ÉVÉNEMENTS ÉVOLUTIFS ET DE DISPERSION CHEZ LES RONGEURS AU QUATERNAIRE DE ROUMANIE

ELENA TERZEA

L'auteur présente l'évolution des principales lignées d'Arvicolidés au cours du Quaternaire de Roumanie, en indiquant les phases de substitution des chronoclines en succession et d'extinction de certains phyla sous la contrainte du climat. Des données complémentaires, relatives aux autres groupes de Mammifères sont prises en considération afin de déterminer le cadre chronologique et climatique d'apparition des bioévénements analysés. Le travail s'achève avec une esquisse de la biochronologie du Quaternaire de Roumanie, basée en principal sur les informations fournies par les Rongeurs, esquisse qui met en évidence les corrélations établies à l'échelle continentale.

Mots-clés: Pléistocène, Rongeurs, Arvicolidés, évolution, lignée, Roumanie.

INTRODUCTION

Le climat du Quaternaire, caractérisé par une alternance des conditions glaciaires et interglaciaires, a déterminé de profonds changements dans l'environnement, catalysant ainsi toute l'évolution biologique.

Au cas des Mammifères, les modifications itératives du climat et du paysage ont provoqué d'amples déplacements des espèces steppiques et boréales, thermophiles et tempérées, ayant comme résultat l'effacement de la biozonation géographique de la fin du Pliocène, des changements importants de composition des communautés régionales, suite à l'extinction de maints taxons, et l'accélération des processus évolutifs au cadre des différentes lignées, dans leur continuel effort d'établir un équilibre avec le milieu ambiant fluctuant.

Essayons maintenant de suivre le déroulement de ces événements biologiques dans le cadre des faunes quaternaires de Roumanie et surtout chez les Rongeurs.

Avant de commencer l'exposé de nos données, il convient de préciser que la majorité de la documentation relative à la moitié inférieure du Quaternaire provient de Betfia, qui a offert, sur une étendue restreinte, d'environ 1,5 km^2, une succession serrée de faunes, couvrant tout l'intervalle Eburonien-Cromérien final. Cette situation privilégiée nous a donné, d'une part, la certitude que les phénomènes biologiques constatés ont une valeur chronostratigraphique réelle — ne sont pas le reflet de certaines différences locales d'environnement — et, d'autre part, elle nous a permis de suivre les modifications évolutives survenues dans certaines lignées de haute valeur stratigraphique, durant un intervalle chronologique d'environ 1 million d'années.

Rappelons de même, dans ce contexte, qu'étant donné la position de notre pays au carrefour des influences est-européennes, boréales et méditerranéennes la connaissance des faunes de ces lieux est indispensable pour pouvoir se faire une vision globale sur la dynamique des Mammifères au Quaternaire.

Trav. Inst. Spéol. « Émile Racovitza », t. XXXII, p. 107—118, Bucarest, 1993

SUCCESSION DES FAUNES DE MAMMIFÈRES ET ÉVOLUTION DES ARVICOLIDÉS PENDANT LE PLÉISTOCÈNE

A. PLÉISTOCÈNE INFÉRIEUR

Il est généralement admis que le début du Quaternaire, dans les gisements continentaux, est marqué par l'apparition du genre *Microtus (Allophaiomys)* dans toute la région holarctique.

La plus ancienne faune de Roumanie où a été mis en évidence cet événement biologique provient de Betfia-XIII (Fig. 1 et Tableau 1). Ici, ce genre, représenté par sa forme la plus précoce, *Microtus pliocaenicus aeucalion*, est associé à un autre Arvicolidé arhizodonte, originaire de l'est de l'Europe, *Lagurus arankae*, et aussi avec une série de survivants villanyiens, tels que *Prospalax priscus*, *Epimeriones dacicus*, *Villanyia exilis*, *Mimomys tornensis*, *Ungaromys*, etc. (Terzea, 1973c, 1978a, 1984).

L'expansion de ces deux Arvicolidés arhizodontes (*Microtus pliocaenicus* jusqu'en France, *Lagurus arankae* jusqu'en Europe centrale) a été certainement favorisée par la détérioration climatique du début de l'Éburonien, détérioration qui a déterminé aussi l'extinction, ou la raréfaction extrême, de certaines formes thermophiles qui peuplaient nos contrées au Pliocène final. Il s'agit de *Paradolichopithecus arvernensis geticus*, *Mitilanotherium inexspectatum*, *Pliotragus ardeus Gazellospira torticornis* (Necrasov et collab., 1961; Bolomey, 1965 a et b, 1983; Samson & Rădulesco, 1966).

Le changement important dans la composition de la faune locale révèle l'ampleur de la détérioration climatique avec laquelle débute le Quaternaire.

Il y a lieu de remarquer que la faune de B-XIII, qui contient *Macaca sylvana* cf. *florentina* et où les Gliridés, les Muridés et les Castoridés (*Trogontherium* surtout) atteignent un taux important, est ultérieure au premier refroidissement éburonien, correspondant probablement à une phase de réchauffement du milieu de ce complexe glaciaire (Terzea, 1984; Terzea & Jurcsák, 1976). Le début du Pléistocène a été saisi dans la Dépression Valaque, notamment dans les faunes de Drăgănești-Olt et de Izvoru, qui bien que dépourvues d'Arvicolidés arhizodontes, contiennent d'autres immigrants steppiques, tels que *Citellus primigenius* et *Allactaga* sp., conjointement avec des espèces de *Mimomys* ayant un degré d'évolution proche de celui des Mimomys de B-XIII (Feru et collab., 1978, 1979; Rădulesco & Samson, 1983).

Mentionnons en final que toutes ces faunes éburoniennes de Roumanie sont dénuées de *Mimomys ostramosensis*, espèce commune aux ensembles mammaliens contemporains de l'Europe centrale et occidentale (Kolinany 3, Fejfar & Horaček, 1983; Kadzielnia, Kowalski & Nadachowski, 1990; Montoussé 5, Chaline & Laurin, 1984).

Le deuxième événement biologique d'importance, l'apparition de *Microtus pliocaenicus pliocaenicus*, a été mis en évidence à Betfia-X, site dont la faune trahit un renouvellement sensible. Ici, la majorité des espèces d'origine villanyienne font défaut, à l'exception d'*Ungaromys nanus* et de *Mimomys tornensis*, qui se maintiennent, atteignant même un certain essor. Le genre archaïque *Prospalax* est remplacé par *Spalax*,

Glis minor par *G. sackdillingensis* et l'on enregistre la première apparition, chez nous, de *Cricetus cricetus*, représenté uniquement par la sous-espèce *Cricetus c. nanus* (Terzea & Jurcsák, 1967, 1968). *Lagurus arankae*, l'espèce la plus fréquente de l'ensemble mammalien, présente exclusivement des morphotypes primitifs.

Eu égard, d'une part, à ces importants changements de composition par rapport à la faune de B-XIII et d'autre part au faciès primitif et à l'homogénéité phénotypique de *Microtus pliocaenicus*, nous avons attribué l'association des Mammifères de B-X à la moitié inférieure du Waalien (Terzea, 1970, 1988).

En échange, les faunes de Betfia-VII/1 et de Betfia-IX, à *Microtus p. pliocaenicus* plus évolué, représentent un intervalle chronologique plus tardif, probablement contemporain du Waalien moyen et supérieur.

A ce niveau stratigraphique, les survivants villanyiens, comme *Mimomys tornensis*, *Ungaromys nanus* et *Megantereon* sp. (? *cultridens*), apparaissent pour la dernière fois et l'on pourrait en dire autant de l'espèce thermophile *Macaca sylvana florentina*. On y constate également la première pénétration dans nos contrées de *Lemmus* aff. *lemmus* et de *Gulo schlosseri*, au cours d'une brève phase à climat plus frais du milieu du Waalien (B-VII/1a), et, immédiatement après, l'apparition de la deuxième lignée de Lagurinés, représentée par *Prolagurus praepannonicus* [1].

Microtus pliocaenicus, en plein épanouissement, manifeste une tendance évidente à la diversification. La gamme des morphotypes s'enrichit, mais le type *pliocaenicus* reste prédominant. Des variants extrêmes préfigurent les principales lignées qui s'en détacheront aux étapes suivantes (*prachintoni- hintoni*, *mesonivalis* et *praeratticeps*) (Terzea, 1988).

A Betfia IX, *Prolagurus praepannonicus*, représenté par la sous-espèce nominative, atteint de hautes fréquences, gagnant du terrain dans la compétition avec *Lagurus arankae*, qui passe au second plan. Morphologiquement il se remarque par une variabilité prononcée et par des pourcentages élevés des morphotypes progressifs. Dans les niveaux supérieurs de la séquence de B-VII/1, qui se rattachent au Waalien terminal, *Prolagurus praepannonicus* est déjà remplacé par *P. pannonicus*.

Le problème se pose de savoir si cette dernière espèce s'est différenciée dans nos régions ou bien s'il s'agit d'une population plus évoluée, venue probablement de l'Orient. Etant donné la présence de ce Laguriné à une étape plus ancienne du Waalien en Europe centrale (Deutsch-Altenburg 2 C1 ; Rabeder, 1981), nous sommes enclins à la considérer comme un immigrant, en pleine expansion. Cette interprétation est corroborée par le fait que, vers la fin du Waalien-(?)début du Ménapien, *Prolagurus pannonicus* avait déjà une large dispersion européenne, atteignant le nord-est de l'Espagne. La preuve en est la découverte de ses vestiges à

[1] Certainement, l'individualisation de *Prolagurus praepannonicus*, à partir de *Borsodia newtoni* (= *B. hungarica*), est de beaucoup antérieure à l'apparition de cette espèce dans la région de Betfia. La forme la plus primitive de ce taxon — *Prolagurus p. primaeus* — a été identifiée par Topatchevski dans le niveau supérieur de Kryjanovka (le stratotype du complexe faunique d'Odessa) et dans les dépôts du début du Tamanien de Jévakhova gora et de Tiligul (Topatchevski & Skorik, 1977). Il est possible qu'à cette même forme appartiennent aussi les restes sporadiques d'après lesquels *Prolagurus praepannonicus* a été cité en Europe centrale, dès le début du Pléistocène (Kolinany 1, et Včelare 3B/1 ; Fejfar & Horaček, 1983), et en Asie antérieure, vers 1,4 M. A. (Oubeidiya ; von Koenigswald et collab., 1992).

Bagur-2 (province de Gérone), où il apparaît associé avec *Microtus pliocaenicus* évolué (Lopez et collab., 1976). Son expansion si forte vers l'ouest, plus ou moins synchronique de la pénétration en Espagne de certains Ovibovinés *(Soergelia minor, Praeovibos* sp. de Venta Micena ; Agusti & Moya-Sola, 1991), ayant des affinités avec les formes asiatiques de ce groupe, semble avoir été favorisée par l'accentuation de l'aridité à cette époque.

Parmi les nouveaux venus, mentionnons aussi *Cricetus cricetus praeglacialis* et *Canis ?mosbachensis*, qui atteindront un fort développement à partir du state évolutif représenté par la faune de Betfia-V.

En synthétisant les données exposées on peut affirmer que les faunes de B-VII/1 et B-IX (avec lesquelles s'achève la « zone à *Microtus pliocaenicus* ») indiquent, d'une part, la fin du processus d'extinction des espèces villanyiennes, sous la contrainte du climat fluctuant, et, d'autre part, annoncent les modifications évolutives qui gagneront en ampleur aux étapes suivantes.

Ainsi, la faune de Betfia-V, attribuée par nous, d'après le degré d'évolution des Arvicolidés, au Ménapien supérieur, se remarque par un renouvellement prononcé, dû à la pénétration d'une nouvelle vague d'immigrants — surtout parmi les Gros Mammifères *(Cynalopex praecorsac, Homotherium moravicum, Capreolus süssenbornensis, Praealces latifrons, Bison schoetensacki, Praemegaceros)* — et à l'accélération des processus évolutifs dans les différentes lignées de Rongeurs (Kretzoi, 1941, 1965; Terzea & Jurcsák, 1968).

Rappelons les plus importants de ces processus évolutifs :

1. Dans le cadre du genre *Microtus* se produit la première cladogenèse, donnant naissance à *Microtus hintoni* (qui réunit les morphotypes allophaiomyiens, *praehintoni* et *hintoni)* et à M. *burgondiae* (qui groupe les quelques morphotypes nivalides et ratticepides) (Terzea, 1970, 1988).

2. La lignée *Lagurus arankae-L. lagurus*, comme une conséquence de l'orientation vers la polyisomérie, a abouti à l'individualisation de *Lagurus transylvanicus*. Il sera un bioindicateur du Ménapien supérieur et du Bavélien.

3. En ce qui concerne les *Mimomys*, on constate la première apparition de *Mimomys savini* et la différenciation — au cadre de *M. pusillus* — d'une sous-espèce plus évoluée, *Mimomys pusillus blanci*.

En fait, dans toutes les lignées de Campagnols se manifeste d'une manière plus prégnante la tendance à l'accentuation de l'hypsodontie et de la complexité structurelle des molaires.

Au stade suivant, documenté par les faunes de Chișcău-1 et de Betfia-VII/3 et corrélé avec le Bavélien, le rythme des processus évolutifs s'accélère, surtout dans le cadre du genre *Microtus* (Terzea, 1989, 1992). A la suite de quelques spéciations successives on aboutit, dans un délai assez court, à la différenciation de la majorité des espèces qui se développent au Pléistocène moyen. Mais il est à peu près impossible, au stade actuel de nos connaissances, d'indiquer la phase exacte dans laquelle elles se sont produites et, par conséquent, de pouvoir établir une corrélation avec l'évolution climatique fondée sur des données palynologiques et isotopiques.

A titre d'hypothèse, nous avons suggéré qu'une première spéciation se serait produite dans la faune de Chişcău-1, donc au début du Bavélien, aboutissant à la séparation de *Microtus nivalinus* de *M. ratticepoides*, à partir de *M. burgondiae*.

Le fait est qu'à Betfia-VII/3a, qui pourrait se situer dans l'interglaciaire de Bavel, comme l'indiquent la présence de certains immigrants méditerranéens (*Apodemus mystacinus* et *Hystrix*) et le niveau évolutif des Arvicolidés, *Microtus (Pitymys) arvalidens* et *M. (Chionomys) nivalinus* sont déjà individualisés ; ceci nous laisse supposer qu'une deuxième spéciation se serait produite dans l'intervalle délimité par ces deux faunes, ayant comme résultat la séparation des formes arvaloïdes et gregaloïdes, à partir de *Microtus hintoni*.

A Betfia-VII/3b, qui date d'une phase à climat plus frais (expansion du Lemming boréal et du Glouton jusque dans la zone de Betfia), probablement contemporaine de la glaciation de Linge, sont signalés *Microtus (Stenocranius) gregaloides* et *M. (Microtus) nivaloides* [2].

D'autre part, Van Kolfschoten (1990) cite *Microtus arvalis* en Hollande (il est vrai, d'après une seule M_1) dès la fin de l'interglaciaire de Bavel, ce qui indique que tous ces événements biologiques se sont produits dans un temps assez court.

En ce qui concerne les Lagurinés, rappelons :

1. L'ample développement de *Lagurus transylvanicus*, pendant la première moitié du Bavélien, et l'apparition de certains morphotypes progressifs (*praetransiens* et *transiens*), en des pourcentages toujours plus élevés à B-VII/3b et B-VII/3c, le morphotype *transylvanicus* restant encore prédominant.

2. La disparition de nos régions de *Prolagurus pannonicus*, dans une phase qui pourrait s'inscrire vers le milieu de l'interglaciaire de Bavel, éliminé, probablement, par la concurrence de son contemporain, *Lagurus transylvanicus*. Mais il s'est maintenu en Europe orientale et dans le sud-ouest de la Sibérie jusqu'au Tiraspolien (Cromérien), en donnant naissance, par évolution graduelle, à *Prolagurus posterius*, le terme final de cette lignée sans descendance (Zazhigin, 1980).

Au cas de *Mimomys*, on constate la raréfaction de *M. pusillus* et son extinction vers la fin du Pléistocène inférieur, parallèlement à l'affirmation toujours plus forte de *Mimomys savini*.

B. PLÉISTOCÈNE MOYEN

Au cours du Complexe Cromérien — intervalle représenté par les sites de Betfia-VII/4, Braşov, Rotbav-Dealul Ţiganilor, Feldioara-Carieră, Gura Dobrogei-4 et Casian — a lieu une modernisation sensible de la faune de Mammifères par le remplacement de la plupart des espèces caractéristiques du Pléistocène inférieur avec des taxons qui persistent jusqu'à nos jours ou qui constituent les ancêtres directs des espèces actuelles.

Le renouvellement de la faune se fait sentir dès le commencement de cet intervalle par l'apparition de *Microtus agrestis*, *Ursus deningeri*

[2] Nous considérons *Microtus nivaloides* Forsyth Major comme synonyme de *Microtus arvalinus* Hinton.

et de *Mammuthus trogontherii*, au cours d'une fluctuation climatique rigoureuse, corrélée par nous avec le Glaciaire A du Complexe Cromérien. Cette étape de détérioration climatique est marquée également par la dernière expansion de *Lemmus* aff. *lemmus* dans nos régions (B-VII/4a; Terzea, 1972b) [3].

Mimomys savini, le bioindicateur du Biharien supérieur, présente des fréquences élevées au début de cet intervalle (B-VII/4a), pour diminuer comme importance aux étapes ultérieures (B-VII/4b et 4c, GD-4; Terzea, 1992; Rădulescu & Samson, 1986). Sa dernière apparition dans nos contrées remonte à une phase à climat continentale, qui pourrait constituer un équivalent chronologique du Glaciaire B du Complexe Cromérien des Pays-Bas (B-VII/4c, GD-4) [4].

À la même époque surviennent l'individualisation de *Lagurus transiens*, par évolution phylétique de *L. transylvanicus* (B-VII/4c), et la pénétration dans le sud-est de la Roumanie, conjointement avec une nouvelle lignée de Lagurinés, représentée par *Eolagurus gromovi*, d'une population de *Microtus* d'origine est-européenne; désignée comme *Microtus* ex gr. *hyperboreus-middendorffi*, elle accuse un degré d'évolution supérieur à celui des populations locales (GD-4; Rădulescu & Samson, 1986). Cette invasion des formes orientales et septentrionales, conséquence de l'expansion puissante des biotopes d'espaces ouverts, a affecté aussi l'Europe centrale, où l'on a signalé l'arrivée d'une nouvelle vague d'Ovibovinés *(Praeovibos priscus* à Koneprus; *Soergelia elisabetae* et *Ovibos moschatus* à Süssenborn) et de *Rangifer arcticus*.

La première apparition d'*Arvicola cantiana*, mise en évidence dans les faunes de Brașov (Kormos, 1933) et de Rotbav-Dealul Țiganilor 2 (Rădulescu & Samson, 1985), a eu lieu dans une phase tempérée (comme l'atteste la présence de l'*Hystrix*, *Glis glis*, *Mus musculus* et de *Parapodemus coronensis)*, probablement contemporaine du Cromérien IV. Vers la fin de cette phase — avec laquelle commence le Toringien (Fejfar & Heinrich, 1990) — on enregistre aussi la dernière apparition de *Pliomys episcopalis*, élément commun des faunes du Pléistocène inférieur.

Au cours de l'Elstérien se répandent dans nos régions une série d'espèces d'origine est-européenne *(Ellobius* cf. *palaeotalpinus*, *Microtus gregalis*, *Saiga)* et égéenne *(Allactaga orghidani*, *Mesocricetus newtoni*, *Microtus guentheri)*, qui indiquent l'accentuation de la note aride et froide du climat (GD-1 et GD 2; Samson et Rădulescu, 1972)[5]. Et alors que certains de ces immigrants se sont intégrés à la faune autochtone, se maintenant dans l'est de la Roumanie jusque vers la fin du Pléistocène (les genres *Lagurus* et *Eolagurus)*, voire même jusqu'à nos jours *(Mesocricetus newtoni)*, *Allactaga orghidani* et *Ellobius* semblent circonscrits à cet intervalle chronologique.

Dans les étapes ultérieures du Pléistocène moyen, représentées par les sites de Sândominic 1—2, Ariușd-Drum et « La Adam » (séquence

[3] Il est à remarquer qu'aux phases plus tardives du Pléistocène, lorsque la note continentale du climat devient plus accusée, le Lemming boréal n'atteint plus le territoire de la Roumanie, dans ses migrations à travers l'Europe tempérée.

[4] Dans d'autres régions de l'Eurasie, cette espèce persiste jusqu'au Glaciaire C du Cromérien, quand prend fin le Biharien *(sensu* Fejfar & Heinrich, 1990).

[5] Voir aussi Păunescu A. et. al., Trav. Inst Spéol. «É. Racovitza», XXI, 1982.

inférieure de couches), les processus évolutifs sont peu nombreux. Rappelons, parmi les plus significatifs :

1. L'individualisation d'*Arvicola terrestris* et de *Pitymys subterraneus*, vers la fin de l'Holsteinien, et la dernière apparition, à la même époque, d'*Allocricetus bursae* et de *Pliomys lenki* (Sândominic 1 ; Rădulesco & Samson, 1985). Selon Chaline (in, Bartolomei et collab., 1975), cette dernière espèce aurait persisté en Europe sud-occidentale jusqu'au Weichsélien (Würm) ancien (site de Lezetxiki, Espagne).

2. L'immigration, au cours d'un interstade du début du Saalien (Riss) du genre asiatique *Rattus*, représenté chez nous par *Rattus dobrogicus*, et d'*Allactaga major*, vers la fin de cette glaciation (Grotte « La Adam » ; Terzea, 1972 a, 1973 b).

3. L'apparition des espèces modernes de Lagurinés — *Eolagurus luteus* et *Lagurus lagurus* — au début du Saalien (Grotte « La Adam » ; Terzea, 1970, 1972 a).

Relativement à ce dernier événement, ajoutons que la différenciation des deux espèces actuelles de Lagurinés est de beaucoup antérieure à leur première mention dans nos régions.

Eolagurus luteus se serait individualisé au commencement du Holsteinien, dans les steppes est-européennes et sibériennes. C'est ici que l'on a découvert les plus anciens vestiges appartenant à un chronocline primitif — *Eolagurus luteus volgensis* — qui, dans le sud de la Plaine Russe apparaît dans le complexe faunique de Gunki, associé à *Arvicola cantiana* (interglaciaire de Likhvin ; Markova, 1990), et en Sibérie occidentale. dans des faunes chronologiquement équivalentes (Zazhigin, 1980),

Quant au *Lagurus lagurus*, il a été signalé pour la première fois en Sibérie occidentale, dans les faunes de Tatarka et Kalmanka, qui renferment une espèce primitive d'*Arvicola (A. kalmankensis)* et correspondent à l'Holsteinien (Zazhigin, 1980). Pendant la seconde moitié(?) de cet interglaciaire l'espèce s'était déjà répandue jusqu'au domaine égéen (île de Chios, Latomi-1 ; Storch, 1975) et, vers l'ouest, jusqu'en Hongrie (Nagyharsányhegy 6 ; Jánossy, 1986). Avec une force d'expansion supérieure à celle de *Eolagurus luteus*, dont l'aréal européen semble n'avoir jamais dépassé l'est de la Roumanie, *Lagurus lagurus* s'est étendu, au cours de la phase continentale froide qui clôt le Saalien, sur toute l'Europe tempérée, jusqu'au sud-ouest de l'Angleterre (Tornewton Cave ; Kowalski, 1967), et de nouveau au Weichsélien ancien, jusqu'en Belgique (Cordy, 1988) et dans le sud-ouest de la France (Chaline, 1972). Ces amples migrations, plus ou moins synchroniques avec l'expansion d'*Allactaga major* en Europe centrale et de *Saiga tatarica* jusqu'à l'Atlantique (fin du Saalien), ont été sans doute déterminées climatiquement.

C. PLÉISTOCÈNE SUPÉRIEUR

Durant cette subdivision du Quaternaire, très bien représentée dans les nombreuses grottes de Roumanie (e.g. Peştera Cioarei, Peştera Climente 1, Peştera « La Adam » — séquence supérieure de couches, etc.), les processus évolutifs sont d'importance mineure et le renouvellement de la faune locale par immigration est modéré. Parmi les nouveaux venus mentionnons : *Hystrix vinogradovi*, *Spalax microphtalmus*, *Sicista betulina*,

Citellus suslicus, *Gulo gulo*, *Equus scylicus*, *E. transylvanicus*, etc. (Dumitrescu et al., 1962—1963; Terzea, 1972a, 1987; Samson, 1975).

Mais le phénomène biologique le plus caractéristique de cet intervalle c'est l'alternance de deux complexes fauniques, à exigences climatiques différentes : l'un tempéré, avec quelques espèces thermophiles (*Hystrix vinogradovi*, *Rattus* sp, *Castor fiber*, *Pitymys subterraneus*, *Apodemus sylvaticus*, *Panthera pardus*, *Capreolus capreolus*, *Sus scrofa*, etc.), et l'autre continental-froid, formé pour la plupart d'éléments steppiques et avec certaines espèces arctiques et alpines (*Allactaga major*, *Sicista subtilis*, *Microtus gregalis*, *M. oeconomus*, *M. nivalis*, *Lagurus lagurus*, *Eolagurus luteus*, *Ochotona pusilla*, *Lepus timidus*, *Alopex lagopus*, *Rangifer tarandus*, *Saiga tatarica*, *Rupicapra rupicapra*, *Capra ibex*, *Coelodonta antiquitatis*, *Mammuthus primigenius*, etc.). Leurs déplacements vont marquer les fluctuations climatiques, à périodicité toujours plus serrée vers la fin du Weichsélien.

On ne saurait clore ce chapitre sans rappeler aussi le grand changement faunique survenu au Pléistocène final, suite aux nombreuses extinctions, parmi les Grands Mammifères, et à la retraite de nos régions de toutes les formes arctiques et de la majorité des espèces steppiques (*Allactaga*, *Marmota bobak*, *Citellus suslicus*, *Microtus gregalis*, Lagurinés, *Ochotona pusilla*, etc.). Ces processus se sont accomplis jusqu'à la fin du Dryas II.

REMARQUES FINALES

De ce qui précède il résulte que :

Le premier changement important de composition des ensembles mammaliens de nos régions survient dès le début du Quaternaire sous l'influence du refroidissement éburonien. L'événement de dispersion *Microtus pliocaenicus*, caractérisant la première moitié du Pléistocène inférieur, coïncide d'une part avec l'extinction de nombreuses espèces thermophiles, répandues au Pliocène final sur le territoire de la Roumanie, et, d'autre part, avec l'arrivée d'une série d'immigrants est-européens, habitants des espaces ouverts (*Allactaga* sp., *Citellus primigenius*, *Sicista praeloriger*, *Allocricetus bursae*, *Lagurus arankae*, *Canis* cf. *falconeri* et *Equus stenonis* cf. *senezensis*, dans une première étape, et *Spalax* sp., *Cricetus cricetus*, *Prolagurus praepannonicus*, un peu plus tard). En jugeant d'après la composition des faunes, le climat de cet intervalle du Pléistocène inférieur a présenté une alternance de phases tempérées, à légère nuance continentale, avec d'autres plus fraîches et probablement plus arides.

Un renouvellement tout aussi spectaculaire de la faune de nos contrées survient pendant la seconde moitié du Pléistocène inférieur — au Ménapien — lorsqu'on enregistre la pénétration d'une nouvelle vague d'immigrants, surtout de Gros Mammifères, et l'accélération des processus évolutifs dans les différentes lignées de Rongeurs (B-V). C'est dans cet intervalle que s'amorce la cladogenèse du genre *Microtus*, et que surviennent la différentiation de *Lagurus transylvanicus* et l'apparition de *Mimomys savini* et de *Mimomys pusillus blanci*. Au Bavélien, il y a eu des immigrations de moindre envergure (*Apodemus mystacinus* et *Hystrix* en

alternance avec *Lemmus* aff. *lemmus)*, marquant les fluctuations climatiques.

La documentation paléontologique suggère que le climat a été continental, au Ménapien, chaud et aride, pendant la moitié inférieure du Bavélien, et tempéré, à cachet continental estompé, à la moitié supérieure. Un bref épisode frais et humide, marqué par la réimmigration de *Lemmus*, s'interpose entre les deux fluctuations douces qui recouvrent la majeur partie du Bavélien.

Au cours du Pléistocène moyen a lieu l'extinction de toutes les espèces caractéristiques des faunes à *Mimomys* et leur remplacement par des formes plus évoluées, qui se développent au Pléistocène supérieur, certaines d'entre elles se maintenant jusqu'à nos jours. L'un des plus importants événements évolutifs de cet intervalle, c'est la substitution de *Mimomys savini* par son descendent présomptif, *Arvicola cantiana ;* elle marque le début du Toringien.

Ne nous arrêtons plus sur les bioévénements qui jalonnent les différentes étapes de cet intervalle, car ils ont été mentionnés dans le chapitre précédent. Relevons seulement certains aspects concernant le climat et son impact sur le biotique.

1. A partir de la seconde moitié du Cromérien le climat de nos régions devient de plus en plus sévère, en ce sens que — pendant les phases froides — on enregistre une diminution progressive de la température et de l'humidité. Cette accentuation des influences continentales a entraîné une forte extention des biotopes d'espaces ouverts et de là l'invasion de vagues successives d'immigrants steppiques, venant le plus souvent de l'Europe de l'est et plus rarement du bassin oriental de la Méditerranée. Ils sont accompagnés parfois par des formes arctiques, mais jamais par les genres *Lemmus* et *Dicrostonyx*.

Parmi ces immigrants on remarque certaines espèces de *Microtus (M.* ex gr. *hyperboreus-middendorffi*, au Glaciaire B du Cromérien, et *Microtus guentheri*, pendant l'Elstérien), qui présentent un degré d'évolution supérieur à celui des populations locales de ce genre.

Aussi peut-on déduire qu'à la différence du Pléistocène inférieur où l'évolution sur place des lignées de Rongeurs a joué un rôle important dans le renouvellement des faunes, pendant le Pléistocène moyen ce sont les migrations qui prennent le pas.

2. En étroite relation avec l'évolution du climat, on remarque l'apparition, au cours du Cromérien (? Glaciaire B du Complexe Cromérien) d'une différenciation biogéographique sensible. Tandis que dans l'est de la Roumanie, en Dobrogea (GD 4), les espaces ouverts de type steppe sèche prédominent et la faune est formée presque exclusivement d'espèces steppiques, les Lagurinés étant majoritaires, dans la région de Betfia (B-VII/4c) la forêt et la prairie tendent à s'équilibrer avec la steppe. De là, le développement important de *Microtus* gr. *arvalis-agrestis*, la diminution de la fréquence de *Lagurus transiens* et la persistance des espèces sylvestres en des pourcentages non négligeables.

Cette différentiation biogéographique se maintient jusqu'a la fin du Pléistocène. Et, en jugeant d'après les témoignages plus complets concernant les deux dernières glaciations, la faune de Dobrogea se distingue nettement des ensembles mammaliens du reste de la Roumanie,

non seulement par les hautes fréquences des formes steppiques (telles, *Lagurus lagurus*, *Eolagurus luteus*, *Allactaga major*, *Saiga*), mais aussi par leur grande diversité. Par sa composition, elle présente en échange plus d'affinités avec les faunes contemporaines de Crimée et du sud de la Plaine Russe.

BIBLIOGRAPHIE

1991 AGUSTI, J. & S. MOYA-SOLA, *Les faunes de Mammifères du Pléistocène inférieur et moyen de l'Espagne: Implications biostratigraphiques.* L'Anthropologie, **95**, 4, p. 753—764.

1975 BARTOLOMEI, G. et collab., *Pliomys lenki (Heller 1930) (Rodentia, Mammalia) en Europe.* Acta Zool. cracov., **XX**, 10, p. 393—467.

1965a BOLOMEY, A., *Contribution à la connaissance de la morphologie de Pliotragus ardeus.* Revue roum. Biol.-Zoologie, **10**, 5, p. 315—323.

1965b BOLOMEY, A., *Die Fauna zweier villafrankischer Fundstellen in Rumänien.* Ber. geol. Ges. DDR, **10**, 1, p. 77—88, Berlin.

1983 BOLOMEY, A., *L'homme et son environnement au Pléistocène.* In, Dumitrescu V. et collab., *Esquisse d'une préhistoire de la Roumanie.* Ed. St. Encicl., p. 12—18, Bucarest.

1972 CHALINE, J., *Les Rongeurs du Pléistocène moyen et supérieur de France.* Cahiers de paléontologie, Editions de CNRS, Paris, p. 1—410.

1984 CHALINE, J. & LAURIN, B., *Le rôle du climat dans l'évolution graduelle de la lignée Mimomys occitanus-ostramosensis (Arvicolidae, Rodentia) au Pliocène supérieur.* Geobios, Mém. spécial, **8**, p. 323—331.

1988 CORDY, J.-M., *Apport de la paléozoologie à la paléoécologie et la chronostratigraphie en Europe du nord-occidental.* L'Homme de Néandertal, **2**, Liège, p. 55—64.

1962—1963 DUMITRESCU, M. et al., *Peştera « La Adam », staţiune pleistocenă.* Lucr. Inst. Speol « E. Racoviţă », I—II, p. 229—284.

1983 FEJFAR, O. & HORACEK, I., *Zur Entwicklung der Kleinsäugerfaunen im Villanyium und Alt-Biharium auf dem Gebiet der CSSR.* Schriftenr. geol. Wiss., Berlin, 19/20, p. 111—207.

1990 FEJFAR, O. & HEINRICH, W.-D., *Proposed biostratigraphical division of the European continental Neogene and Quaternary based on muroid rodents (Rodentia, Mammalia).* Int. Symp. Evol. Phyl. Biostr. Arvicolids, p. 115—124, Praha.

1978 FERU, M., C. RADULESCO, P. SAMSON, *Biostratigraphie (Micromammifères) des dépôts plio-pléistocènes de la zone de Slatina (dép. d'Olt).* Trav. Inst. Spéol. « E. Racovitza », XVII, p. 117—134.

1979 — , *Biostratigraphie (Micromammifères) des dépôts plio-pléistocènes du domaine gétique de la Dépression Valaque.* Ibid., XVIII, p. 141—169.

1986 JANOSSY, D., *Pleistocene Vertebrate Faunas of Hungary.* Akad. Kiadó, Budapest, p. 1—208.

1987 KOENIGSWALD, W.v., H. TOBIEN, *Bemerkungen zur Altersstellung der pleistozänen Mosbach-Sande bei Wiesbaden.* Geol. Jb. Hessen, **115**, p. 227—237.

1992 KOENIGSWALD, W. v., O. FEJFAR, E. TCHERNOV, *Revision einiger alt- und mittelpleistozäner Arvicoliden (Rodentia, Mammalia) aus dem östlichen Mittelmeergebiet (Ubeidiya, Jerusalem und Kalymnos-Xi).* N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **184**, 1, p. 1—23.

1990 KOLFSCHOTEN, T. van, Review of pleistocene arvicolid faunas from the Netherlands. Int. Symp. Evol. Phyl. Biostr. Arvicolids, p. 255—274, Praha.

1933 KORMOS, T., *Revision der präglazialen Wühlmäuse von Gesprengberg bei Brasso in Siebenbürgen.* Paläont. Z., **15**, 1—21, Berlin.

1967 KOWALSKI, K., *Lagurus lagurus (Pallas 1773) and Cricetus cricetus (Linnaeus 1758) (Rodentia, Mammalia) in the Pleistocene of England).* Acta Zool. Cracov., **12**, p. 111—122.

1990 KOWALSKI, K. & NADACHOWSKI, A., *Review of fossil arvicolid faunas of Poland.* Int. Symp. Evol. Phyl. Biostr. Arvicolids, p. 297—304, Praha.

1941 KRETZOI, M., Die unterpleistozäne Säugetierfauna von Betfia bei Nagyvarad. Földt. Közl., **71**, p. 308—355.

1965 KRETZOI, M., *Die Nager und Lagomorphen von Voigtstedt in Thüringen und ihre chronologische Aussage.* Paläont. Abh., Abt. A, **II**, 2—3, p. 585—660.

1976 LOPEZ, N., J. MICHAUX & J. F. de VILLALTA, *Rongeurs et Lagomorphes de Bagur-2 (Province de Gérone, Espagne). Nouveau remplissage de fissure du début du Pléistocène moyen.* Acta Géol. Hispanica, **XI**, *2*, p. 46—54.

1990 MARKOVA, A. K., *Pleistocene microtheriofauna of European part of USSR.* Int. Symp. Evol. Phyl. Biostr. Arvicolids, p. 313—338, Praha.

1990 MASSINI, F. & D. TORRE, *Review of the Villafranchien arvicolids of Italy.* Ibid., p. 339—346.

1961 NECRASOV, O., SAMSON, P. & RADULESCO, C., *Sur un nouveau singe catarhinien fossile, découvert dans un nid fossilifère d'Olténie.* Ann. Sci. Univ. « Al. I. Cuza », Iaşi, II, **VII**, *2*, p. 401—416.

1982 NIKIFOROVA, K. V. et collab., *Schéma chronostratigraphique des dépôts pliocènes-anthropogènes de la partie européenne de l'URSS.* In, Schanzer, V. E., *Le Système Quaternaire*, **1**. « Nauka », Moscou (en russe).

1983 RADULESCO, C. & SAMSON, P., *La lignée Mimomys minor-coelodus (Rodentia, Mammalia) dans le Bassin Dacique.* Trav. Inst. Spéol. « E. Racovitza », XXII, p. 57—64.

1985 RADULESCO, C. & SAMSON, P., *Pliocene and Pleistocene Mammalian Biostratigraphy in south-eastern Transylvania (Romania).* Ibid., XXIV, p. 85—95.

1986 RADULESCO, C. & SAMSON, P., *Les Micromammifères du Pléistocène moyen de Gura Dobrogei-4 (dép. de Constanta, Roumanie).* Ibid., XXV, p. 67—83.

1975 SAMSON, P., *Les Equidés fossiles de Roumanie.* Geol. Romana, XIV, p. 165—351.

1966 SAMSON, P. & RADULESCO, C., *Sur la présence des Girafidés dans le Villafranchien supérieur de Roumanie.* N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **10**, p. 588—594.

1972 — , Découverte de dépôts à faune mindelienne dans les grottes de la Dobrogea centrale. Trav. Inst. Spéol. « E. Racovitza », XI, p. 317—326.

1975 STORCH, G., *Eine mittelpleistozäne Nager-Fauna von der Insel Chios, Ägäis (Mammalia: Rodentia).* Senckenbergiana biol., **56**, *4/6*, p. 165—189.

1980 STUART, A. J., *The Vertebrate Fauna from the interglacial deposits at Sugworth, near Oxford.* Phil. Trans. R. Soc. Lond., B, **238**, p. 87—97.

1981 STUART, A. J., *A comparison of the Middle Pleistocene Mammal Faunas of Voigtstedt (Thuringia, GDR) and West Runton (Norfolk, England).* Quartärpaläont., **4**, p. 155—163, Berlin.

1976 STUART, A. J. & WEST, R. G., *Late Cromerian Fauna and Flora at Ostend,* Norfolk. Geol. Mag. **113**, *5*, p. 469—473.

1970 TERZEA, E., *Sur l'apparition et l'évolution de quelques genres d'Arvicolidés (Rodentia) pendant le Pléistocène.* Livre du centenaire E. Racovitza, Ed. Academiei, Bucarest, p. 499—512.

1972a TERZEA E., *Remarques sur la morphologie dentaire et la répartition de Microtus nivalis Martins (Rodentia, Mammalia) dans le Pléistocène de Roumanie.* Trav. Inst. Spéol. « E. Racovitza », XI, p. 271—298.

1972b TERZEA E., *Sur la présence du genre Lemmus (Rodentia, Mammalia) dans le Pléistocène de la Roumanie.* Folia Quaternaria, **40**, p. 57—65, Krakow.

1973a TERZEA E., *Sur un nouveau genre d'Arvicolidés (Rodentia, Mammalia) du Pléistocène de Roumanie.* Livre du cinquantenaire de l'Inst. Spéol. « E. Racovitza », Edit. Academiei, Bucarest, p. 421—426.

1973b TERZEA E., *Les genres Rattus et Lemmus (Rodentia, Mammalia) dans le Pléistocène de Roumanie.* Ibid., p. 427—436.

1973c TERZEA E., *A propos d'une faune villafranchienne finale de Betfia (Bihor, Roumanie).* Trav. Inst. Spéol. « E. Racovitza », XII, p. 229—242.

1978a TERZEA E., *Epimeriones dacicus n. sp. (Rodentia, Mammalia) du Villafranchien supérieur de Roumanie.* Ibid., XVII, p. 135—138.

1978b TERZEA E., *Dépôt de remplissage et Mammifères quaternaires de « Peştera Urşilor » de Chişcău, dép. de Bihor.* Ibid., XVII, p. 139—144.

1984 TERZEA E., *Mammifères rares du Pléistocène inférieur de Betfia - XIII (Bihor, Roumanie).* Ibid., XXIII, p. 49—56.

1986 TERZEA E., *Chronologie des faunes pléistocènes supérieures du sud-ouest de la Roumanie.* Ibid., XXV, p. 85—101.

1987 TERZEA E., *La faune du Pléistocène supérieur de la grotte « Pestera Cioarei » de Borosteni (dép. de Gorj).* Ibid., XXVI, p. 55—66.

1988 TERZEA E., *La faune des Vertébrés du Pléistocène inférieur de Betfia -IX (dép. de Bihor, Roumanie).* Ibid., XXVII, p. 79—86.

1989 TERZEA E., Les Arvicolidés (Rodentia, Mammalia) du Pléistocène moyen de Chişcău-1 (*dép. de Bihor, Roumanie*). Ibid., XXVIII, p. 57—72.

1992 TERZEA E., *Apodemus mystacinus (Danford & Alston) (Rodentia, Mammalia) dans le Pléistocène inférieur final de Betfia-VII (Bihor, Roumanie).* Ibid., XXXI, p. 83—94.
1967 TERZEA E. & JURCSAK T., *Asupra unui nou punct fosilifer descoperit la Betfia.* Lucr. Inst. Speol. « E. Racoviță », IV, p. 193—209.
1968 TERZEA E. & JURCSAK T., *Bemerkungen über die mittelpleistozänen Faunen von Betfia.* Ber. deutsch. Ges. geol. Wiss., A, Geol. Paläont., **13**, p. 381—391.
1976 —, *Faune de Mammifères de Betfia-XIII (Bihor, Roumanie) et son âge géologique.* Trav. Inst. Spéol « E. Racovitza », XV, p. 175—185.
1977 TOPATCHEVSKI V. A. & SKORIK A. F., *Les Rongeurs de la faune du Tamanien du profil de Tiligul.* Izd. « Naukova Dumka », Kiev, p. 1—250 (en russe).
1985 ZAGWIJN W. H., *An outline of the Quaternary stratigraphy of the Netherlands.* Geol. Mijnbouw **64**, p. 17—24.
1980 ZAZHIGIN, V. S., *Late Pliocene and Anthropogene rodents of the south of western Siberia.* « Nauka », Moscow, p. 1—156 (en russe).

Institut de Spéologie « Emile Racovitza »
Bucarest
Reçu le 25 février, 1993