune à un stade évolutif dans une lignée connue, de deux associations caractéristiques, et par la première apparition de sept taxons. De nombreux gisements européens possèdent une faune comparable présentant tout ou partie de ces caractères, leur âge correspond à la même biozone MNQ 17.

© 2004 Elsevier SAS. Tous droits réservés.

* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : claude.guerin@univ-lyon1.fr (C. Guérin).

Abstract

New fieldwork undertaken at Saint-Vallier from 1993–1999 has revealed that the site has two fossiliferous horizons of hardened loess, of which the upper (LD 3) is richer and may be considered the reference locality for the Middle Villafranchian. The lower horizon, LD 2, yields many fewer taxa but is distinguished by the presence of an *Allohippus stenonis* quite different from that in LD 3.

The faunal list includes six genera of molluscs, eight species of birds and 42 mammalian species, including three insectivores, six rodents, two lagomorphs, one primate, 15 carnivores, two proboscideans, four perissodactyls, and eight artiodactyls. We have recovered fourteen taxa new to the locality: four molluscs, a bird, three insectivores, two rodents, two perissodactyls, and two artiodactyls. Pollen is relatively rare, but it is interesting to note the presence of cedar and plane trees.

The mammalian community reflects a mosaic environment of steppe punctuated by open woodland, near a body of water and under a relatively moist but not especially cold climate.

The age of the upper horizon is estimated at about 2 Ma; the mammalian fauna is characterized by eight species representing each an evolutionary stage in a defined lineage, two typical associations of taxa, and the first appearances (FADs) of seven taxa. Many European localities yield a comparable fauna with some or all of these features, and their ages correspond to the same biozone MNQ 17.

© 2004 Elsevier SAS. All rights reserved.

Mots clés : Pliocène ; Vallée du Rhône ; Paléontologie ; Biostratigraphie ; Paléoécologie

Keywords : Pliocene; Rhône Valley; Palaeontology; Biostratigraphy; Palaeoecology

La dizaine d'années de fouilles réalisées à Saint-Vallier sous la direction de J. Viret fut couronnée par la publication au début de l'année 1956 de son ouvrage « Le lœss à bancs durcis de Saint-Vallier (Drôme) et sa faune de mammifères villafranchiens », daté de 1954. Dans ce travail fondamental pour la reconnaissance internationale de ce site, et déterminant pour son choix ultérieur comme référence biostratigraphique internationale, J. Viret décrivait à partir de restes remarquablement conservés plus d'une trentaine d'espèces de vertébrés villafranchiens dont plusieurs étaient nouvelles.

Il subsistait toutefois de nombreuses inconnues, que l'importance du gisement exacerbait : la stratigraphie du site n'avait jamais été clairement établie et restait controversée ; il n'y avait jamais eu de recherche systématique des pollens et des micromammifères ; bien des interrogations subsistaient quant à l'homogénéité de la faune et aux grandes espèces animales les moins bien représentées ; l'âge précis du gisement était très discuté, ainsi que sa genèse. Enfin il fallait vérifier l'éventuelle présence d'une industrie lithique anthropique dans le site (Bourdier, 1961–1962 : p. 243 et 253).

Nous avons donc repris les travaux de terrain de 1993 à 1999. Ils nous ont permis de répondre à l'essentiel de ces questions.

1. Le contexte géologique

Les nouvelles fouilles nous ont d'abord permis d'établir la stratigraphie du gisement : sur un socle cristallophyllien nous avons reconnu 14 couches dont cinq bancs de loess durcis bien distincts, deux d'entre eux, LD 2 et LD 3, étant fossilifères (Debard et al., 1994 ; Debard, 2004).

LD 2 est un élément de la couche 6. Ce banc, de 70 à 80 cm d'épaisseur, plonge vers le Sud. Il est hétérogène avec des zones très fortement concrétionnées, d'autres moins, voire pas du tout. Le sommet du banc durci est affecté sur 5 à 6 cm par une microkarstification.

LD 3 est un des trois niveaux concrétionnés de la couche 9. D'épaisseur irrégulière (30 à 80 cm), il présente une surface

inférieure ondulée et une pente légère vers le SSE ; la disposition générale du banc durci est en dos orienté N-S : le flanc oriental de l'échine plonge de 8° à 15° vers le NE ; le flanc occidental est en partie démantelé par l'évolution naturelle du versant et les labours.

2. La paléoflore

D'une manière générale les échantillons sont pauvres en pollen. L'étude a porté sur 86 prélèvements choisis en fonction de leur intérêt stratigraphique ou de conditions particulières supposées favorables (induration, sous des ossements en place, coprolithe de hyène...).

La concentration pollinique la plus importante (plus grand nombre de grains et plus grande diversité) s'observe dans les couches encadrant LD 3, et dans le banc LD 3 lui-même et le contenu pollinique des échantillons présente une certaine homogénéité.

Dans LD 3 l'échantillon SV.96.527, recueilli sous un os, dans le locus Nord amas A, a fourni 71 grains et 22 taxons. Il peut être comparé aux résultats publiés par Ar. Leroi-Gourhan pour le lœss supérieur. On y rencontre toujours les mêmes taxons essentiels pour les arbres (*Pinus* largement dominant, *Quercus*, *Corylus*, *Platanus*, *Alnus*, *Betula*, *Cedrus*, *Fagus*, *Ligustrum* et *Abies*), mais dans des proportions différentes. Le cortège des herbacées (*Poaceae*, *Ambrosia*, *Chenopodiaceae*, *Rumex*) y est plus réduit. Ce résultat montre un paysage ouvert de steppe claire partiellement boisée à proximité d'un corps d'eau. La présence du cèdre et surtout du platane est remarquable.

Les niveaux situés immédiatement en dessous du banc durci LD 3 (SV.97 éch. 4, sond. nord et SV.93 éch. 4, col. 5) montrent une dominance de *Pinus*, suivi d'*Alnus*, *Betula*, *Quercus*, *Abies*. Les herbacées sont surtout représentées par *Plantago* et des Cichorioideae. Ces résultats semblent témoigner de conditions climatiques plus fraîches que celles observées dans LD 3 (J. Argant, 2004).

Tableau 1

Provenance par collection et par niveau des fossiles de Saint-Vallier.

Faunal list with indications of collection source and stratigraphic position of the fossils from Saint-Vallier

Taxons	Fouilles Viret	LD 3	LD 2	Nouveautés
Mollusques				
<i>Triptychia</i> sp.	X	X		
<i>Clausilia</i> (sl) sp.			X	X
<i>Chondrina</i> (sl) sp.			X	X
<i>Cepaea</i> (sl) sp.	X*	X	X	
<i>Trichia</i> (sl) sp.		X	X	X
<i>Candidula</i> (sl) sp.			X	X
Oiseaux				
<i>Ciconia nigra</i>	X*			
<i>Cygnus</i> cf. <i>cygnus</i>	X*	X		
<i>Haliaeetus albicilla</i>	X*	X		
Accipitridae sp. 1	X*			
Accipitridae sp. 2		X		X
<i>Pavo bravardi</i>	X*	X		
<i>Otis</i> sp.	X*			
<i>Corvus corax antecorax</i>	X	X		
Insectivores				
<i>Talpa fossilis</i>		X		X
<i>Sorex minutus</i>		X		X
<i>Beremendia fissidens</i>		X		X
Rongeurs				
<i>Mimomys pliocaenicus</i>	X	X		
<i>Mimomys</i> cf. <i>pusillus</i>		X		X
<i>Apodemus atavus</i>		X		X
<i>Castor fiber</i>	X*			
<i>Trogontherium cuvieri</i>	(X)			
<i>Hystrix refossa</i>	X			
Lagomorphes				
<i>Oryctolagus lacosti</i>	X			
<i>Ochotona</i> sp.	(X)			
Primates				
<i>Macaca sylvana</i>	X	X		
Carnivores				
<i>Nyctereutes vulpinus</i>	X*	X		
<i>Canis</i> sp.	(X)			
<i>Vulpes alopecoides</i>	X	X		
<i>Baranogale antiqua</i>	X*			
<i>Enhydriactis ardea</i>	X			
<i>Aonyx bravardi</i>	X			
<i>Meles thoralis</i>	X	X		
<i>Ursus etruscus</i>	X	X		
<i>Pachycrocuta perrieri</i>	X	X		
<i>Chasmaporthetes lunensis</i>	X*	X		
<i>Lynx issiodorensis</i>	X	X		
<i>Puma pardoides</i>	X*	X		
<i>Acinonyx pardinensis</i>	X	X		
<i>Homotherium crenatidens</i>	X	X		
<i>Megantereon cultridens</i>	X*	X		
Proboscidiens				
<i>Anancus arvernensis falconeri</i>	X*	X		
<i>Mammuthus m. meridionalis</i>	X*			
Périsodactyles				
<i>Dicerorhinus etruscus etruscus</i>	X*	X	X	
<i>Allohippus stenonis vireti</i>	X*	X		
<i>Allohippus stenonis</i> type Rincon			X	X
petit Equidé		X		X
Artiodactyles				
<i>Sus strozzii</i>		X		X
<i>Croizetoceros ramosus medius</i>	X*	X	X	
" <i>Cervus</i> " <i>philisi valliensis</i>	X*	X	?	
<i>Eucladoceros ctenoides vireti</i>	X*	X	X	
<i>Gazella borbonica</i>	X	X		
<i>Gazella</i> sp.		X		X
<i>Gazellospira torticornis</i>	(X)			
<i>Gallogoral meneghini</i>	(X)		X	
<i>Leptobos elatus merlai</i>	X*	X		

3. La paléofaune

Nous synthétisons dans le Tableau 1 la liste faunique de Saint-Vallier en prenant en compte le résultat des fouilles Viret et ceux des nouvelles fouilles dans les bancs durcis LD 3 et LD 2. Une espèce notée (X) signifie qu'elle n'avait pas été reconnue par J. Viret. L'astérisque * signifie que l'espèce a été réétudiée après la parution de l'ouvrage de Viret (1954), et que cette révision a entraîné l'attribution d'un nouveau nom, la détermination d'une sous-espèce ou un changement de genre ou d'espèce.

La faune de Saint-Vallier compte donc désormais, outre six genres de mollusques, huit espèces d'oiseaux et 42 espèces de mammifères (3 insectivores, 6 rongeurs, 2 lagomorphes, 1 primate, 15 carnivores, 2 proboscidiens, 4 périsodactyles, 9 artiodactyles). Les formes dominantes de la macrofaune sont *Cervus philisi* et *Allohippus stenonis*, suivies de *Eucladoceros ctenoides*, *Cervus ramosus*, *Gazella borbonica*, *Leptobos elatus merlai*. Parmi les Carnivores *Nyctereutes vulpinus* (27 os provenant peut-être de trois individus seulement), *Meles thoralis* et *Pachycrocuta perrieri* (12 restes représentent 4 individus, deux jeunes et deux adultes) sont les plus fréquents. On trouve surtout des éléments du squelette post-crânien et des fragments de bois de cerfs. Les Cervidés représentent à eux trois 60 % des ossements déterminés, et le cheval *Allohippus stenonis vireti* 20 % de la faune. Les Carnivores sont présents seulement dans LD 3.

Lors des nouvelles fouilles nous avons découvert au moins 14 taxons nouveaux pour le gisement : quatre Mollusques, un Oiseau, trois Insectivores, deux Rongeurs, deux Périsodactyles et deux Artiodactyles ; la révision du matériel recueilli par J. Viret montre qu'il y a aussi un Canidé nouveau (*Canis* sp.), au moins pour le gisement (A. Argant, 2004).

Nous avons retrouvé la plupart des espèces qu'avait recueillies J. Viret : il ne nous manque que 10 taxons de mammifères, tous rares dans les anciennes collections : les trois gros Rongeurs *Castor fiber*, *Trogontherium cuvieri* et *Hystrix refossa*, le Lagomorphe *Oryctolagus lacosti*, les trois petits Mustélidés *Baranogale antiqua*, *Enhydriactis ardea* et *Aonyx bravardi*, l'antilope *Gazellospira torticornis* et le mammoth méridional.

Nous avons montré que l'essentiel de la faune de Saint-Vallier provient du niveau fossilifère supérieur LD 3. Au contraire LD 2 est pauvre, il n'a livré que sept espèces de Mammifères. Quelques taxons sont communs à LD 3 et LD 2, notamment le rhinocéros, le *Leptobos*, les Cervidés. Le niveau LD 2 diffère de LD 3 surtout par le cheval qu'il a livré, bien distinct des deux espèces de chevaux du banc supérieur (Eisenmann, 2004). Outre la dizaine de taxons qui nous manquent, l'incertitude subsiste pour *Gallogoral*, que nous n'avons retrouvé qu'en LD 2, mais cette antilope est très rare dans les anciennes collections, et son absence parmi les fossiles recueillis en LD 3 n'est pas plus significative que celle des autres, d'autant que le genre connu dans d'autres sites du Villafranchien moyen est bien représenté au Villa-

franchien supérieur. Il n'en va pas de même pour le cheval, très abondant dans le niveau supérieur, très bien représenté dans les anciennes collections qui ne renferment toutefois aucun spécimen correspondant à l'Equidé de LD 2. Il nous paraît donc très probable que les fouilles Viret ont concerné essentiellement, sinon exclusivement, le niveau supérieur, beaucoup plus riche et renfermant un matériel mieux conservé dans un sédiment en général moins dur et globalement moins difficile à exploiter.

4. Taphonomie du gisement

L'étude taphonomique du gisement (Valli, 2001a, b, 2004) est un apport entièrement nouveau, car si Saint-Vallier est connu depuis des années comme référence biostratigraphique internationale pour le Villafranchien moyen, une étude approfondie de la genèse du dépôt a toujours manqué.

Nous avons utilisé les méthodes de fouille archéologique et avons donc relevé la position exacte et l'orientation de chaque pièce ; nous avons ainsi recueilli systématiquement tous les restes, de l'esquille au squelette en connexion anatomique. Nous avons décompté au total environ 3300 restes osseux et dentaires provenant de deux bancs concrétionnés fossilifères, LD 2 et LD 3, ce dernier étant de loin le plus riche. Dans ces couches les fossiles ne sont pas éparpillés partout de façon aléatoire, mais se regroupent en concentrations lenticulaires d'extension et de richesse variable.

En LD 2, les restes sont relativement rares, fragiles et, en général limités au sommet de la couche concrétionnée : nous y avons trouvé une seule petite concentration qui a livré des ossements de Cervidés, d'Equidés et de *Leptobos*. Au total, nous y avons recueilli environ 250 restes complets ou fragmentaires.

LD 3 s'est révélé beaucoup plus riche. Les fossiles sont abondants dans la zone Nord de la fouille, jusqu'au Sud de la parcelle exploitée par J. Viret. Dans cette zone nous avons recueilli plus de 3000 restes.

Certains os sont bien conservés mais la plupart sont fragmentés : ainsi, les tibias, dans 65 % des cas, sont réduits à leur épiphyse distale, associée ou non à une portion de la diaphyse. Pour les humérus, ce pourcentage s'élève à 67 %. Vingt cinq pour cent de tous les métapodes ont été trouvés complets (si on élimine les fragments de diaphyse, le pourcentage s'élève à 34 %). Des diaphyses, plus ou moins complètes, sont relativement abondantes. Ces données sont en accord avec une fragmentation osseuse due à l'action des Carnivores. Les traces visibles sur les os nous amènent aux mêmes conclusions : il s'agit des empreintes de dents qui ont percé, mordillé ou rongé la surface osseuse. Toutefois, elles ne sont pas très abondantes, et ceci pour deux raisons :

- de nombreuses traces de dissolutions engendrées par des racines, des champignons et d'autres organismes recouvrent ou effacent les marques préexistantes ;
- par ailleurs la dureté de la gangue ne facilitant pas la fouille ni le dégagement des pièces, une partie de la surface osseuse a pu parfois être endommagée pendant ces

opérations, même si toutes les précautions possibles ont été prises.

Pour reconnaître l'agent d'accumulation des os, l'orientation préférentielle des restes a été étudiée par la méthode des « roses directionnelles » (Lyman, 1994) et des tests statistiques. Les fossiles sont toujours orientés selon le grand axe de la concentration dont ils proviennent. L'eau semble l'agent le plus probable pour la formation des amas.

Les os n'ont pas été entraînés sur de longues distances. En effet, leur surface ne présente pas de traces de frottement. Le classement des fossiles en fonction de leur taille, densité et forme, témoigne d'un transport faible. De plus la présence d'os d'un même individu éparpillés sur une surface restreinte confirme cette idée. Ainsi huit os de *Corvus antecorax*, provenant très probablement d'un même individu, ont été découverts sur une surface d'un peu plus de deux mètres carrés, confirmant une désarticulation du squelette et un transport sur courte distance.

Une étude de l'altération de la surface osseuse par les agents météoriques et climatiques a été conduite selon la méthode proposée par Behrensmeyer (1978). Cet auteur reconnaît six stades d'altération, numérotés de 0 à 5. La majorité des pièces ne sont pas altérées, et les stades les plus avancés sont très rares ou absents. Bien que le degré d'altération dépende de nombreux paramètres, parmi lesquels le climat et le couvert végétal, cette observation permet de penser que les éléments squelettiques ont été recouverts rapidement par les sédiments, après la constitution des amas.

Enfin, l'étude des populations des deux Cerfs les plus abondants (« *Cervus philisi valliensis* et *Croizetoceros ramosus medius* ») montre que la courbe de mortalité de ces espèces est attritionnelle, c'est à dire qu'elle dépend de causes tout à fait naturelles, comme la prédation par les Carnivores et la mort par vieillesse ou maladie.

À la lumière de ces observations, nous pensons que les herbivores, dont beaucoup vivaient en groupe, attirés par l'eau (la faune indique clairement la proximité de cours d'eau et/ou d'étangs) ont pu être victimes de prédateurs ou sont morts naturellement. Leurs cadavres auraient attiré des carnassiers, tels les Hyènes, le Chien viverrin et le Corbeau, qui se nourrissent volontiers de charognes. Ces derniers ont pu à leur tour mourir naturellement ou être tués par des Carnivores plus puissants : leurs restes se sont mêlés à ceux de leurs proies.

Les ossements ont été entraînés par l'eau et se sont entassés dans les endroits les plus propices à l'accumulation : méandres, dépressions du terrain, etc. Certains restes ont pu faire barrage, comme par exemple les crânes de Cervidés portant leurs bois, et les autres se sont accumulés en amont des premiers. Tout de suite après leur formation, ces concentrations ont été recouvertes par des sédiments lœssiques. Des précipitations calcaires ont constitué les couches concrétionnées qui ont contribué à la préservation des restes. En effet, nos trouvailles proviennent toutes des bancs durcis, soit au sommet, soit à l'intérieur de ceux-ci. Il est probable que des restes étaient présents partout dans les couches, mais qu'ils

n'ont pu être préservés que dans les milieux basiques constitués par les zones de précipitations calcaires.

L'étude taphonomique montre que les assemblages fossiles sont d'origine naturelle. Contrairement à ce que la remarque de Bourdier (1961–1962 : p. 243 et 253) pourrait laisser supposer, nous n'avons découvert dans le gisement aucun Homininé, aucune trace d'origine anthropique, aucun artefact lithique. Ce fait ne constitue pas toutefois une conclusion définitive quant à l'absence d'un représentant du genre *Homo* dans la région pendant le Villafranchien moyen : en plus de quinze ans de fouilles un seul reste (une dent de lait) de *Sus strozzi* et seulement deux dents de *Macaca sylvana* ont été découverts, ce qui suffit à montrer, si c'était nécessaire, que certaines espèces peuvent être particulièrement discrètes.

5. Analyse paléoécologique

Rappelons que la cimentation carbonatée des deux bancs durcis fossilifères implique un climat à saisons contrastées avec une saison sèche longue, dans un environnement de plaine au relief marqué de petites dépressions humides (Debard, 2004). Par ailleurs les résultats des analyses palynologiques montrent un paysage ouvert de steppe claire partiellement boisée à proximité d'un corps d'eau (J. Argant, 2004).

Afin de mieux connaître le paléoenvironnement de Saint-Vallier, nous avons utilisé simultanément deux approches concernant les Mammifères, l'une synécologique et l'autre autécologique.

Notre approche synécologique a été appliquée uniquement au niveau supérieur, dont proviennent très probablement les taxons que nous n'avons pas retrouvés lors des nouvelles fouilles. Elle est fondée sur une version modifiée des diagrammes écologiques définis en 1975 par T.H. Fleming à partir de communautés mammaliennes actuelles d'Amérique centrale et d'Amérique du Nord. Ces histogrammes ont été adaptés aux communautés mammaliennes fossiles par Andrews et al. (1979) puis modifiés par Guérin et Faure (1987) pour être étendus à l'ensemble du Néogène et du Quaternaire. En ce qui concerne Saint-Vallier, les espèces de mammifères présentes dans le niveau supérieur (LD 3) sont caractérisées Tableau 2. Les diagrammes fournis Fig. 1 sont une version remise à jour de ceux publiés par Guérin (1998). Ce sont quatre histogrammes dont les classes sont définies comme suit :

- a : histogramme taxonomique (Fig. 1(a)) : R = Rongeurs ; I = Insectivores ; Pri = Primates ; Art = Artiodactyles ; Ca = Carnivores ; Per = Périssodactyles ; Pro = Proboscidiens ; A = Autres ordres ;
- b : histogramme des masses (Fig. 1(b)) : AB = moins de 1 kg ; C = 1 à 10 kg ; D = 10 à 50 kg ; E = 50 à 100 kg ; F = 100 à 200 kg ; G = 200 à 1000 kg ; H = plus de 1000 kg ;
- c : histogramme des régimes alimentaires (Fig. 1(c)) : En = entomophages ; FG = frugivores et granivores ;

HB = herbivores brachyodontes ; HH = herbivores hypsodontes ; Z = zoophages ; O = omnivores ;

- d : histogramme des adaptations locomotrices (Fig. 1(d)) : GT = grands terrestres (séparés en f = forestiers, u = ubiquistes et c = coureurs) ; PT = petits terrestres ; Gr-Ar = grimpeurs et arboricoles ; Aq = aquatiques ; Ae = aériens ; Fo = fouisseurs.

Dans le cas de Saint-Vallier ces diagrammes sont faussés par la sous-représentation des micromammifères ; il y a peu

Tableau 2

Caractérisation écologique de la communauté mammalienne du niveau supérieur (LD 3) du gisement villafranchien moyen de Saint-Vallier
Ecological characterization of the Middle Villafranchian mammalian community of the upper level (LD 3) from Saint-Vallier

Espèces	Systématique	Masse	Alimentation	Locomotion
<i>Talpa fossilis</i>	I	AB	En	Fo
<i>Sorex minutus</i>	I	AB	En	PT
<i>Beremendia fissidens</i>	I	AB	En	PT
<i>Mimomys pliocaenicus</i>	R	AB	HH	Fo
<i>Mimomys</i> cf. <i>pusillus</i>	R	AB	HH	Fo
<i>Apodemus atavus</i>	R	AB	FG	PT
<i>Castor fiber</i>	R	D	HB	Aq
<i>Trogontherium cuvieri</i>	R	D	HB	Aq
<i>Hystrix refossa</i>	R	D	O	PT
<i>Oryctolagus lacosti</i>	A	C	HH	PT
<i>Ochotona</i> sp.	A	C	HH	PT
<i>Macaca sylvana</i>	Pri	C	FG	Gr-Ar
<i>Nyctereutes vulpinus</i>	Ca	C	Z	PT
<i>Vulpes alopecoides</i>	Ca	C	Z	PT
<i>Canis</i> sp.	Ca	D	Z	GT
<i>Baranogale antiqua</i>	Ca	C	Z	Aq
<i>Enhydrycis ardea</i>	Ca	C	Z	Gr-Ar
<i>Aonyx bravardi</i>	Ca	C	Z	Aq
<i>Meles thoralis</i>	Ca	D	O	GT u
<i>Ursus etruscus</i>	Ca	F	O	GT f
<i>Pachycrocuta perrieri</i>	Ca	E	Z	GT u
<i>Chasmaporthetes lunensis</i>	Ca	E	Z	GT c
<i>Lynx issiodorensis</i>	Ca	E	Z	GT f
<i>Puma pardoides</i>	Ca	E	Z	GT u
<i>Acinonyx pardinensis</i>	Ca	F	Z	GT c
<i>Homotherium crenatidens</i>	Ca	G	Z	GT u
<i>Megantereon megantereon</i>	Ca	E	Z	GT u
<i>Anancus arvernensis falconeri</i>	Pro	H	HB	GT f
<i>Mammuthus meridionalis meridionalis</i>	Pro	H	HH	GT u
<i>Dicerorhinus etruscus etruscus</i>	Per	H	HB	GT u
<i>Allohippus stenonis vireti</i>	Per	G	HH	GT c
petit Équidé	Per	F	HH	GT c
<i>Sus strozzi</i>	Art	F	O	GT f
<i>Croizetoceros ramosus medius</i>	Art	F	HB	GT f
<i>Cervus philisi valliensis</i>	Art	F	HB	GT f
<i>Eucladoceros ctenoides vireti</i>	Art	G	HB	GT f
<i>Gazella borbonica</i>	Art	D	HH	GT c
<i>Gazella</i> sp.	Art	D	HH	GT c
<i>Gazellospira torticornis</i>	Art	E	HH	GT c
<i>Gallogoral meneghinii</i>	Art	E	HH	GT c
<i>Leptobos elatus merlai</i>	Art	G	HH	GT c

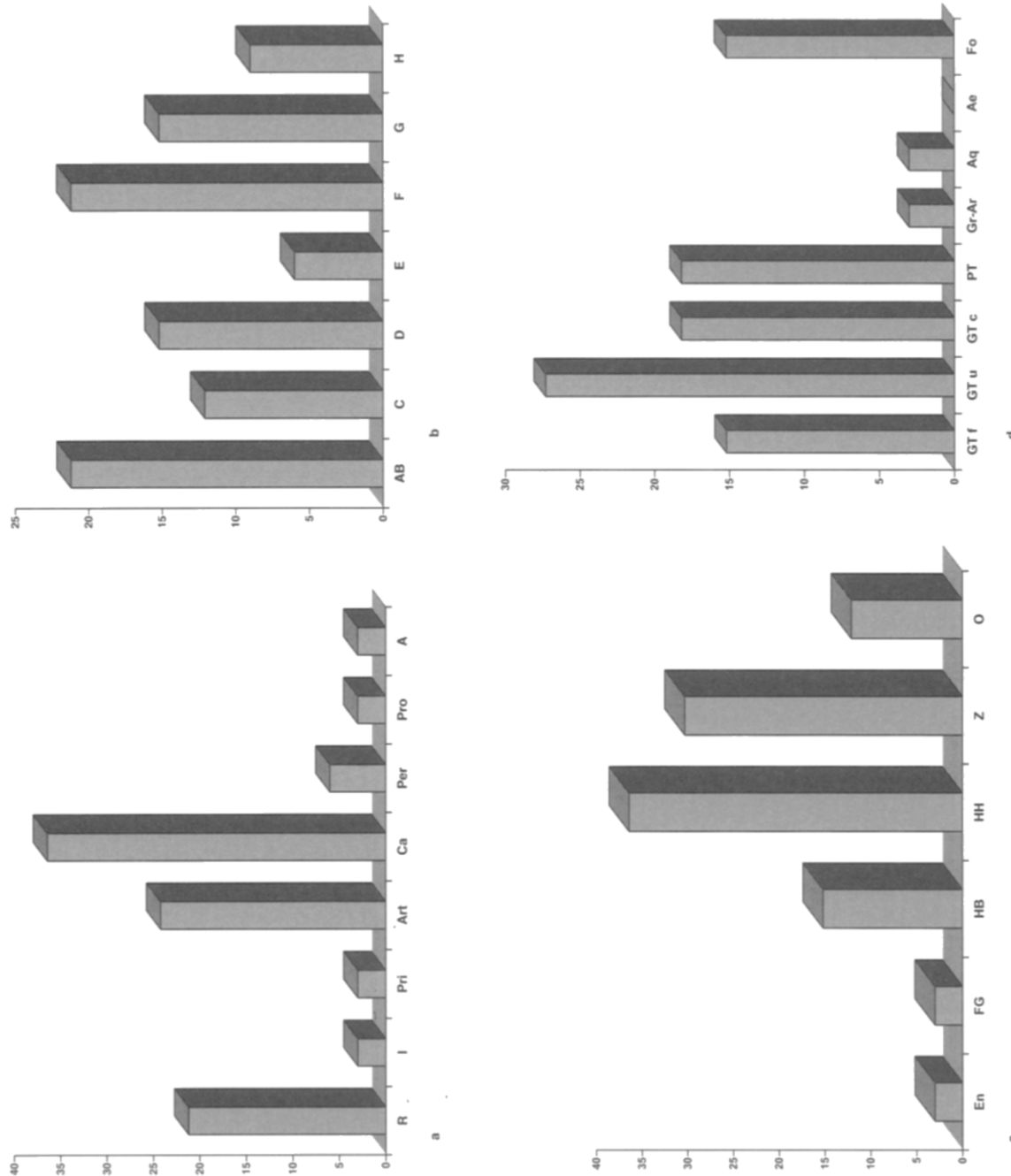


Fig. 1. Histogrammes écologiques de la communauté mammalienne du niveau supérieur (LD 3) du gisement villafranchien moyen de Saint-Vallier. **a** : histogramme taxonomique. **b** : histogramme des masses. **c** : histogramme des régimes alimentaires. **d** : histogramme des adaptations locomotrices. Les catégories sont celles du Tableau 2. Voir les explications dans le texte.

Fig. 1. Ecological diagrams of the Middle Villafranchian mammals from the upper level (LD 3) of Saint-Vallier. **a** : taxonomic histogram. **b** : mass histogram. **c** : histogram of locomotor adaptations. Characterization as in Tableau 2. See the text and table 2 for explanations.

d'espèces pesant moins de 1 kg, les frugivores et granivores sont rares, comme le sont aussi les Insectivores et les entomophages ; nous n'avons pas d'aériens. Les mammifères correspondant à ces différentes classes n'étaient pas systématiquement recherchés par lavage et tamisage du sédiment à l'époque des fouilles de J. Viret, et par ailleurs la nature du gisement n'est pas favorable à leur abondance : il n'y avait pas à proximité de reliefs karstiques où auraient pu nicher les rapaces à l'origine d'accumulations de pelotes de réjection.

Ces diagrammes écologiques permettent cependant des observations importantes : les Carnivores sont remarquablement diversifiés ; les Artiodactyles sont les Ongulés les

mieux représentés ; les herbivores hypsodontes sont plus nombreux que les brachyodontes ; les omnivores sont nombreux ; le spectre des masses est large ; parmi les grands mammifères terrestres les coureurs et les ubiquistes sont mieux représentés que les forestiers ; les petits mammifères terrestres sont peu nombreux ; les aquatiques sont plus abondants que les grimpeurs/arboricoles.

Une telle communauté mammalienne témoigne d'un paysage en mosaïque de steppe et de zones boisées ouvertes, à proximité d'un corps d'eau, sous un climat relativement humide et pas particulièrement froid. Ce sont plus ou moins les caractéristiques que montrent d'autres gisements du Villafranchien moyen et supérieur d'Europe sud-occidentale, par

exemple Senèze (Haute-Loire), qui est plus récent que Saint-Vallier, et Olivola en Italie, dont l'âge est intermédiaire entre Saint-Vallier et Senèze. Toutefois, du Villafranchien inférieur au Villafranchien supérieur, le paysage végétal en Europe occidentale tend à s'ouvrir de plus en plus (Faure et Guérin, 1984).

L'analyse autécologique confirme les conclusions de l'analyse synécologique :

- Les espèces les plus abondantes sont *Allohippus stenonis*, *Cervus philisi*, *Eucladoceros ctenoides* et *Gazella borbonica*, suivies par *Croizetoceros ramosus* et *Leptobos elatus*. Une telle association de taxons steppiques (*Allohippus*, *Gazella*, *Leptobos*, *Acinonyx*, *Chasmaporthetes*) et forestiers (les nombreux Cervidés et beaucoup de Carnivores) montre à l'évidence que le paysage était de type mosaïque.
- Les deux Castoridés *Castor* et *Trogontherium*, *Nyctereutes*, la loutre et *Enhydriactis* impliquent la proximité d'un important corps d'eau qui pourrait très bien être le Paléorhône, lequel coulait sensiblement dans la même vallée qu'aujourd'hui mais était beaucoup moins encaissé.

6. Analyse biostratigraphique

Elle concerne essentiellement le niveau supérieur.

L'analyse biochronologique des mammifères des anciennes collections (Guérin, 1980, 1982), une datation RPE sur l'émail dentaire de Cervidé – pour laquelle furent envisagées plusieurs interprétations possibles selon des hypothèses d'âge compris entre 1,9 et 2,2 Ma – (Bouchez et al., 1983–1984), des études paléomagnétiques (Billard et al., 1987 ; Le Meur, 1994 ; Sen, 2004) et la découverte de téphras provenant d'une éruption du Mont Dore (Pastre et al., 1996 ; Pastre, 2004) donnent des résultats sensiblement convergents : l'âge du gisement est d'environ 2 Ma. Toutefois cet âge est toujours discuté ; à titre d'exemple on notera qu'en 1997 Gliozzi et al. ont proposé pour Saint-Vallier, sans justification, un âge un peu supérieur à 2,5 Ma alors que le site de Perrier-Les-Etouaires (gisement-type de la sous-zone MNQ 16b), dont la faune est de toute évidence plus ancienne, date de $2,5 \pm 0,1$ Ma (Poidevin et al., 1984).

L'interprétation biochronologique se fonde sur trois arguments principaux :

- l'existence de deux associations caractéristiques, d'une part *Miomys pliocaenicus*, *M. cf. pusillus* et *Apodemus atavus* (Martin Suarez et Mein, 2004), d'autre part *Gazella borbonica* et *Mammuthus meridionalis* ;
- la présence d'un stade évolutif bien défini au sein de chacune de sept lignées distinctes d'ongulés : *Allohippus stenonis vireti*, *Dicerorhinus etruscus etruscus* stade I, *Croizetoceros ramosus medius*, *Cervus philisi valliensis*, *Eucladoceros ctenoides vireti*, *Leptobos elatus merlai*, *Anancus arvernensis falconeri* ;
- la première apparition de six nouveaux taxons : *Miomys pliocaenicus*, *Nyctereutes vulpinus*, *Meles thoralis*,

Puma pardoides (= *Viretailurus schaubi*), *Gallogoral meneghinii*, *Mammuthus meridionalis meridionalis*.

Ces caractères, tous typiques du Villafranchien moyen, ont été retenus pour la définition de la standardzone MNQ 17 (Guérin, 1980, 1982, 1988) pour laquelle Saint-Vallier a été choisi comme gisement-type.

7. Comparaison avec les gisements européens du Villafranchien moyen

Des gisements d'âge identique ou très proche de celui de Saint-Vallier sont connus en Europe, ils ont en général livré une faune très semblable.

7.1. En France

La Rochelambert (Haute-Loire) : *Anancus arvernensis*, *Allohippus stenonis vireti*, *Dicerorhinus etruscus etruscus*, *Croizetoceros ramosus medius*, *Eucladoceros ctenoides vireti*, *Gazella borbonica*, *Homotherium crenatidens*, *Miomys pusillus* (Heintz et al., 1974 ; Chaline et Michaux, 1974).

Tous ces taxons, dont quatre au moins sont des marqueurs stratigraphiques, sont présents à Saint-Vallier, ce qui permet d'attribuer un âge identique aux deux gisements.

Saint-Vidal (Haute-Loire) : *Dicerorhinus etruscus etruscus*, *Mammuthus meridionalis*, *Allohippus stenonis vireti*, *Gazella borbonica*, *Croizetoceros ramosus medius* (Heintz et al., 1974) ; tous ces mammifères existent à Saint-Vallier, ainsi que l'association *Mammuthus meridionalis* + *Gazella borbonica*.

Perrier-Pardines (Puy-de-Dôme) : *Anancus arvernensis*, *Allohippus stenonis vireti*, *Equus bressanus*, *Dicerorhinus etruscus etruscus*, *Croizetoceros ramosus medius*, *Cervus philisi valliensis*, *Eucladoceros ctenoides vireti*, *Gazella borbonica*, *Gazellospira torticornis*, *Leptobos* sp. (*L. etruscus* ou *L. elatus merlai*), *Nyctereutes megamastoides*, *Ursus etruscus*, ? *Pachycrocuta perrieri*, *Chasmaporthetes lunensis*, *Lynx issiodorensis*, *Homotherium crenatidens*, *Megantereon cultridens* (Heintz et al., 1974). À l'exception d'*Equus bressanus*, du *Nyctereutes* et peut-être du *Leptobos*, les mêmes taxons sont attestés à Saint-Vallier ; l'âge des deux gisements est proche, mais Perrier-Pardines est très probablement un peu plus ancien.

Perrier-Roccaneyra (Puy-de-Dôme) : *Anancus arvernensis*, *Hipparion* cf. *crusafonti*, *Allohippus stenonis*, *Eucladoceros ctenoides vireti*, *Gazella borbonica*, *Gazellospira torticornis*, *Leptobos elatus*, *Nyctereutes megamastoides*, *Chasmaporthetes lunensis*, *Lynx issiodorensis* (Heintz et al., 1974 ; Duvernois, 1990). La communauté des mammifères est remarquable par la présence d'*Hipparion*, peut-être le dernier connu en Europe. Le gisement est sans aucun doute un peu plus ancien que Saint-Vallier mais se situe dans la même biozone MNQ 17, à sa partie inférieure.

Cornillet à Puymoisson (Alpes-de-Haute-Provence) : *Pachycrocuta perrieri*, *Nyctereutes megamastoides*, *Eucladoceros ctenoides*, *Croizetoceros ramosus*, *Cervus philisi*, *Gazella borbonica*, *Gazellospira torticornis*, *Leptobos*

etruscus, *Dicerorhinus etruscus*, *Allohippus stemonis vireti* (Heintz et Dubar, 1981 ; Duvernois, 1990). La seule différence avec Saint-Vallier réside dans l'espèce de *Leptobos* et peut-être celle de *Nyctereutes*, dont il conviendrait de vérifier la détermination, et l'âge des deux sites est très probablement identique.

Chagny (Saône-et-Loire) : le gisement « classique » de Chagny a livré au début du XX^e siècle *Tapirus arvernensis*, *Dicerorhinus etruscus*, *Anancus arvernensis*, *Mammuthus meridionalis*, Cervidae indéterminés, *Alces* sp., *Gazella borbonica*, *Leptobos elatus*, *Trogontherium cuvieri*, *Homotherium crenatidens*, *Pachycrocuta perrieri*, *Ursus arvernensis* (Guérin, 1980). À l'exception notable de *Tapirus arvernensis* – connu à l'époque mais rare du fait de son biotope très particulier de forêt marécageuse chaude – et d'*Alces* – dont la détermination devrait être vérifiée –, ce sont les mêmes espèces qu'à Saint-Vallier. De nouveaux points fossilifères ont été signalés par Chalain et al. (1970), dont l'un, à *Mimomys pliocenicus*, date du Villafranchien moyen.

Montoussé 5 (Hautes-Pyrénées) : *Macaca sylvana*, *Dicerorhinus etruscus*, Suidae indéterminés, ? *Procamptoceras brivataense*, ? *Cervus philisi*, ? *Libralces gallicus*, *Canis* cf. *etruscus*, Vulpinés indéterminés, *Ursus* cf. *etruscus*, cf. *Enhydriactis* sp., *Martes* sp., *Mustela palerminea*, *M.* cf. *praenivalis*, *Felis* cf. *lunensis* (ou *silvestris*), Felinae taille lynx, Felinae taille panthère, Machairodontinae indéterminés, des micromammifères très diversifiés (8 Insectivores dont *Talpa minor*, 1 Cheiroptère, 3 Lagomorphes, 15 rongeurs dont 5 espèces de *Mimomys* et *Apodemus sylvaticus*), des oiseaux, des reptiles ; le gisement date probablement de la partie supérieure du Villafranchien moyen (Clot et al., 1976).

Chilhac (Haute-Loire) : Boeuf (1997) indique la présence de *Nyctereutes megamastoides*, Canidae indéterminés, *Vulpes* cf. *alopeoides*, *Ursus etruscus*, *Pachycrocuta perrieri*, *Megantereon cultridens*, *Homotherium crenatidens*, *Anancus arvernensis falconeri*, *Mammuthus meridionalis*, *Dicerorhinus etruscus etruscus*, *Equus stemonis guthi*, *Croizetoceros ramosus*, « *Cervus* » *philisi*, *Eucladoceros ctenoides vireti*, *Gazellospira torticornis*, *Gallogoral meneghini*, *Hystrix* sp., *Castor plicidens* (nous réactualisons la désignation des taxons). Elle ne distingue pas stratigraphiquement Chilhac 2 de Chilhac 3 et situe cet ensemble à la fin du Villafranchien moyen alors que Heintz et al. (1974), dans une synthèse présentée en 1971 à une époque où Chilhac 3 n'était pas connu, plaçaient Chilhac, comme Le Coupet, au début du Villafranchien supérieur, essentiellement d'après le degré d'évolution de certains Cervidae. Cette argumentation n'ayant pas été réfutée, nous continuons de rapporter Chilhac (comme Le Coupet) au début de la zone 18.

7.2. En Italie

Selon Azzaroli (1977), le Villafranchien moyen est presque inconnu en Italie bien qu'un doute subsiste concernant Olivola dans la vallée du Magra en Toscane, qu'Azzaroli datait du Villafranchien supérieur.

En 1997 Gliozzi et al. écrivent que les « Middle Villafranchian faunas are poorly represented in Italy », « by small assemblages which have not yet been fully studied ». Ils donnent comme exemple le site de Costa San Giacomo dans le bassin d'Anagni (Latium). Les mêmes auteurs ainsi que Sardella et al. (1998), rapportent le gisement de Colleparado, dans le même bassin, « with some reservations due to the scarcity of material », « to the end of the early Villafranchian », tout en considérant Colleparado comme contemporain de Saint-Vallier.

Colleparado : *Megantereon cultridens*, *Nyctereutes megamastoides*, *Dicerorhinus* cf. *jeanvireti*, *Sus* sp. « of small size », *Pseudodama lyra*, « *Hemitragus* cf. *stehlini* » (Gliozzi et al., 1997). Le rhinocéros et le Suidé (ce dernier est probablement *S. arvernensis* du fait de sa taille) sont inconnus à Saint-Vallier où se trouvent à leur place *Dicerorhinus etruscus* et le grand *Sus strozzii*. Cette faune est plus proche de celle, plus ancienne, de Perrier-Etouaires, qui constitue la faune type de la sous-zone MNQ 16b, et qui renferme aussi les deux Carnivores de Colleparado.

Costa San Giacomo : *Canis* sp., *Hystrix* cf. *refossa*, *Sus* cf. *strozzii*, *Leptobos furtivus*, *Gazellospira torticornis*, *Dicerorhinus* cf. *etruscus*, *Anancus arvernensis*. Gliozzi et al. (1997) considèrent les cinq premiers taxons, notamment *Canis*, comme des premières apparitions. De notre point de vue, et à l'exception de *Leptobos furtivus* dont la première apparition en France est au Coupet, au début de la zone MNQ 18 (vers 1,9 Ma), un tel ensemble faunique correspond à la fin de la zone MNQ 17 ou plus probablement au début de la zone MNQ 18.

Olivola : *Homotherium crenatidens*, *Megantereon cultridens*, *Acinonyx pardinensis*, *Panthera toscana*, *Felis lunensis*, *Lynx issiodorensis*, *Pachycrocuta perrieri*, *Pachycrocuta brevirostris*, *Euryboas lunensis*, *Ursus etruscus*, *Canis etruscus*, *Enhydriactis ardea*, *Hystrix* sp., *Leptobos etruscus*, *Gallogoral meneghini*, « *Dama* » *nestii*, *Eucladoceros dicranios*, *Sus strozzii*, *Dicerorhinus etruscus etruscus*, *Allohippus stemonis stemonis*, *Anancus arvernensis*, *Mammuthus meridionalis* (Azzaroli, 1977, 1983).

Quatorze de ces espèces sont présentes à Saint-Vallier, dont une (le cheval) sous la forme d'une sous-espèce différente. Le *Leptobos* d'Olivola est attribué à une autre espèce, connue cependant dans d'autres gisements du Villafranchien moyen d'Europe. L'intérêt biostratigraphique comparatif de quatre taxons inconnus à Saint-Vallier apparaît très limité : la position systématique précise et l'âge de la première apparition de *Felis lunensis*, défini à Olivola et dont le seul gisement français est Montoussé V (d'âge villafranchien moyen), ne sont pas dépourvus d'ambiguïté ; *Eucladoceros dicranios* semble inconnu hors d'Italie, tout comme la sous-espèce nominale de « *Dama* » *nestii* ; *Panthera toscana*, dont les rapports avec *Panthera gombaszoegensis* ne sont pas clairs, n'a jamais été découvert dans les gisements villafranchiens de France (*P. gombaszoegensis* n'y est pas rare durant le Pléistocène moyen). Quant à *Pachycrocuta brevirostris*, elle n'arrive en Europe qu'au début du Pléistocène

moyen; elle n'est attestée dans aucun site villafranchien français (Crégut-Bonnoure in Guérin et Patou-Mathis, 1996), mais est présente à Sainzelles (son gisement-type) et au Vallonnet, deux sites datant de la zone MNQ 20 (début du Pléistocène moyen). Par ailleurs *Canis etruscus* est une espèce bien connue et à large distribution géographique, et sa première apparition à Olivola pourrait constituer un argument biostratigraphique majeur, mais rappelons que la recension de tout le matériel issu des anciennes fouilles de Saint-Vallier a permis d'y découvrir un *Canis* sp. (A. Argant, 2004).

Pour toutes ces raisons nous considérons qu'Olivola est probablement un peu plus récent que Saint-Vallier mais se situe dans la même biozone, et pas dans le Villafranchien supérieur. C'est l'opinion qu'avait adoptée C. Guérin en 1980. On notera qu'après avoir très longtemps milité pour dater Olivola du Villafranchien supérieur, Azzaroli (1999 : p. 549) a récemment changé d'opinion, écrivant que « recent discoveries have shown that this site is probably of very late Pliocene age ».

7.3. En Espagne

La Puebla de Valverde (Teruel) est le seul gisement important pour le Villafranchien moyen en Espagne. Il a livré *Postpalerineus* cf. *vireti*, *Macaca* sp., *Canis falconeri*, *Vulpes alopecoides*, *Nyctereutes vulpinus*, *Ursus etruscus*, *Pachycrocuta perrieri*, *Lynx issiodorensis*, *Megantereon cultridens*, *Homotherium crenatidens*, *Parapodemus* sp., *Mammuthus meridionalis*, *Dicerorhinus etruscus etruscus*, *Allohippus stenonis*, *Croizetoceros ramosus pueblensis*, *Cervus philisi*, *Eucladoceros ctenoides vireti*, *Gazella borbonica*, *Gazellospira torticornis*, cf. *Gallogoral meneghinii*. En dehors de la présence de *Canis falconeri*, attesté sensiblement plus tard dans d'autres gisements et dont c'est la première apparition, les autres taxons sont présents à Saint-Vallier et l'âge est donc le même, peut-être légèrement plus récent mais en tout cas dans la même biozone (Gautier et Heintz, 1974 ; Kurten et Crusafont, 1977).

7.4. En Grande-Bretagne

Trois des complexes formations plio-villafranchiennes de l'East Anglia ont livré des associations de Mammifères dont l'âge semble être grosso modo celui de Saint-Vallier (Stuart, 1982 ; Gibbard et al., 1991).

Red Crag (Suffolk du Sud-Est et Essex du Nord-Est : Pre-Ludhamian) : *Anancus arvernensis falconeri*, *Mammuthus rumanus*, *Eucladoceros* sp., *Gazella* sp., *Dicerorhinus etruscus etruscus*, *Allohippus stenonis*, *Equus bressanus*, *Castor fiber*, et *Mesopithecus monspessulanus* dont c'est probablement la dernière occurrence.

Norwich Crag (Easton Bavents, Suffolk : Antian-Early Barentian) : *Anancus arvernensis*, *Mammuthus meridionalis* (stade primitif), *Eucladoceros falconeri*, *Allohippus* cf. *stenonis*, *Mimomys pliocaenicus*, *M. reidi*, *M. blanci*.

Bramerton Crag (Norfolk : Bramertonian-post Bramertonian) : *Anancus arvernensis*, *Mammuthus meridionalis*, *Eucladoceros sedgwicki*, *Mimomys pliocaenicus*, *M. newtoni*, *M. rex*. Des dépôts de même âge proche de Thorpe, Norwich, ont livré *Gazella*, *Eucladoceros falconeri*, *Allohippus stenonis*, *Mimomys pliocaenicus*, *M. reidi*, *M. blanci*.

Stuart (1982) et Gibbard et al. (1991) estiment que ces trois formations sont d'âge différent mais l'inférieure et la supérieure contiennent toutes deux l'association caractéristique *Mammuthus* + *Gazella*, ce qui nous permet de les situer toutes dans la même zone MNQ 17.

Stuart (1982) et Gibbard et al. (1991) estiment que ces trois formations sont d'âge différent mais l'inférieure et la supérieure contiennent toutes deux l'association caractéristique *Mammuthus* + *Gazella*, ce qui nous permet de les situer toutes dans la même zone MNQ 17.

7.5. En Hongrie

Kretzoi (1956) a tenté d'éclaircir la stratigraphie très compliquée des nombreux sites karstiques des Montagnes de Villany que l'on attribuait au Pléistocène ancien. En dépit des difficultés de corrélations dues à la nomenclature zoologique très particulière qu'utilise Kretzoi, il en résulte que quatre pourraient appartenir au Villafranchien moyen (de Bruijn et al., 1992). L'examen détaillé des listes fauniques conduit toutefois à réviser cette interprétation.

Ainsi, à **Villany 3** (= Villany Kalkberg Nord), Kretzoi reconnaît plus de 64 taxons de Mammifères, parmi lesquels 4 espèces seulement, *Apodemus sylvaticus*, *Baranogale helbingi* (si *B. antiqua* en est synonyme ?), *Dicerorhinus etruscus* et *Gazellospira torticornis* sont présentes à Saint-Vallier. Par ailleurs plusieurs autres espèces sont plus récentes, voire beaucoup plus : *Canis mosbachensis*, *Canis lupus*, *Panthera gombaszoegensis*, *Procamptoceras* cf. *brivatense*, *Hemitragus orientalis*. Nous en déduisons que l'âge de Villany 3, si sa faune est homogène, n'est certainement pas plus ancien que le Villafranchien terminal (zone MNQ 19) ou même que le début du Pléistocène moyen (zone MNQ 20).

Il en est de même pour les sites, moins riches, de **Bere-mend 4** (38 taxons de Mammifères) et **Csarnota 1 et 2**.

7.6. En Roumanie

Samson et Radulesco (1965) notent que plusieurs sites du Villafranchien moyen, tous relativement pauvres, se trouvent à Tulucesti (Moldavie) ainsi qu'à Mareiesti et à Berbesti en Olténie. Les Mammifères représentés sont *Zygodolophodon borsoni*, *Anancus arvernensis*, *Mammuthus meridionalis*, *Dicerorhinus etruscus*, *Allohippus stenonis*, *Paracamelus alutensis* et un Cervidé primitif. Si le Camélidé est endémique à l'Europe Sud-Orientale et n'autorise donc aucune corrélation directe, les autres taxons, bien que trop succinctement décrits, correspondent effectivement au Villafranchien moyen, à l'exception de *Zygodolophodon*, qui n'a jamais été trouvé associé à *Mammuthus* en Europe occidentale où il n'est connu que des zones MNQ 14 à 16 (l'ensemble du Ruscinien et le Villafranchien inférieur). Ces faunes mériteraient donc d'être révisées, d'autant plus que Radulesco (2004) précise que *Paracamelus* n'apparaît en fait qu'au Villafranchien supérieur.

Radulesco (2004) signale quatre gisements principaux pour le Villafranchien moyen de Roumanie, tous du Bassin Dacique :

- Slatina 2, avec notamment *Eucladoceros* sp., *Mammuthus gromovi*.
- Tetoiu 1 - **Valea Roscai** : *Eucladoceros* sp., *Mammuthus meridionalis* primitif, *Trogontherium dacicum*.
- Tetoiu 1 - **La Pietris** a livré *Allohippus stenonis*, « *Equus* » *athanasiui*, *Eucladoceros* sp., *Pliotragus ardeus*, *Nyctereutes megamastoides*, *Trogontherium dacicum*.
- Tetoiu 1 - **Valea Graunceanului** est le plus important site villafranchien moyen de Roumanie, et Spassov (2003) en a récemment publié la liste faunique révisée : *Equus* ? *major athanasiui*, *Eucladoceros* sp., *Cervus* sp., *Pliotragus ardeus*, *Gazellospira torticornis*, *Mitilanootherium inexpectatum*, *Mammuthus meridionalis*, *Paradolichopithecus arvernensis*, *Nyctereutes megamastoides*, *Ursus etruscus*, *Pachycrocuta perrieri*, *Meles thoralis*, *Lynx issiodorensis*, *Homotherium crenatidens*, *Megantereon cultridens*, *Hystrix refossa*, *Castor plicidens*, *Trogontherium dacicum*, *Manis* sp. Ce dernier site se placerait pour C. Radulesco à la limite Villafranchien moyen / Villafranchien supérieur, alors que N. Spassov l'attribue au Villafranchien supérieur. La détermination spécifique du cheval, des deux Cervidae et du *Trogontherium* restent à préciser, ainsi que leur identité éventuelle avec des formes du Villafranchien moyen d'Europe occidentale ; le *Nyctereutes* est l'espèce la plus typique et la plus fréquente du Villafranchien d'Europe ; finalement, avec une douzaine d'espèces communes, la liste faunique ne diffère vraiment de celle de Saint-Vallier que par la présence du Giraffidae et du Pangolin, qui sont sans équivalent en Europe occidentale.

7.7. En Bulgarie

Spassov et Crégut-Bonnoure (1999) ont publié plusieurs nouveaux gisements villafranchiens bulgares dont un, Varshets, est attribuable à la zone MNQ 17.

Varshets (Bulgarie du Nord-Est) a livré *Vulpes alopecoides*, *Nyctereutes* cf. *tingi*, *Ursus minimus-etruscus*, *Martes wenzensis*, *Pannonictis ardea*, *Vormela petenyii*, *Baranogale balcanica*, *Meles thoralis*, *Pachycrocuta perrieri*, *Lynx issiodorensis*, aff. *Viretailurus schaubi* (= *Puma pardoides*), *Acinonyx pardinensis*, *Cervus philisi*, *Eucladoceros ctenoides* cf. *vireti*, *Gazellospira* sp., *Megalovis latifrons*, *Allohippus stenonis vireti*. 13 de ces 17 taxons sont caractéristiques du Villafranchien moyen et quatre autres (*Nyctereutes* cf. *tingi*, *Martes wenzensis*, *Baranogale balcanica*, *Vormela petenyii*) ne sont pas incompatibles avec cet âge ; le dernier, *Megalovis*, constitue l'exception. *Megalovis* n'est connu qu'au Villafranchien supérieur en Europe occidentale, mais il est possible qu'il soit apparu plus tôt en Europe orientale, comme c'est probablement le cas pour d'autres Bovidae.

7.8. En Grèce

Koufos et Kostopoulos (1997) ont revu en détail les sites grecs à macrofaune Plio-pléistocène, et retiennent trois gise-

ments importants pour le Villafranchien moyen : Dafnero et Volax (ou Wolaks) en Macédoine, et Sésklo (ou Sesklon) près de Volos en Thessalie. Récemment le site de Vatera (île de Lesbos) a été attribué au même âge.

Dafnero (Macédoine) : *Vulpes alopecoides*, *Nyctereutes megamastoides*, *Ursus etruscus*, *Baranogale* cf. *helbingi*, *Chasmaporthetes lunensis*, *Allohippus stenonis* cf. *vireti*, *Mitilanootherium* (= *Macedonotherium*) *martini*, *Eucladoceros ctenoides*, « *Cervus* » *philisi* cf. *valliensis*, *Gazellospira torticornis*, *Gallogoral* cf. *meneghinii*, *Gazella bouvrainae*, Antilopinae indet. Cette faune de 13 taxons en comporte huit qui sont présents à Saint-Vallier, dont *Allohippus stenonis* et *Cervus philisi* qui présentent tous deux une grande similitude avec leurs homologues de ce dernier gisement, et la même association de Carnivores, bien que moins diversifiée.

Volax (Macédoine) : *Vulpes praecorsac*, *Nyctereutes megamastoides*, *Bosdagius felinus*, *Megantereon cultridens*, ? *Lynx issiodorensis*, *Allohippus stenonis* cf. *vireti*, Rhinocerotidae indet., *Mitilanootherium martini*, *Eucladoceros ctenoides*, *Croizetoceros ramosus*, cf. *Leptobos* sp., *Gazella* sp., *Gazellospira* cf. *torticornis*, *Gallogoral meneghinii sickenbergi*, ? *Procamptoceras* sp (Kostopoulos, 1997). Avec 16 taxons, et en dépit de la présence de deux espèces probablement endémiques à l'Europe Sud-Orientale – l'Ursidae *Bosdagius felinus*, et le Giraffidae *Mitilanootherium martini* (= *M. inexpectatum*), cette faune est proche de celles de Dafnero, La Puebla de Valverde et Saint-Vallier, toutes trois du Villafranchien moyen.

Sésklo (Thessalie), a livré selon Athanassiou (2002) *Vulpes* cf. *alopeoides*, *Nyctereutes megamastoides*, *Ursus* cf. *etruscus*, *Homotherium crenatidens*, *Pachycrocuta perrieri*, *Castor* sp., *Allohippus stenonis* « qui a des caractères morphologiques communs avec les échantillons de Saint-Vallier, La Puebla de Valverde et Olivola, ainsi qu'avec des échantillons déjà connus d'autres localités grecques (Dafnero et Volax) » (Athanassiou, 2001), *Dicerorhinus* sp., Suidae indet., *Mitilanootherium martini*, *Croizetoceros* cf. *ramosus*, cf. *Eucladoceros* sp., *Gazella borbonica*, *G. bouvrainae*, *G. aegaea*, *Gazellospira torticornis*, *Euthyceros thessalicus*, *Gallogoral meneghinii sickenbergi*, Caprini indet., Antilopinae indet., Artiodactyla indet., *Anancus arvernensis*, *Mammuthus meridionalis*. Tous appartiennent à la même standardzone que Saint-Vallier, sauf *G. bouvrainae*, *G. aegaea* et *Euthyceros thessalicus* qui apparaissent, ainsi que le Giraffidae, comme des espèces exclusivement sud-orientales.

Vatera (Lesbos) : ce site a livré *Paradolichopithecus arvernensis*, *Nyctereutes megamastoides*, *Meles thoralis*, un Machairodontinae et d'autres Carnivores indéterminés, *Mitilanootherium inexpectatum*, *Cervus philisi*, *Gazella* aff. *borbonica*, *Gazella* cf. *bouvrainae*, *G. aegaea*, *Gazellospira torticornis*, une antilope indéterminée de très petite taille, *Leptobos* sp., *Dicerorhinus* cf. *etruscus*, *Allohippus* cf. *stenonis*, *Equus* sp., *Anancus arvernensis*, *Mammuthus meridionalis*, une tortue terrestre géante (de Vos et al., 2002). Le

Giraffidae villafranchien *Mitilanoherium* et les gazelles *G. bouvrainae* et *G. aegaea* paraissent endémiques à l'Europe Sud-Orientale, et il pourrait en être de même pour la tortue géante ; les autres taxons correspondent bien à l'âge de Saint-Vallier.

Pour conclure, nous pouvons dire que l'intérêt de la faune villafranchienne de Saint-Vallier est double :

- au plan régional, elle permet de définir le paléoenvironnement dans le Sud-Est de la France il y a deux millions d'années ;
- au plan européen, elle fournit une remarquable référence biostratigraphique :
 - C'est le gisement-type de huit taxons de Mammifères : *Allohippus stenonis vireti*, *Croizetoceiros ramosus medius*, *Cervus philisi valliensis*, *Eucladoceros ctenoides vireti*, *Leptobos elatus merlai*, *Nyctereutes vulpinus*, *Meles thoralis*, *Puma pardoides* (= *Viretailurus schaubi*) ; les cinq premiers correspondent à un stade bien précis dans leur lignée évolutive respective. *Dicerorhinus etruscus etruscus* stade I est également un stade évolutif défini en partie sur du matériel provenant de Saint-Vallier. *Anancus arvernensis falconeri* est quant à lui le stade ultime de sa lignée ;
 - On y trouve deux associations d'âge caractéristique : d'une part *Mimomys pliocaenicus*, *M. cf. pusillus* et *Apodemus atavus* ; d'autre part *Gazella borbonica* et *Mammuthus meridionalis* ;
 - On y observe aussi la première apparition de sept nouveaux taxons : *Mimomys pliocaenicus*, *Nyctereutes vulpinus*, *Meles thoralis*, *Puma pardoides* (= *Viretailurus schaubi*), *Eucladoceros ctenoides*, *Gallogoral meneghinii*, *Mammuthus meridionalis meridionalis*.

Ces trois caractéristiques, ainsi que la remarquable biodiversité sont à l'origine du choix de Saint-Vallier comme gisement-type de la standardzone MNQ 17 (Villafranchien moyen) ; les sites de cet âge sont forts peu nombreux en France et relativement rares en Europe, et Saint-Vallier est un des plus riches et sa faune une des mieux conservées.

Références

- Andrews, P., Lord, J.M., Nesbit Evans, E.M., 1979. Patterns of ecological diversity in fossil and modern mammalian faunas. *Biological Journal of the Linnean Society* 11, 177-205.
- Argant, A., 2004. Le gisement pliocène final de Saint-Vallier (Drôme, France) : les Carnivores. In : Faure, M., Guérin, C. (Eds.), *Le gisement pliocène final de Saint-Vallier* (Drôme, France). *Geobios MS 26*, pp. S133-S182.
- Argant, J., 2004. Le gisement pliocène final de Saint-Vallier (Drôme, France) : palynologie. In : Faure, M., Guérin, C. (Eds.), *Le gisement pliocène final de Saint-Vallier* (Drôme, France). *Geobios MS 26*, pp. S81-S90.
- Athanassiou, A., 2001. New data on the *Equus stenonis* Cocchi, 1867 from the late Pliocene locality of Sésklo (Tessaly, Greece). *Geodiversitas* 23, 439-469.
- Athanassiou, A., 2002. Neogene and Quaternary mammal faunas of Thessaly. *Annales géologiques des Pays Helléniques* 39, 279-283.
- Azzaroli, A., 1977. The Villafranchian stage in Italy and the Plio-Pleistocene boundary. *Giornale di Geologia* 41, 1-2, 61-79.
- Azzaroli, A., 1983. Quaternary Mammals and the "End-Villafranchian" dispersal event – A turning point in the history of Eurasia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 44, 117-139.
- Azzaroli, A., 1999. Biogeography of Early and Early-Middle Pleistocene mammalian faunas of Italy. In: Gibert, J., Sanchez, F., Gibert, L., Ribot, F. (Eds.), *Los Hominidos y su entorno en el Pleistoceno inferior de Eurasia* (Actas del congreso internacional de paleontología humana, Orce 1995). Museo de Prehistoria Josep Gibert, pp. 549-555.
- Behrensmeyer, A.K., 1978. Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology* 4, 150-162.
- Billard, A., Derbyshire, E., Shaw, J., Rolph, T., 1987. New data on the Sedimentology and Magnetostratigraphy of the loessic silts at Saint-Vallier, Drôme, France. *Catena* 9, 117-128.
- Boeuf, O., 1997. À propos de Chilhac, Senèze, Blassac-la-Girondie (Haute-Loire, France), gisements du Pliocène terminal, leur intérêt biochronologique. In : Aguilar, J.-P., Legendre, S., Michaux, J. (Eds.), *Actes du Congrès Biochrom'97, Mémoire et Travaux EPHE, Institut de Montpellier-2*, pp. 661-668.
- Bouchez, R., Lopez Carranza, E., Ma, J.L., Amossé, J., Piboule, M., Cornu, A., et al., 1983–1984. Datation par résonance paramagnétique électronique d'émail dentaire fossile provenant des sites d'Ayusbamba, Pérou, de Saint-Vallier et de la Caune de l'Arago (France). 1^{er} Symposium international d'Archéologie africaine et Sciences de la Nature appliquées à l'Archéologie, Bordeaux septembre 1983, et *Revue Archéométrique* 8, 1984, 70-79.
- Bourdier, F., 1961–1962. *Le Bassin du Rhône au Quaternaire*. Géologie et Préhistoire. CNRS, 2 vol.
- Chaline, J., Clair, A., Puisségur, J.J., 1970. Mise au point sur le Villafranchien de Chagny (Saône-et-Loire). *Comptes Rendus sommaires de la Société géologique de France* 4, 114-115.
- Chaline, J., Michaux, J., 1974. Les Rongeurs du Pléistocène inférieur de France. *Mémoires du Bureau de Recherche géologique et minière* 78, 89-97.
- Clot, A., Chaline, J., Heintz, E., Jammot, D., Mourer-Chauviré, C., Rage, J.C., 1976. Montoussé 5 (Hautes-Pyrénées), un nouveau remplissage de fissure à faune de Vertébrés du Pléistocène inférieur. *Geobios* 9, 511-514.
- Debard, E., 2004. Stratigraphie et étude sédimentologique du gisement de Saint-Vallier. In : Faure, M., Guérin, C. (Eds.), *Le gisement pliocène final de Saint-Vallier* (Drôme, France). *Geobios MS 26*, pp. S17-S43.
- Debard, E., Faure, M., Guérin, C., 1994. Stratigraphie du gisement villafranchien moyen de Saint-Vallier (Drôme). *Comptes Rendus sommaires des séances de l'Académie des Sciences de Paris* 318, 1283-1286.
- De Bruijn, H., Daams, R., Daxner-Hock, G., Fahlbusch, V., Ginsburg, L., Mein, P., et al., 1992. Report on the RCMNS working group on fossil mammals, Reisenburg, 1990. *Newsletter on Stratigraphy* 16, 65-118.
- De Vos J., Van der Made, J., Athanassiou, A., Lyras, G., Sondaar, P.Y., Dermitzakis, M.D., 2002. Preliminary note on the Late Pliocene fauna from Vatera (Lesvos, Greece). *Annales géologiques des Pays helléniques* 39, 37-70.
- Duvernois, M.P., 1990. Les *Leptobos* (Mammalia, Artiodactyla) du Villafranchien d'Europe occidentale. *Systématique - Évolution - Biostratigraphie - Paléocologie*. Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon 113, 1-213.
- Eisenmann, V., 2004. Les Équidés (Mammalia, Perissodactyla) de Saint-Vallier (Drôme, France) et les Équidés Plio-pléistocènes d'Europe occidentale. In : Faure, M., Guérin, C. (Eds.), *Le gisement pliocène final de Saint-Vallier* (Drôme, France). *Geobios MS 26*, pp. S279-S305.
- Faure, M., Guérin, C., 1984. *Sus strozzii* et *Sus scrofa*, deux mammifères artiodactyles marqueurs des paléoenvironnements. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 48, 215-228.
- Gautier, F., Heintz, E., 1974. Le gisement villafranchien de la Puebla de Valverde (Province de Teruel, Espagne). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle* 228, 113-136.

- Gibbard, P.L., West, R.G., Zagwijn, W.H., Balson, P.S., Burger, A.W., Funnell, B.M., et al., 1991. Early and Early Middle Pleistocene correlations in the Southern North Sea basin. *Quaternary Science Review* 10, 23-52.
- Gliozzi, E., Abbazzi, L., Argenti, P., Azzaroli, A., Caloi, L., Carpasso Barbato, L., et al., 1997. Biochronology of selected Mammals, Molluscs and Ostracods from the Middle Pliocene to the Late Pleistocene in Italy. The state of the art. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 103, 369-388.
- 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 la Faculté des Sciences de Lyon* 79, 1-1185.
- 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* 15, 593-598.
- 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), pp. 119-130.
- Guérin, C., 1998. Mammifères, datations et paléoenvironnements en Préhistoire. *Quaternaire* 9, 249-260.
- Guérin, C., Faure, M., 2002. Les grands mammifères. In: Miskovsky, J.C. et Collaborateurs (Eds.), *Géologie de la préhistoire : méthodes, techniques, applications*. Géopré édité, Maison de la géologie, pp. 859-887.
- Guérin, C., Patou-Mathis, M., (Eds.), 1996. *Les grands mammifères plio-pléistocènes d'Europe*. Masson, Paris.
- Heintz, E., Dubar, M., 1981. Place et signification des dépôts villafranchiens de Moustiers-Ségriès et faune de Mammifères de Comillet (Alpes-de-Haute-Provence). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle* 4, 363-397.
- Heintz, E., Guérin, C., Martin, R., Prat, F., 1974. Principaux gisements villafranchiens de France : listes fauniques et biostratigraphie. *Mémoires du Bureau de recherches géologiques et minières* 78, 169-182.
- Kostopoulos, D., 1997. The Plio-Pleistocene Artiodactyls from Macedonia, Greece: 2. The fossiliferous locality of Volakas, Vol (Volakas Basin, Drama, NE Greece). *Paleontologia y Evolucion* 30-31, 83-92.
- Koufos, G., Kostopoulos, D., 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*, Mémoire et Travaux EPHE, Institut de Montpellier-2, 21, pp. 619-634.
- Kretzoi, M., 1956. Die altpleistozänen Wierbeltierfaunen des Villanyer Gebirges. *Geologica Hungarica* 27, 1-264.
- Kurtén, B., Crusafont Pairo, M., 1977. Villafranchian Carnivores (Mammalia) from La Puebla de Valverde (Teruel, Spain). *Commentationes Biologicae Soc. Scient. Fennica*, 1-39.
- Le Meur, I., 1994. Propriétés magnétiques de séquences de loess françaises. DEA Université Paris-7, Institut de Physique du Globe de Paris (inédit).
- Lyman, R.L., 1994. *Vertebrate taphonomy*. Cambridge University Press.
- Martín Suárez, E., Mein, P., 2004. The Late Pliocene locality of Saint-Vallier (Drôme, France). Micromammals. In: Faure, M., Guérin, C. (Eds.), *Le gisement pliocène final de Saint-Vallier (Drôme, France)*. *Geobios* MS 26, pp. S115-S125.
- Pastre, J.F., 2004. Le cryptotéphra de Saint-Vallier : comparaison avec d'autres retombées pyroclastiques du Mont-Dore issues de gisements mammaliens plio-pléistocènes du Massif Central. Implications chronostratigraphiques. In: Faure, M., Guérin, C. (Eds.), *Le gisement pliocène final de Saint-Vallier (Drôme, France)*. *Geobios* MS 26, pp. S44-S57.
- Pastre, J.F., Billard, A., Debar, E., Faure, M., Guérin, C., 1996. Un horizon téphrique du Mont-Dore dans les loess plio-pléistocènes de Saint-Vallier (Drôme, France). *Comptes Rendus sommaires des séances de l'Académie des Sciences de Paris* 323, 607-614.
- Poidevin, J.L., Cantagrel, J.M., GUERPA, 1984. Un site unique du Plio-Pléistocène en Europe : le Plateau de Perrier (Puy-de-Dôme). Confrontation des données volcanologiques, stratigraphiques et paléontologiques. *Revue de Sciences Naturelles d'Auvergne* 50, 87-95.
- Radulesco, C., 2004. Artiodactyles du Pliocène et du Pléistocène inférieur de Roumanie. Colloque international « Les Ongulés holarctiques plio-pléistocènes » Avignon, 2000.
- Samson, P., Radulesco, C., 1965. Die Säugetierfaunen und die Grenzen Pliozän/Pleistozän und Unterpleistozän/Mittelpleistozän in Rumänien. *Berichte der Geologischen Gesellschaft in der Deutschen Demokratischen Republik* 10, 1, 67-76.
- Sardella, R., Abbazzi, L., Argenti, P., Azzaroli, A., Caloi, L., Carpasso Barbato, L., et al., 1998. Mammal faunal turnover in Italy from the Middle Pliocene to the Holocene. *Mededelingen Nederlands Instituut voor Toegepaste Geowetenschappen TNO* 60, 499-512.
- Sen, S., 2004. Magnétostratigraphie du gisement villafranchien de Saint-Vallier (Drôme). In: Faure, M., Guérin, C. (Eds.), *Le gisement pliocène final de Saint-Vallier (Drôme, France)*. *Geobios* MS 26, pp. S58-S61.
- Spassov, N., Crégut-Bonnouère, E., 1999. Premières données sur les Bovidae villafranchiens de Bulgarie. *Comptes Rendus sommaires des séances de l'Académie des Sciences de Paris* 328, 493-498.
- Spassov, N., 2003. The Plio-Pleistocene vertebrate fauna in South-Eastern Europe and the megafaunal migratory waves from the east of Europe. *Revue de Paléobiologie de Genève* 22, 197-229.
- Stuart, A.J., 1982. *Pleistocene Vertebrates of the British Isles*. Longman.
- Valli, A.M.F., 2001a. Le gisement villafranchien moyen de Saint-Vallier (Drôme) : étude taphonomique ; paléontologie des Cervidae et des Bovinae. Thèse Doctorat Université Claude Bernard Lyon-1.
- Valli, A.M.F., 2001b. Le gisement villafranchien moyen de Saint-Vallier (Drôme) : nouvelles données paléontologiques (Cervidae, Bovinae) et taphonomiques. *Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon* 153, 1-275.
- Valli, A.M.F., 2004. Étude taphonomique et genèse du gisement pliocène supérieur (Villafranchien moyen) de Saint-Vallier (Drôme). In: Faure, M., Guérin, C. (Eds.), *Le gisement pliocène final de Saint-Vallier (Drôme, France)*. *Geobios* MS 26, pp. S323-S348.
- 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.