



HAL
open science

Malacofaunes Pléistocènes de Normandie

Nicole Limondin-Lozouet, Olivier Moine

► **To cite this version:**

Nicole Limondin-Lozouet, Olivier Moine. Malacofaunes Pléistocènes de Normandie. Presses Universitaires de Liège. Les environnements des occupations pléistocènes de Normandie (France) et des îles anglo-nomandes dans leur cadre chronologique, 145, , pp.279-313, 2023, ERAUL Etudes et recherches archéologiques de l'université de Liège, 978-2-87562-349-2. hal-04251759

HAL Id: hal-04251759

<https://hal.science/hal-04251759v1>

Submitted on 20 Oct 2023

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

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

CHAPITRE 14

MALACOFAUNES PLÉISTOCÈNES DE NORMANDIE

Nicole LIMONDIN-LOZOUET & Olivier MOINE

Généralités sur les malacofaunes continentales et les climats quaternaires

Le terme "malacofaune" est formé du mot grec "*malakos*" qui signifie "mou" et du mot "faune", qui assemblés répondent littéralement à la définition de "faune d'animaux à corps mou", ou plus couramment "faune de mollusques". Dans le cas présent, les malacofaunes continentales désignent les ensembles de coquilles de mollusques, terrestres et aquatiques, donc continentaux par opposition à marins, qu'il est possible de retrouver dans les sédiments qui se sont déposés durant le Quaternaire.

Les coquilles d'escargots et de limaces (certaines familles de limaces produisent en effet une coquille interne plate appelée "limacelle"), sont des fossiles très courants dans tous les dépôts sédimentaires carbonatés (limons, loess, sables, tufs, etc.). Il s'agit de microfossiles au même titre que les restes de petits vertébrés (rongeurs, poissons, grenouilles,...) ou que les tests d'ostracodes (crustacés d'eau douce), par opposition aux macrofossiles, qui désignent les ossements des grands mammifères (Bovidés, Cervidés, Ursidés,...), les empreintes de feuilles, etc.

L'émergence des espèces de mollusques continentaux actuels intervient au début du Quaternaire avec la mise en place du climat cyclique où alternent périodes froides (glaciaires) et phases chaudes (interglaciaires). Depuis, quelques espèces ont disparu mais dans l'ensemble les malacofaunes ont peu changé. Ainsi la connaissance des tolérances écologiques des mollusques actuels sert de base pour interpréter la signification environnementale des assemblages fossiles.

Prélèvement et analyse des coquilles fossiles

Les coquilles de mollusques sont présentes dans tous les types de dépôts quaternaires carbonatés: les limons, les sables, les loess, les tufs. La richesse fossilifère de ces formations est cependant inégale.

Certains milieux sont particulièrement favorables aux populations de mollusques, c'est le cas des tufs calcaires qui se forment à la faveur des résurgences de sources ou dans les rivières pendant les interglaciaires, et présentent les caractéristiques optimales pour le développement des malacofaunes: une humidité élevée, des températures douces et peu contrastées et une forte teneur en carbonate de calcium. Le volume des échantillons est donc fonction de la teneur coquillière des sédiments, il est compris entre 1 litre, dans les formations particulièrement riches, et 10 litres dans les dépôts à plus faible densité en coquilles tels que les dépôts glaciaires comme les loess.

En revanche, il est nécessaire de prélever à volume constant tous les échantillons d'une même séquence afin d'éviter les biais statistiques et de permettre la comparaison des abondances en individus et en diversité d'espèces dans un même site. De même, il est préférable d'adopter une mesure de volume homogène pour échantillonner les séquences lithologiques similaires et garantir la cohérence des comparaisons entre différents sites.

Le plus souvent les prélèvements sont réalisés en colonnes verticales continues selon un pas le plus constant possible, entre 5 et 10 cm, tout en étant adapté à l'épaisseur des niveaux stratigraphiques. Ce type de prélèvement permet une approche dynamique à haute résolution de l'évolution des malacofaunes, et donc des paléoenvironnements, en association avec les changements sédimentaires observés.

Le matériel prélevé est ensuite tamisé à l'eau sur une maille de 0,4 à 0,5 mm. La finesse de cette maille est indispensable pour éviter la perte des espèces de petite taille (≤ 1 mm), et des fragments comme les apex (sommet des coquilles) et les ouvertures (orifice à la base de la coquille par lequel l'animal entre et sort) qui sont essentiels au dénombrement des individus (fig. 215).

Il est important de ne pas sous-estimer la présence des petites espèces dans les comptages sous peine de biaiser l'interprétation paléoenvironnementale des assemblages fossiles. Les refus de tamis sont séchés à température ambiante puis triés sous la loupe binocu-

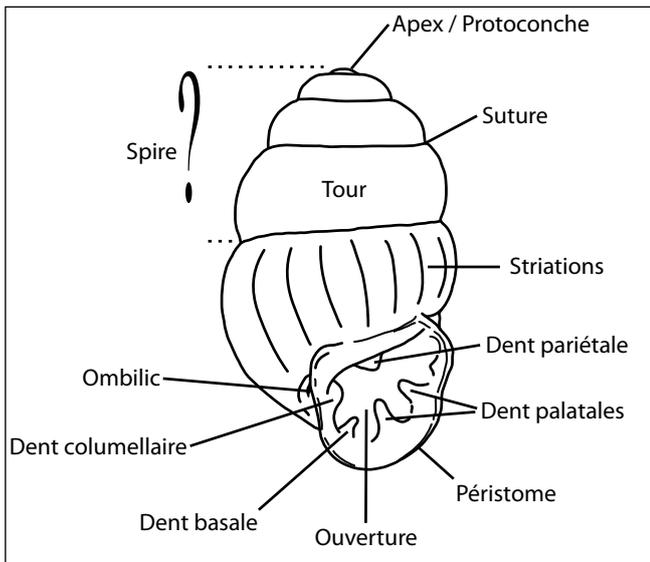


Figure 332 - A) Termes utilisés pour la description des coquilles, d'après Evans (1972) modifié ; B) À fort grossissement les coquilles de mollusques présentent des stries de croissance spirales (qui suivent l'enroulement) ou longitudinales (qui recoupent les tours de spire) qui forment un décor propre à chaque espèce.

Figure 332 - A) Shell description terminology, from Evans (1972) modified. B) Highly magnified, shells show spiral striations (following coiling) or longitudinal growth lines (crossing whorls), which are specific to each taxa.

laire pour en extraire les coquilles entières et les fragments. Ils sont identifiés, le plus souvent jusqu'au rang taxonomique de l'espèce, grâce à la morphologie et à la micro-sculpture (fig. 332).

En l'absence de coquilles entières ou de fragments unitaires (apex, ouvertures), des protocoles basés sur le décompte des fragments de tours permettent d'estimer le nombre d'individus (Ložek 1986; Puisségur 1976). Les effectifs des espèces sont ensuite compilés dans un tableau général ordonné par échantillons.

Interprétations paléoenvironnementales

L'étude des assemblages de faunes modernes a permis d'établir plusieurs classifications des espèces de mollusques continentaux en groupes sur la base de leurs préférences écologiques. En Europe, c'est principalement la classification établie par Ložek (1964) en ex-Tchécoslovaquie, reprise en Bourgogne par Puisségur (1976) qui fait référence (tab. 18), alors que celle de Sparks (1961) est plus utilisée au Royaume-Uni et en Irlande.

L'interprétation paléoenvironnementale des assemblages malacologiques repose sur des approches qualitatives et quantitatives qui sont abordées par diverses méthodes de traitement des données (Limondin-Lozouet 2002a). Les calculs de pourcentages sont utilisés pour tracer les diagrammes représentatifs des groupes écologiques, ou spectres écologiques, basés sur les proportions d'espèces et d'individus de chaque échantillon. Cette méthode permet d'apprécier facilement les variations des principaux biotopes composant le paysage. Les données peuvent également être illustrées par des histogrammes d'abondances (valeurs brutes) ou de proportions (pourcentages) des espèces, qui rendent compte de la dynamique de leurs populations le long des séquences sédimentaires. Ce type de traitement, qui montre les variations fines de la composition des malacofaunes (apparition, acmé, disparition des espèces), permet une interprétation environnementale et climatique plus détaillée. D'autres méthodes de statistiques descriptives sont aussi utilisées comme l'analyse factorielle des correspondances et les classifications ascendantes hiérarchiques, pour quantifier de manière relative les variations climatiques enregistrées par les malacofaunes. Par ailleurs, le calcul d'indices écolo-

giques de diversité ou d'équitabilité (indices de Simpson et de Shannon par exemple) permet d'apprécier respectivement l'évolution de la richesse et de l'équilibre des communautés de mollusques au cours du temps. Ces indices ont par exemple été utilisés pour mettre en évidence la relation entre les déséquilibres malacologiques et les facteurs responsables de ces perturbations (climatiques et/ou anthropiques). Il existe également des méthodes de quantification de paramètres climatiques (températures, précipitations) sur la base de la composition des assemblages malacologiques ou de la morphologie des coquilles, mais elles souffrent toutes de biais spécifiques rendant toujours leur utilisation plus ou moins fiable.

Variabilité climatique glaciaire-interglaciaire au Quaternaire

Le Quaternaire est caractérisé par une succession de "cycles climatiques" formés chacun par un couple comprenant une période interglaciaire (chaude) et la période glaciaire (froide) qui lui succède. Ces oscillations du climat résultent de changements du volume global des calottes de glace, en réponse aux variations des paramètres de l'orbite terrestre autour du Soleil. Au début du Quaternaire, entre 2,6 et 1,25 millions d'années, les cycles climatiques présentent une durée d'environ 40 000 ans. Suite à une période de transition aux causes encore inexplicées appelée "Transition du Pléistocène moyen", entre 1,25 et 0,7 millions d'années, la durée de ces cycles est passée à environ 100 000 ans. La courbe climatique de référence globale a été établie d'après les variations du volume des glaces enregistrées par les isotopes de l'oxygène dans les sédiments marins (fig. 333). On parle donc de stades isotopiques marins (SIM) pour désigner les périodes glaciaires et interglaciaires. Nous sommes actuellement dans une période interglaciaire qui a débuté il y a 10 000 ans: l'Holocène.

Représentation chronologique des malacofaunes pléistocènes en Normandie

Plus les cycles climatiques sont anciens, plus il est difficile de trouver des dépôts sédimentaires et les malacofaunes associées qui leur sont contemporaines. Ces formations ont en effet pu être érodées ou remobilisées postérieurement à leur mise en place,

Groupes écologiques	Sous-groupes	Caractéristiques écologiques / Habitats préférentiels
1 : Forestiers	F	Espèces exclusivement liées à la forêt
	F1	Espèces sans précision environnementale
	F2	Espèces indicatrices d'humidité et de chaleur
2 : Semi-forestiers	f	Espèces souvent présentes en forêt, mais qui ne sont pas liées uniquement à la forêt
	f(m)	Espèces ayant une certaine faculté d'adaptation
	f(s)	Espèces de forêts clairsemées à tendance steppique, avec souvent des rochers et de grosses pierres
	f(h)	Espèces d'endroits humides
3 : Forêt humide	FH	Espèces strictement liées à la forêt mais qui vivent toujours dans les stations très humides
4 : Steppiques	S	Espèces prospérant dans les stations sèches et ensoleillées; le plus grand nombre préfère les sols légers et profonds
	Sr	Espèces liées aux rochers calcaires
	S(f)	Espèces admettant une légère couverture sylvaïque
5 : Terrain découvert	D	Espèces vivant en terrain découvert, et qui s'accommodent aussi bien de la sécheresse que de l'humidité, du froid comme du chaud
6 : Xéro-thermiques	X	Espèces fréquentant les stations sèches et bien exposées, mais de préférence légèrement boisées
7 : Mésophiles	M	Espèces présentant de larges possibilités d'adaptation
	M(h)	Espèces ayant une préférence discrète pour une humidité supérieure à la moyenne
	M(fr)	Espèces ayant une préférence discrète pour la présence de rochers ou d'une légère couverture forestière
7' : Limaces		Arionidae, Limacidae et Milacidae On peut rattacher au groupe 7 : M ou 7M(h) l'ensemble des espèces. Les plus grosses espèces, comme <i>Arion rufus</i> L., <i>Limax maximus</i> L. et <i>Limax cinereoniger</i> Wolf sont plutôt à classer dans le groupe 2 : f(m) ou 2f(h).
8 : Hygrophiles	H	Espèces aimant l'humidité mais non obligatoirement liées au domaine aquatique
9 : Palustres	P	Espèces liées au domaine aquatique bien que n'ayant pas une respiration aquatique
10 : Aquatiques	A	Espèces aquatiques
	A1	Espèces préférant les eaux stagnantes riches en plantes : marécages, bras morts
	A2	Espèces préférant les marécages périodiques
	A3	Espèces préférant les eaux calmes de toutes sortes (des mares aux fossés jusqu'aux étangs et lacs), mais avec peu de plantes aquatiques
	A4	Espèces préférant les eaux courantes, des petits ruisseaux jusqu'aux grandes rivières
	A5	Espèces préférant les sources

Tableau 18 - Classification des espèces de mollusques terrestres et dulcicoles en fonction de leurs habitats préférentiels, d'après Ložek (1964) et Puisségur (1976).

Table 18 - Terrestrial and freshwater mollusc species classification according to their preferred habitats, from Ložek (1964) and Puisségur (1976).

causant la destruction partielle ou totale des coquilles. Dans le Pléistocène de Normandie, des faunes de mollusques continentaux sont recensées depuis le quatrième interglaciaire précédant le nôtre, il y a un peu plus de 400 000 ans, jusqu'à la dernière phase glaciaire, le Weichselien, qui constitue la dernière période du Pléistocène et qui s'est achevée il y a 10 000 ans (fig. 333). Sur ce laps de temps la représentation des malacofaunes est cependant très inégale. Si plusieurs épisodes apparaissent bien enregistrés sur divers gisements, d'autres ne sont documentés que par des cortèges mal conservés et pour certaines périodes aucun dépôt fossilifère n'a encore été retrouvé dans la région.

Trois interglaciaires seulement sont représentés par des malacofaunes continentales. Le premier est équivalent au stade isotopique marin (SIM) 11 de la chronologie marine, il est parfois nommé Holsteinien sur le continent (430 à 400 000 ans). Cet

interglaciaire est particulier par sa durée plus longue (30 000 ans contre 12 à 15 000 ans pour les autres phases tempérées), et son caractère chaud et humide. C'est le plus semblable à l'interglaciaire actuel au regard de la position orbitale de la Terre par rapport au Soleil. Le second interglaciaire correspond au SIM 7 (240 à 230 000 ans) dont la structure biphasée est assez caractéristique. Le troisième interglaciaire est l'Eemien (SIM 5e) (132 à 120 000 ans) qui est le dernier interglaciaire avant l'Holocène.

Trois périodes glaciaires sont représentées par des malacofaunes continentales. Les plus anciennes malacofaunes glaciaires de Normandie sont à l'heure actuelle attribuées au Saalien moyen (SIM 8) (299 000 à 253 000 ans). La seconde glaciation représentée est le Saalien supérieur (SIM 6) (197 000 à 132 000 ans), caractérisé par la plus forte avancée de la calotte de glace scandinave en Europe au cours des derniers 400 000 ans. La troisième est le Weichselien

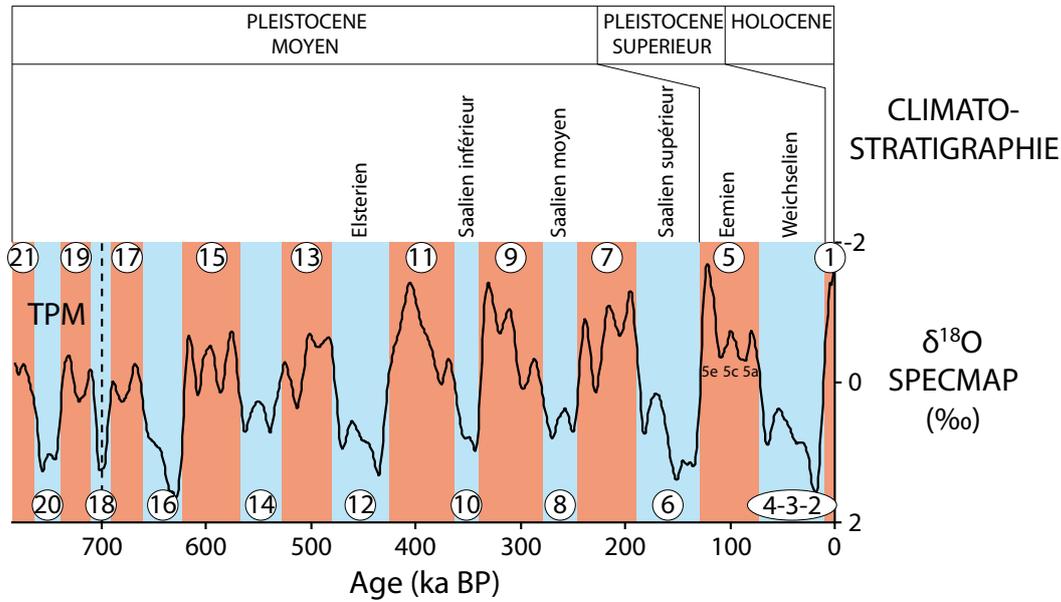


Figure 333 - Courbe composite des variations du $\delta^{18}O$ océanique (SPECMAP) reflétant les variations globales du volume des glaces (Imbrie *et al.* 1984) pour les derniers 800 000 ans. La numérotation des stades isotopiques marins (SIM) souligne l'alternance des périodes glaciaires (chiffres pairs) et interglaciaires (chiffres impairs). On notera la fin de la Transition du Pléistocène moyen (TPM) vers 0,7 millions d'années (ligne pointillée) sur la gauche du diagramme.
*Figure 333 - Synthetic curve of oceanic $\delta^{18}O$ variations (SPECMAP) reflecting global ice volume variations (Imbrie *et al.* 1984) for the last 800,000 years. Marine isotope stage (MIS) numbering underlines the alternation of glacial (even numbers) and interglacial (odd numbers) periods. Note the end of Middle Pleistocene Transition (MPT) around 0.7 Ma (dotted line) on the left of the diagram.*

(120 000 à 15 000 ans), dernière glaciation en date, qui s'étale sur quatre stades isotopiques marins (fin du SIM 5 au SIM 2). On distingue le Début Glaciaire weichselien (SIM 5d à 5a) (120 000 à 77 000 ans), période de transition entre l'optimum climatique interglaciaire, ou Eemien *sensu stricto* (SIM 5e), et les conditions pleinement glaciaires qui vont suivre. Le Pléniglaciaire weichselien (77 000 à 15 000 ans) est découpé en trois parties (inférieur, moyen et supérieur) en raison d'un adoucissement climatique notable (SIM 3) qui a lieu durant le Pléniglaciaire moyen entre 66 000 et 34 000 ans mais qui n'atteint pas l'intensité d'un interglaciaire.

Malacofaunes interglaciaires pléistocènes de Normandie

N. Limondin-Lozouet

Révolutions des malacofaunes interglaciaires

En Europe du Nord-Ouest la cyclicité climatique du Quaternaire a un effet majeur sur la distribution des organismes vivants. Chaque avancée de l'inlandsis scandinave et des glaciers des montagnes a provoqué le retrait des espèces animales et végétales vers des zones refuges plus méridionales, tandis qu'à l'inverse lors des périodes interglaciaires, les organismes ont recolonisé progressivement la zone septentrionale libérée des glaces. Autrement dit, si les glaciaires imposent des conditions trop rudes pour être supportées par un grand nombre d'espèces, les interglaciaires en revanche sont à chaque fois l'occasion d'un renouvellement de la faune et de la flore des territoires septentrionaux.

Aujourd'hui en Europe, la répartition géographique des espèces de mollusques continentaux est directement héritée de ces mouvements migratoires répétitifs liés aux cycles climatiques du Quaternaire. On observe ainsi un gradient de diversité décroissante très net depuis les régions méridionales jusqu'à la Scandinavie.

De plusieurs centaines d'espèces d'escargots terrestres recensées pour la France ou la Suisse (Falkner *et al.* 2002; Turner *et al.* 1998) on passe à une centaine pour les îles britanniques (Kerney *et al.* 1980) et seulement quelques dizaines pour la Suède et la Finlande (Kerney *et al.* 1983). Les régions englacées lors des phases froides, ainsi que leur périphérie sont celles qui ont subi les plus forts taux de changement de leur "stock biologique" au fil des successions climatiques.

La Normandie qui se trouvait dans la zone périglaciaire, c'est-à-dire le désert froid en bordure des glaciers, appartient à cette catégorie. La faune actuelle d'escargots terrestres de la région compte une centaine d'espèces (Collectif 2008).

La recolonisation des zones glaciaires et périglaciaires par les malacofaunes au moment des réchauffements postglaciaires est intimement liée à la dynamique de la végétation car les mollusques lui sont totalement inféodés. Ainsi lors de ces phases, apparaissent d'abord des communautés pionnières composées d'espèces dont les valences écologiques sont assez larges, qui témoignent du développement de la couverture végétale au sol dans des contextes de zones humides. En quelques siècles ces pionniers progressent soit vers le nord de l'Europe soit vers les refuges d'altitude et sont remplacés par des taxons plus thermophiles qui vont rapidement croître et se diversifier au rythme de l'expansion du couvert forestier. Le stade le plus abouti du développement de la forêt correspond à la phase optimum des interglaciaires et aux communautés malacologiques les plus diversifiées. Les études palynologiques des longues séquences lacustres ou marines qui couvrent plusieurs cycles climatiques nous renseignent sur l'évolution de la végétation (Reille & de Beaulieu 1994; de Beaulieu *et al.* 2006; Desprat *et al.* 2007) et permettent d'identifier en fin d'interglaciaire, une phase de régression forestière au cours de laquelle les feuillus cèdent la place à des forêts humides de conifères.

La caractérisation des malacofaunes associées à la dynamique interglaciaire s'appuie en priorité sur l'étude des successions récentes, tardiglaciaires et holocènes, qui sont les plus abondantes et les mieux conservées.

En Europe du Nord de nombreuses analyses ont permis d'élaborer un modèle de la réponse des malacofaunes aux variations climatiques entre le début de la dernière déglaciation et l'époque moderne pour différentes régions (Puisségur 1976; Kerney *et al.* 1980; Ložek & Cilek 1995; Preece & Bridgland 1999; Limondin-Lozouet 2002b; Alexandrowicz 2004). Ce schéma évolutif se révèle être une aide précieuse pour mieux comprendre et interpréter les faunes interglaciaires anciennes qui sont, en domaine continental, souvent conservées de façon plus lacunaire. La différence majeure entre l'Holocène et les interglaciaires du Pléistocène porte sur la forte influence de l'Homme sur les environnements. Cependant les modifications anthropiques à grande échelle, qui découlent de la sédentarisation des populations humaines et de leur expansion démographique, ne deviennent effectives qu'après l'optimum climatique interglaciaire c'est-à-dire vers 4000 ans avant notre ère à partir de l'Age du Bronze.

Ainsi jusqu'au milieu de l'Holocène le "modèle malacologique" répond à des contraintes strictement climatiques et peut être utilisé comme base de comparaison pour l'interprétation de phases tempérées anciennes au cours desquelles l'Homme était une composante de la biocénose au même titre que les autres communautés de grands mammifères.

Dans les grandes lignes la succession des malacofaunes interglaciaires se répète au fil des cycles climatiques, en revanche chaque période tempérée peut être caractérisée par des espèces particulières. En effet les mouvements migratoires imposés par les oscillations climatiques ont eu un impact biogéographique important. Beaucoup d'espèces ont connus de fortes variations de leur aire de distribution d'un interglaciaire à l'autre, certaines n'ont pas survécu et se sont éteintes. Enfin, le fractionnement des aires de distribution lors des glaciaires sur plusieurs zones refuges, a parfois débouché sur le développement de morphes différents voire conduit à une vraie spéciation.

Ainsi lorsque le nombre de dépôts est suffisant dans une région zoologiquement homogène, il est possible de définir la "signature malacologique" de chaque interglaciaire.

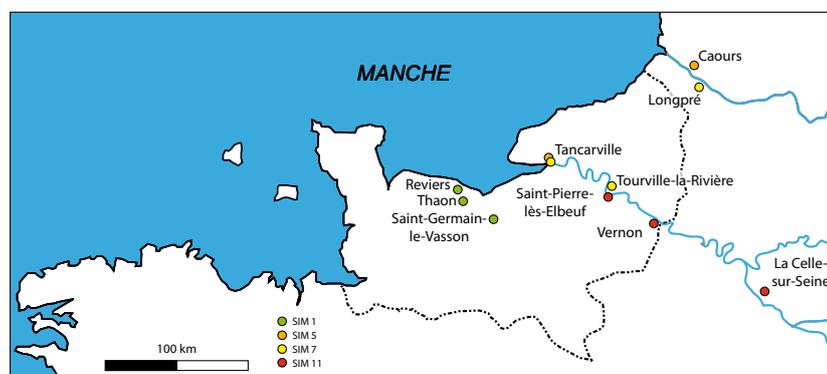


Figure 334 - Carte des sites à malacofaunes interglaciaires de Normandie et de quelques séquences pléistocènes proches citées dans le texte. Le code des couleurs se rapporte à la datation des gisements en référence à la chronologie des stades isotopiques marins (SIM) du plus récent (1) vers le plus ancien (11).

Figure 334 - Location map of interglacial sites with malacofaunas in Normandy and surrounding regions. Colors refer to the marine isotopic stages (MIS) chronology from the latest (1) to the earliest (11).

Répartition géographique et contexte sédimentaire

Les séries interglaciaires pléistocènes à malacofaunes continentales de Normandie sont toutes localisées dans la vallée de la Seine, de Vernon en amont jusqu'à la séquence de Tancarville vers l'aval (fig. 334). Elles sont formées par des dépôts estuariens et/ou fluviaux et se répartissent lithologiquement en deux ensembles les limons/sables et les tufs calcaires. Les études géomorphologiques menées sur l'étagement des terrasses fluviales dans le Nord de la France ont montré qu'il existe un lien direct entre la cyclicité du climat et la réponse sédimentaire (Lécolle 1989; Antoine 1994). Ainsi les dépôts fins des séquences alluviales correspondent-ils aux phases tempérées alors que durant les glaciaires les rivières charrient et déposent des nappes grossières de galets. Toutefois l'expression optimale des interglaciaires, c'est-à-dire la phase qui correspond au développement maximum des couverts forestiers, n'apparaît dans les séquences stratigraphiques qu'au sein des dépôts de tuf calcaires qui se construisent soit dans les rivières, soit à la faveur de résurgences de sources installées sur les versants et d'où les tufs descendent alors coiffer le sommet des séries alluviales.

Les phases limoneuses sont en position de plaine alluviale, et si leur teneur en calcaire est bonne, elles livrent des malacofaunes bien conservées qui peuvent être assez abondantes. Souvent ces environnements de berge sont composés par une mosaïque de biotopes qui vont des habitats aquatiques aux aires boisées en passant par diverses zones ouvertes plus ou moins humides. Les malacocénoses quaternaires fossilisées par les épandages de limon, rendent compte de la juxtaposition de ces micro-milieus variés. Elles composent des assemblages hétérogènes au sein desquels peuvent se côtoyer des espèces aquatiques, palustres, forestières et même parfois xérophiles. Certains éléments thermophiles de ces faunes permettent d'affirmer sans ambiguïté le caractère tempéré du climat mais la pluralité des contextes environnementaux rend parfois difficile l'identification d'une phase précise de la dynamique interglaciaire. Par ailleurs, les séries limoneuses de plaine sont souvent soumises aux irrégularités des écoulements fluviaux et peuvent subir des remaniements ou des érosions qui vont perturber l'enregistrement malacologique des variations environnementales.

En revanche les dépôts de tufs calcaires présentent plusieurs atouts majeurs. Ils se forment lentement, parfois sur plusieurs milliers d'années, et fossilisent *in situ* des communautés biologiques variées offrant ainsi des possibilités de comparaison de plusieurs bio-indicateurs sur des enregistrements peu perturbés par les hiatus de sédimentation ou les remaniements. Les malacocénoses successives des tufs sont beaucoup plus homogènes et permettent toujours d'identifier avec précision à quelle partie de l'interglaciaire elles correspondent. Les tufs calcaires sont par leur nature lithologique, extrêmement favorables à l'installation et au développement des populations malacologiques. Ils constituent le milieu le plus approprié pour étudier ces organismes qui y composent le groupe fossile le mieux et le plus régulièrement préservé. Ce constat donne à l'approche malacologique une importance toute particulière dans le cadre des études sur les phases tempérées, quand on sait que dans les milieux fluviaux jusqu'à aujourd'hui les optimums climatiques des interglaciaires ne sont re-

présentés que dans ces contextes. Enfin les tufs peuvent être datés directement (sur calcite) par plusieurs méthodes (radiométrie, luminescence...), ce qui donne la possibilité d'un calage chronologique précis de ces formations.

Quels interglaciaires en Normandie ?

Les plus anciennes malacofaunes interglaciaires connues pour la Normandie proviennent de dépôts de tufs calcaires que les datations font remonter à 400 000 ans, en équivalence avec le stade isotopique marin 11 (fig. 333). Deux sites, Saint-Pierre-lès-Elbeuf et Vernon, répondent à cette définition. Ils sont localisés à l'amont de Rouen, en rive gauche de la Seine à une quarantaine de kilomètres de distance. Dans la même zone de la vallée, le site de Tourville la Rivière livre une accumulation fluviale limoneuse à malacofaunes continentales qui a été datée du stade isotopique 7. Cette même période interglaciaire est également enregistrée dans la séquence de paléostuaire observée à Tancarville. Enfin, des témoins malacologiques du dernier interglaciaire (Eemien : stade isotopique 5e) ont été recensés sur une formation plus récente de Tancarville correspondant à une ancienne dune.

Ce bilan chronologique montre que la conservation des témoins des interglaciaires pléistocènes est très inégale. Seul le stade 11 est représenté par des tufs aux faunes riches, aucun dépôt du stade 9 ne nous est parvenu et les restes de l'Eemien sont très ponctuels et mal conservés.

À l'échelle du Bassin parisien, seule la terrasse supérieure de la vallée de la Somme livre, à la Ferme de Grâce, la trace de malacofaunes interglaciaires plus anciennes qui pourrait correspondre à une phase vieille d'un million d'années dans un contexte de limon fluviale. La partie normande de la vallée de la Seine présente deux faciès forts différents. Dans son cours moyen les terrasses ne sont pas étagées mais emboîtées latéralement, les 16 replats identifiés sont datés entre le Pléistocène moyen et l'Holocène (Lécolle 1989). En aval, de Rouen au Havre, on retrouve un système classique de terrasses étagées mais à la différence de la vallée de la Somme (Antoine 1994) chaque cycle climatique n'est pas représenté par une terrasse alluviale (Lautridou *et al.* 1999). Ainsi les chances de retrouver des dépôts interglaciaires antérieurs au milieu du Pléistocène moyen semblent-elles bien compromises.

Par ailleurs, les tufs, qui sont les meilleurs témoins des interglaciaires, sont aussi des édifices très circonscrits en étendue et fragiles face à l'érosion. De plus, certains ont subi une destruction anthropique partielle par l'exploitation en carrière de leur faciès induré, intéressant pour la construction des édifices, dès le Moyen Age. Ces facteurs réduisent encore les chances de trouver à l'avenir davantage de témoins des interglaciaires anciens.

En revanche, outre le stade 11, les tufs interglaciaires à mollusques sont nombreux pour l'Holocène, en particulier dans les petites vallées de la plaine de Caen (Clet *et al.* 1990; Limondin-Lozouet *et al.* 2005; Lespez *et al.* 2005). La séquence de 10 mètres d'épaisseur de Saint-Germain-le-Vasson a fourni la succession type pour l'évolution des malacofaunes de la première moitié du Postglaciaire. Cette référence est valable non seulement pour la Normandie mais aussi pour toutes les vallées du Bassin Pa-

risien et présente de fortes similitudes avec les séries voisines de Grande-Bretagne (Limondin-Lozouet & Preece 2004). Elle est de première importance pour comprendre et interpréter les successions malacologiques des tufs pléistocènes.

Les tufs calcaires du stade 11

Saint-Pierre-lès-Elbeuf

Le tuf de Saint-Pierre-lès-Elbeuf est une formation géologique remarquable par les scientifiques dès le XIX^e siècle pour sa très riche faune de mollusques continentaux. De nombreux malacologues se sont penchés sur cette collection et l'historique de leurs études peut se décliner en trois phases.

La publication de Breuil en 1952 présente un bilan de la première période. On y trouve une liste synthétique de 43 espèces, qui se décomposent en 34 terrestres et 9 aquatiques, établie par l'anglais A.S. Kennard. Outre ses propres données tirées des récoltes de Breuil, ce dernier y reprend les premières déterminations de la faune de Saint-Pierre réalisées par J. Dautzenberg en 1896 et complétées par celles de L. Germain (1908, 1909). Dans son commentaire original L. Germain souligne la similitude de la faune de Saint-Pierre avec celles de Vernon et de la Celle-sous-Moret, une épaisse formation de tuf localisée plus en amont dans la vallée de la Seine, au sud de Fontainebleau (fig. 334). Déjà il propose la mise en contemporanéité des trois gisements sur la base des arguments paléontologiques.

La deuxième période d'étude des malacofaunes de Saint-Pierre est synthétisée dans la publication de Rousseau *et al.* en 1992. On y trouve la liste dressée par J.-J. Puisségur dès 1974 (in Lautridou *et al.* 1974a) qui monte à 53 le nombre d'espèces recensées avec 40 terrestres et 13 aquatiques. J.-J. Puisségur a décrit dans le détail l'environnement de forêt humide reflétée par la malacocénose et démontré le caractère interglaciaire du climat contemporain de ces faunes.

La grande originalité des faunes de Saint-Pierre réside dans la présence d'espèces éteintes et l'occurrence de plusieurs taxons dont la répartition géographique est aujourd'hui très éloignée de la région. Fait remarquable, une des espèces de gastéropodes récoltée dans le tuf de Saint-Pierre se révèle être inconnue. Elle est décrite par Rousseau et Puisségur (1989) et dédiée au quaternariste Frank Bourdier sous le nom de *Aegopinella bourdieri* (fig. 335). L'importance de cette découverte se mesure au fait que le nombre d'espèces nouvelles décrites au XX^e siècle dans les faunes terrestres quaternaires européennes se compte sur les doigts d'une seule main !

Avec les années 2000 débute la troisième phase des études malacologiques de Saint-Pierre. On peut citer d'abord le travail de Preece et Meijer (2002) qui permet d'ajouter *Zonitoides sepultus* à la liste de la faune. L'espèce est recensée à partir d'un spécimen retrouvé dans la collection de Kennard conservée au Natural History Museum de Londres, et révisée par les deux auteurs à l'occasion d'un travail sur l'occurrence de ce taxon éteint dans les dépôts quaternaires européens. Enfin en 2004, le tuf de Saint-Pierre fait l'objet d'un nouvel échantillonnage malacologique dans le cadre d'un programme de recherche sur les formations interglaciaires du Pléistocène dans les vallées du Bassin parisien. Cette nouvelle



Figure 335 - *Aegopinella bourdieri* Puisségur & Rousseau, 1989. Cette espèce nouvelle décrite du tuf de Saint Pierre-lès-Elbeuf, n'est pour l'instant recensée que dans la vallée de la Seine et uniquement dans les formations de tuf du stade 11 à Saint-Pierre, Vernon et La Celle. Échelles 1 mm, individu adulte et jeune, échantillon 3-2004 Saint-Pierre-lès-Elbeuf, (clichés P. Lozouet).

Figure 335 - *Aegopinella bourdieri* Puisségur & Rousseau, 1989. This species was described from the tufa at Saint-Pierre-lès-Elbeuf and occurs only in the Seine valley tufa deposits dated from MIS 11 (Saint-Pierre, Vernon, La Celle). Scales 1 mm, adult and young specimens, sample 3-2004 Saint-Pierre-lès-Elbeuf (photos P. Lozouet).

étude s'est accompagnée de la révision des anciennes collections dans lesquelles se trouvaient des spécimens récoltés dans le tuf de Saint-Pierre: Kennard (Londres), Puisségur (Montpellier) et Munier-Chalmas (Paris), pour aboutir à une nouvelle liste complétée et corrigée de 60 espèces réparties en 47 terrestres et 13 aquatiques (Limondin-Lozouet *in* Cliquet *et al.* 2009).

Le tuf de Saint-Pierre s'est formé en bordure d'un petit cours d'eau, l'Oison, affluent de la Seine. Le dépôt calcaire est inséré dans l'importante séquence de loess, stratotype du Pléistocène moyen et récent (Lautridou *et al.* 1974a; Cliquet *et al.* 2009). Sa position stratigraphique entre les paléosols IV et III permet de le mettre en équivalence avec le stade 11 de la chronologie isotopique marine, vers 400 000 ans (fig. 336). Le tuf repose sur une couche de sable blanc d'environ 1 mètre d'épaisseur qui recouvre le paléosol Elbeuf IV, et se développe sur environ 50 cm (fig. 220). Le nouvel échantillonnage en 2004 a été réalisé selon deux stratégies. La première a porté sur la prise de 8 prélèvements de 10 litres tous les 10 cm en colonne continue couvrant le sommet du sable blanc et le tuf afin d'observer une éventuelle évolution des malacofaunes au sein du dépôt. La base des sables et le sommet du tuf, très altérés, se sont révélés stériles à l'examen macroscopique de terrain et n'ont pas été échantillonnés (fig. 337). En parallèle un échantillon plus volumineux de 30 litres, a été pris dans la partie non altérée du tuf afin d'obtenir un assemblage abondant et le plus exhaustif possible de la malacofaune (tab. 19). Seuls les résultats majeurs de cette analyse sont rappelés ci-après, les données détaillées de cette étude ayant déjà été publiées par ailleurs (Cliquet *et al.* 2009).

Les malacofaunes de Saint-Pierre sont très homogènes dans toute l'épaisseur du tuf et ne présentent aucune variation notable. Cette observation suggère une accumulation relativement rapide du dépôt. La malacocénose, très riche (plusieurs centaines de coquilles par prélèvement) et très diversifiée (60 espèces) est fortement dominée par les mollusques de milieu fermé (48 % des espèces et 80 % des individus: fig. 338). Elle apparaît représentative d'un biotope forestier développé. Ce type d'environnement implique une corrélation du tuf de Saint-Pierre avec la phase optimale de l'interglaciaire. La présence d'un cortège particulier d'espèces disparues ou dont la répartition actuelle est océanique, méridionale et centre-européenne (fig. 339) a permis de définir un habitat de forêt humide assez dense. Cette interprétation est renforcée par la présence, dans le cortège secondaire, d'espèces attirées par les habitats humides mais où les mollusques de milieu ouvert et sec sont totalement absents.

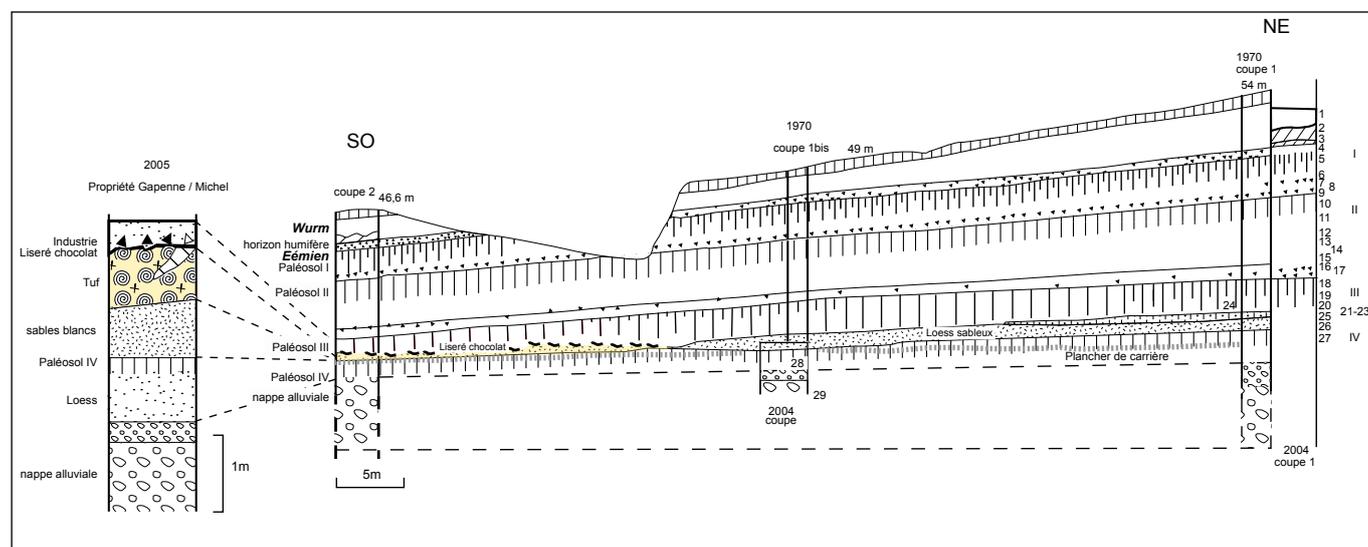
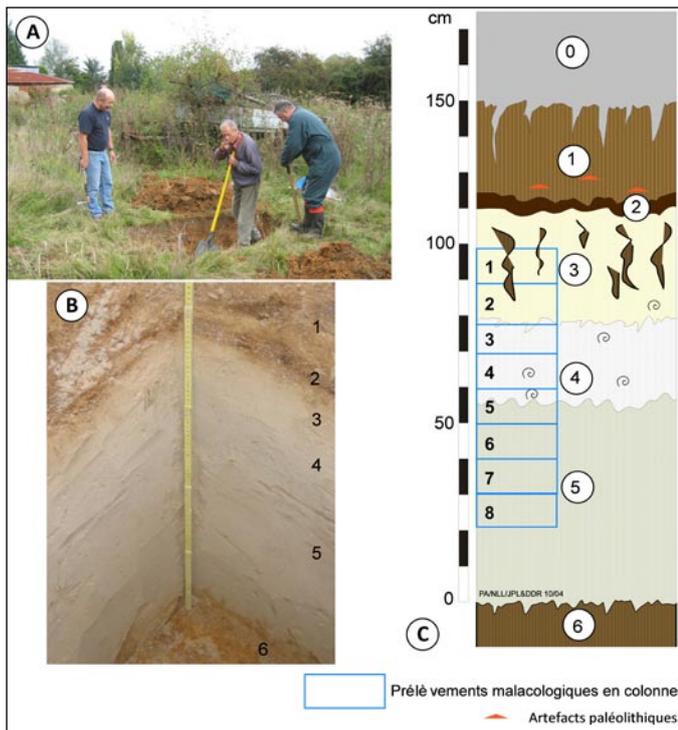


Figure 336 - Saint-Pierre-lès-Elbeuf, position du tuf dans la séquence loessique entre les paléosols Elbeuf IV et III (d'après Lautridou *et al.* 1974a).

Figure 336 - Saint-Pierre-lès-Elbeuf, position of the tufa deposit within the loess sequence between palaeosols Elbeuf IV and III (after Lautridou *et al.* 1974a).



Le tuf de Saint-Pierre livre donc une faune malacologique très intéressante car riche en éléments exogènes, qui témoigne d'une phase tempérée maximale.

Sa faible épaisseur ne permet cependant pas d'aborder la dynamique environnementale de l'interglaciaire, il représente un instantané sans doute partiel de l'optimum interglaciaire.

Figure 337 - Échantillonnage du tuf de Saint-Pierre-lès-Elbeuf en 2004: A: Creusement du sondage; B: Profil dans le tuf; C: Stratigraphie détaillée avec position de la colonne de prélèvements malacologiques: 0 – Horizon humifère de surface; 1 – Limon loessique argileux compact non calcaire, base du sol Elbeuf III; 2 – Petit niveau d'argile brun noir compact; 3 – Tuf granulaire altéré, brunâtre à passées argileuses et grosses bioturbations remplies par les niveaux 1 et 2; 4 – Tuf granulaire, fin, blanc à nombreux mollusques; 5 – Sable quartzeux blanc gris avec petits fragments de silex épars; 6 – Limon sablo-argileux brun orangé non calcaire, sommet du sol Elbeuf IV.

Figure 337 - Sampling of Saint-Pierre-lès-Elbeuf tufa deposit in 2004: A - Pit excavation; B - Tufa profile; C - Detailed stratigraphy with location of malacological samples: 0 - Modern humic horizon; 1 - Non calcareous and compact loessic clayey loam, base of Elbeuf III soil; 2 - Fine dark brown clay horizon; 3 - Brownish altered granular tufa with clayey lenses and large bioturbations filled in with units 1 and 2; 4 - White fine granular tufa with numerous shells; 5 - White grey quartz sand with flint fragments; 6 - Non calcareous brown orange sandy clayey loam, top of Elbeuf IV soil, palaeosols Elbeuf IV and III.

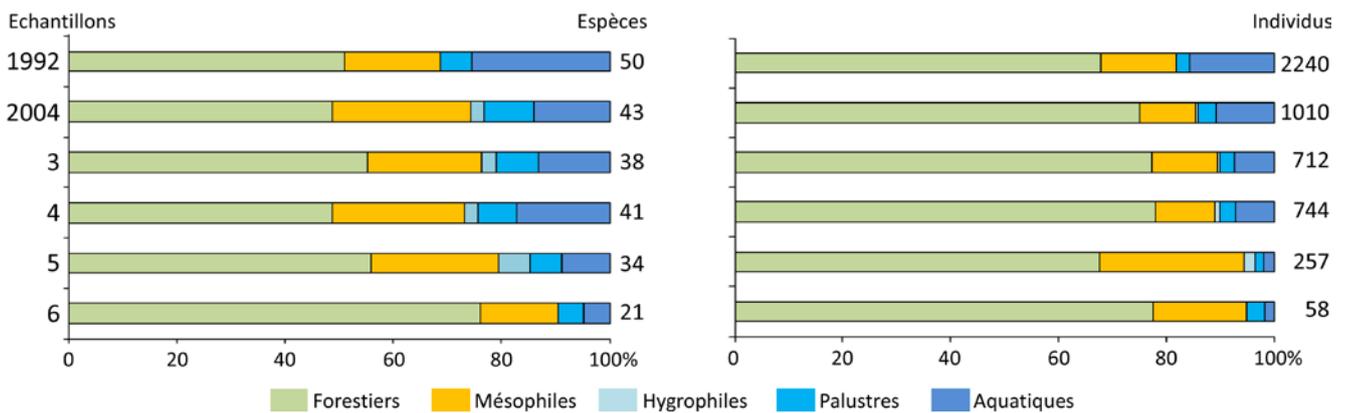


Figure 338 - Saint-Pierre-lès-Elbeuf, spectres des malacofaunes : les espèces d'escargots sont réparties dans différentes catégories en fonction de leurs affinités écologiques. Pour chacun des échantillons on calcule le pourcentage que représente chaque groupe en fonction du nombre d'espèces puis du nombre d'individus recensés. Les spectres malacologiques de Saint-Pierre sont très homogènes et correspondent sans doute à une phase d'accumulation assez courte. Les mollusques forestiers sont les plus abondants, le cortège secondaire est composé d'espèces à valence écologique plus large mais qui sont toutes attirées par des milieux humides. Les taxons xérophiles sont absents. La proportion plus importante des aquatiques dans l'échantillon de 1992 que dans la série plus récente correspond à une variation locale liée à la proximité du point d'échantillonnage par rapport au cours d'eau. Les malacofaunes de Saint-Pierre sont représentatives d'un biotope forestier humide.

Figure 338 - Saint-Pierre-lès-Elbeuf, malacological spectra: snail species are distributed within the different categories according to their ecology. For each sample percentages of ecological groups are calculated after their numbers of species and numbers of shells. The malacological spectra from Saint-Pierre appear very homogeneous and thus correspond to a short accumulation phase. Forest snails are the most abundant, the other species can withstand a larger range of temperature but require humid habitats. Xerophilous taxa are absent. The higher proportion in aquatic molluscs within the 1992 sample than within the recent one corresponds to a local variation linked to the proximity of the sampling locus from the stream. Malacofaunas from Saint-Pierre are representative of a humid forest.

Vernon

Le tuf de Vernon est également connu depuis longtemps par les paléontologues pour sa faune de mollusques et ses empreintes foliaires signalées dès 1898 par Dollfus. Son premier inventaire liste un certain nombre d'essences végétales tempérées voire méditerranéennes (noisetier, saule, buis, figuier) et des assemblages de mollusques de milieu forestier qui contiennent notamment plusieurs des espèces disparues ou exogènes déjà signalées à Saint-Pierre (tab. 19, page 288). Dès cette époque les deux tufs sont mis en équivalence chronologique et corrélés à celui de La Celle, situé un peu plus en amont, en Seine-et-Marne. Une autre découverte importante, soulignée par Bourdier (1969), est la récolte d'un biface acheuléen dans le tuf de Vernon en 1921

par G. Poulain, qui est sans doute une des plus anciennes traces de la présence humaine en Normandie.

Le tuf est localisé sur la commune de Vernon, dès les années 1980 il se trouvait inclus dans une zone très urbanisée et n'était plus visible que partiellement le long de la rue des Moulins (Lécolle *et al.* 1990). La formation s'adosse sur le versant et, dans sa partie haute, repose sur la craie sénonienne (fig. 340).

Le tuf présente une succession de faciès pulvérulents qui surmontent une couche indurée à empreintes de feuilles. Cette dernière n'a jamais été traversée par les sondages mais les niveaux supérieurs ont été échantillonnés à deux reprises pour l'étude malacologique, une première fois en 1972 et une seconde en 1987 (fig. 341).

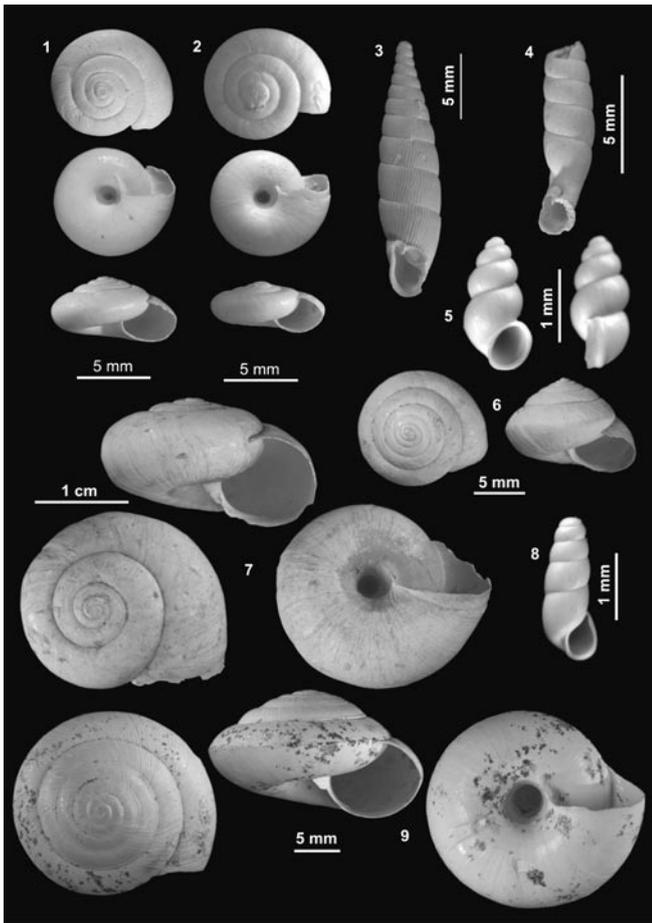


Figure 339 - Espèces de gastéropodes caractéristiques du stade 11, aujourd'hui éteintes ou hors de leur zone de répartition moderne, représentatives du biotope de forêt humide qui se développe en Normandie au moment de l'optimum climatique de cet interglaciaire. 1 - *Retinella (Lyrodiscus) elephantium* (Bouguignat 1869), cette espèce disparue a donné son nom à l'assemblage malacologique du stade 11. 2 - *Zonitoides sepultus* Ložek, 1964, espèce disparue caractéristique des dépôts normands, elle n'est en effet à ce jour recensée dans le nord de la France qu'à Vernon et Saint-Pierre-lès-Elbeuf. 3 - *Macrogastra ventriosus* (Draparnaud 1801), espèce forestière actuellement centre-européenne. 4 - *Nemiatlanta pauli* (Mabille 1865), aujourd'hui cette Clausilie présente une distribution très limitée aux Pyrénées atlantiques ; parmi les sites du stade 11 elle n'a été récoltée qu'à Saint-Pierre-lès-Elbeuf. 5 - *Belgrandia marginata* (Michaud 1831), gastéropode aquatique typique des sources, de répartition moderne méditerranéenne. 6 - *Hygromia limbata* (Draparnaud 1805), sa répartition actuelle est concentrée sur la façade atlantique. 7 - *Bradybaena chouquetiana* (Tournouër 1877), espèce disparue connue uniquement des gisements de la vallée de la Seine, La Celle et Saint-Pierre-lès-Elbeuf. 8 - *Platyla similis* (Reinhardt 1880), aujourd'hui on ne trouve ce petit escargot que dans le sud-est de l'Europe. 9 - *Aegopsis acieformis* (Klein 1846), espèce éteinte.

Figure 339 - Gastropod species, extinct or beyond their modern range, typical from MIS 11. These molluscs are part of the malacological assemblage that develops in humid forest during the climatic optimum of this stage in Normandy. 1- *Retinella (Lyrodiscus) elephantium* (Bouguignat 1869), this extinct species gave its name to the malacological assemblage of stage 11. 2 - *Zonitoides sepultus* Ložek, 1964, this extinct species is typical of Norman deposits, and is up to now only known in northern France from Vernon and Saint-Pierre-lès-Elbeuf. 3 - *Macrogastra ventriosus* (Draparnaud 1801), forest species of central Europe. 4 - *Nemiatlanta pauli* (Mabille 1865), the modern range of this species is very limited to south-western France; during stage 11 it is known only from Saint-Pierre-lès-Elbeuf. 5 - *Belgrandia marginata* (Michaud 1831), this is an aquatic species living in springs, its modern range is Mediterranean. 6 - *Hygromia limbata* (Draparnaud 1805), modern atlantic species. 7 - *Bradybaena chouquetiana* (Tournouër 1877), extinct species known only in the Seine valley at La Celle and Saint-Pierre-lès-Elbeuf. 8 - *Platyla similis* (Reinhardt 1880), today this snail lives only in southeastern Europe. 9 - *Aegopsis acieformis* (Klein 1846), extinct species.

Le bilan de ces études a été publié deux fois (Lécolle *et al.* 1990; Rousseau *et al.* 1992). Plus récemment, la collection de J.-J. Puisségur a fait l'objet d'un nouvel examen et conduit à une révision des listes de faunes de plusieurs gisements dont le tuf de Vernon (Limondin-Lozouet & Antoine 2006), qui permet aujourd'hui de proposer une liste d'une soixantaine de taxons pour ce site (tab. 19).

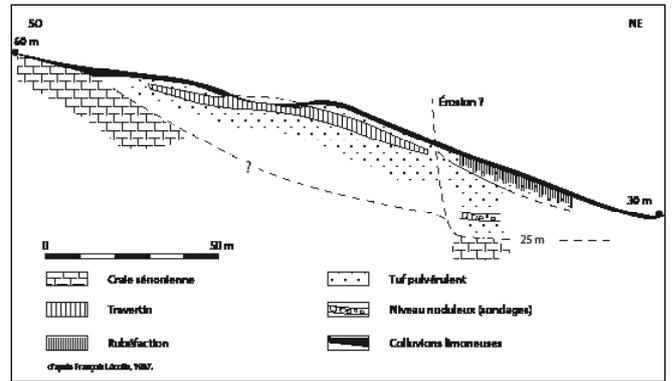


Figure 340 - Coupe du tuf de Vernon relevée par F. Lécolle (d'après Lécolle *et al.* 1990, modifié; D.A.O. B. Fauq, MC).

Figure 340 - Tuff section at Vernon (after Lécolle *et al.* 1990 modified; D.A.O. B. Fauq, MC).

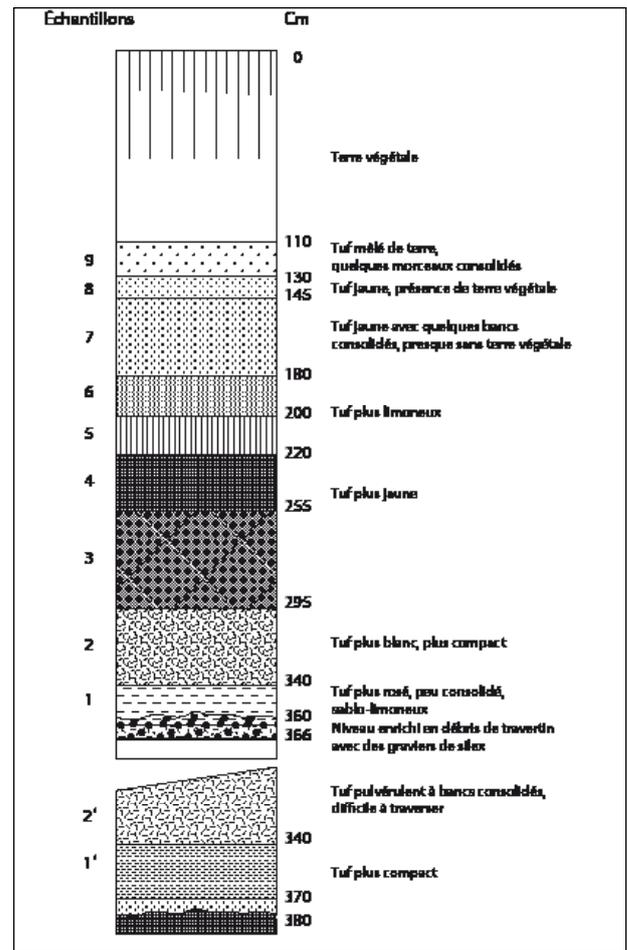


Figure 341 - Profil échantillonné en 1987 dans le tuf de Vernon relevé par D.-D. Rousseau (d'après Rousseau *et al.* 1992 modifié; D.A.O. F. Fauq, MC).

Figure 341 - Sampled profile at Vernon in 1987 drawn by D.-D. Rousseau (after Rousseau *et al.* 1992 modified; D.A.O. B. Fauq, MC).

Les malacofaunes de Vernon sont très comparables à celles du tuf de Saint-Pierre-lès-Elbeuf tant par la présence des mêmes espèces exogènes ou éteintes que par la composition des assemblages qui renvoient l'image d'un environnement forestier dense. La formation de Vernon est cependant plus épaisse et permet, à la différence du dépôt de Saint-Pierre, d'aborder la dynamique environnementale de l'interglaciaire. Ainsi, la séquence échantillonnée pour la malacologie représente 2,5 m de tuf.

Les malacofaunes prélevées en colonne lors du sondage de 1987 rendent compte d'une évolution progressive au cours de laquelle

Tufs MIS 11 de Normandie	St Pierre E.	Vernon
Forestiers		
<i>Platyla polita</i> (Hartmann, 1840)	x	x
<i>Platyla similis</i> (Reinhardt, 1880)	x	x
<i>Pomatias elegans</i> (Müller, 1774)		x
<i>Carychium tridentatum</i> (Risso, 1826)	x	x
<i>Azeca goodalli</i> (Férussac, 1821)		x
<i>Leiostryla anglica</i> (Férussac, 1821)		x
<i>Sphyradium doiolium</i> (Bruguière, 1792)		x
<i>Vertigo pusilla</i> (Müller, 1774)	x	
<i>Acanthinula aculeata</i> (Müller, 1774)	x	x
<i>Ena montana</i> (Draparnaud, 1801)	x	x
<i>Discus rotundatus</i> (Müller, 1774)	x	x
<i>Discus ruderatus</i> (Hartmann, 1821)		x
<i>Vitrea crystallina</i> (Müller, 1774)	x	
<i>Aegopis acieformis</i> (Klein, 1846)	x	x
<i>Aegopinella bourdieri</i> (Rousseau et Puisségur, 1989)	x	x
<i>Aegopinella nitidula</i> (Draparnaud, 1805)	x	x
<i>Aegopinella pura</i> (Alder, 1830)	x	x
<i>Retinella (Lyrodiscus) elephantium</i> (Bourguignat, 1869)	x	x
<i>Oxychilus navarricus</i> (Bourguignat, 1870)	x	x
<i>Vitrea crystallina</i> (Müller, 1774)		x
<i>Zonitoides sepultus</i> (Lozek, 1964)	x	x
<i>Neniatlanta pauli</i> (Mabille, 1865)	x	
<i>Cochlodina laminata</i> (Montagu, 1803)		x
<i>Ruthenica filigrana</i> (Rossmässler, 1836)		x
<i>Macrogastra ventricosa</i> (Draparnaud, 1801)	x	x
<i>Macrogastra plicatula</i> (Draparnaud, 1801)	x	
<i>Clausilia bidentata</i> (Ström, 1765)	x	x
<i>Clausilia cruciata</i> (Studer, 1820)		x
<i>Clausilia pumila</i> (Pfeiffer, 1828)	x	x
<i>Balea buplicata</i> (Montagu, 1803)		?
<i>Fruticicola fruticum</i> (Müller, 1774)	x	x
<i>Bradybaena chouquetiana</i> (Toumouër, 1877)	x	x
<i>Monachoides incarnatus</i> (Müller, 1774)	x	x
<i>Hygromia limbata</i> (Draparnaud, 1805)	x	x
<i>Helicodonta obvoluta</i> (Müller, 1774)	x	x
<i>Arianta arbustorum</i> (Linné, 1758)	x	x
<i>Helicigona lapicida</i> (Linné, 1758)	x	x
<i>Cepaea nemoralis</i> (Linné, 1758)	x	x
Milieu ouvert		
<i>Pupilla muscorum</i> (Linné, 1758)	x	
<i>Vallonia costata</i> (Müller, 1774)	x	x
<i>Vallonia pulchella</i> (Müller, 1774)		x
<i>Helicella sp.</i>		?
<i>Cornu aspersum</i> (Müller, 1774)		?
Mésophiles		
<i>Lauria cylindracea</i> (Da Costa, 1778)	x	
<i>Punctum pygmaeum</i> (Draparnaud, 1801)	x	x
<i>Vitrina pellucida</i> (Müller, 1774)	x	x
<i>Clausilia rugosa</i> (Draparnaud, 1801)	x	x
<i>Monacha cartusiana</i> (Müller, 1774)	x	x
<i>Cochlicopa lubrica</i> (Müller, 1774)	x	x
<i>Vitrea contracta</i> (Westerlund, 1871)	x	x
<i>Oxychilus cellarius</i> (Müller, 1774)	x	x
<i>Euconulus fulvus</i> (Müller, 1774)	x	x
<i>Trochulus hispidus</i> (Linné, 1758)	x	x
<i>Limaces</i>	x	x
Hygrophiles		
<i>Succinella oblonga</i> (Draparnaud, 1801)	x	x
<i>Succinea joinvillensis</i> (Bourguignat, 1869)		x
<i>Columella edentula</i> (Draparnaud, 1805)		x
<i>Columella sp.</i>	x	
Palustres		
<i>Carychium minimum</i> (Müller, 1774)		x
<i>Succinea putris</i> (Linné, 1758)	x	x
<i>Oxyloma elegans</i> (Risso, 1826)	x	x
<i>Vertigo antivertigo</i> (Draparnaud, 1801)	x	
<i>Zonitoides nitidus</i> (Müller, 1774)	x	x
Aquatiques		
<i>Belgrandia marginata</i> (Michaud, 1831)	x	x
<i>Valvata piscinalis</i> (Müller, 1774)	x	
<i>Bithynia sp.</i>	x	
<i>Galba truncatula</i> (Müller, 1774)	x	x
<i>Radix balthica</i> (Linné, 1758)	x	
<i>Lymnaea stagnalis</i> (Linné, 1758)	x	
<i>Stagnicola palustris</i> (Müller, 1774)	x	
<i>Bathymorphus contortus</i> (Linné, 1758)	x	
<i>Planorbis planorbis</i> (Linné, 1758)	x	x
<i>Gyraulus albus</i> (Müller, 1774)	x	
<i>Ancylus fluviatilis</i> (Müller, 1774)	x	x
<i>Physa fontinalis</i> (Linné, 1758)	x	
<i>Pisidium sp.</i>	x	x
Spécies terrestres		
	47	56
Spécies aquatiques		
	13	5
Total espèces	60	61

Tableau 19 - Listes des espèces de mollusques présentes dans les tufs du stade 11 de Normandie, Saint-Pierre-lès-Elbeuf (SPE) et Vernon. La taxonomie employée suit les révisions les plus récentes (Falkner *et al.* 2002; Limondin-Lozouet & Antoine 2006; Rocroi *et al.* 2007). En bleu : espèces éteintes, en orange : espèces exogènes, en jaune : espèces en limite de leur zone de répartition actuelle. La liste de Saint-Pierre est construite à partir de la compilation des données récoltées lors des diverses phases d'études malacologiques (Cliquet *et al.* 2009).

La liste de Vernon est la plus exhaustive à ce jour pour le site, néanmoins certaines déterminations d'espèces doivent encore faire l'objet d'une vérification telle *Balea buplicata*. Par ailleurs la présence de plusieurs taxons pourraient résulter d'une contamination holocène (*Helicella sp.*, *Cornu aspersum*); ces notations douteuses sont signalées par un point d'interrogation dans le tableau et ne sont pas prises en compte dans le total des espèces.

les groupes d'espèces forestières diminuent régulièrement au profit des taxons de milieu ouvert (fig. 342).

Cette variation suggère que la base de la succession malacologique de Vernon correspond à la phase optimale de l'interglaciaire, le sommet en revanche, couvre une période postérieure au cours de laquelle les conditions climatiques se rafraîchissent et provoquent la dégradation des biotopes forestiers au profit d'espaces plus ouverts.

Le "biome à *Lyrodiscus*"

Les auteurs de la fin du XIX^e siècle ont, dès leurs premières observations paléontologiques de ces tufs pléistocènes, souligné la similitude des dépôts de la vallée de la Seine qu'ils ont interprétée comme un signe de leur contemporanéité. Par la suite, diverses données, géomorphologiques et datations absolues, sont venues confirmer le synchronisme de ces formations et préciser leur attribution chronologique.

Ainsi le tuf de Saint-Pierre est mis en correspondance avec le stade 11 de la chronologie marine par sa position morphologique entre les paléosols IV et III de la séquence loessique ainsi que par les datations IRSL de ces horizons et du sable blanc sous-jacent (Cliquet *et al.* 2009). Le tuf de Vernon a quant à lui été daté directement par Uranium/Thorium de 350-400 000 ans (Lécolle *et al.* 1990). Cette analyse déjà un peu ancienne correspond à la limite de mesure de la méthode, le résultat obtenu doit donc être considéré comme un âge minimum, il n'en reste pas moins que cette donnée corrobore elle aussi une attribution au stade 11.

Dans la continuité du rapprochement paléontologique établi par les premiers auteurs, D.-D. Rousseau *et al.* (1990; Rousseau & Puisségur 1990) développe les comparaisons avec les sites du bassin parisien (La Celle, Arrest), mais aussi avec des séquences anglaises et allemandes et propose, à partir des cortèges de malacofaunes et de flore, la définition d'un assemblage particulier qu'il nomme "le biome à *Lyrodiscus*" du nom d'un genre de Gastéropode aujourd'hui confiné aux forêts humides des Iles Canaries.

Ce biome caractérise un environnement forestier dense et un climat plus chaud que l'actuel car il inclut un certain nombre d'espèces de mollusques et de taxons floristiques méridionaux.

Les diverses données chronologiques attachées aux gisements qu'il concerne permettent de le reconnaître comme caractéristique de l'interglaciaire 11 de la chronologie isotopique marine, parfois nommé Holsteinien chez certains auteurs. Quelques années plus tard, de nouvelles données, liées à la découverte d'un niveau de tuf dans la séquence du célèbre site de Saint-Acheul

Table 19 - Mollusc species from Norman stage 11 tuffs, Saint-Pierre-lès-Elbeuf (SPE) and Vernon. Taxonomy follows recent revisions of the French fauna (Falkner et al. 2002; Limondin-Lozouet & Antoine 2006; Rocroi et al. 2007). In blue: extinct species, in orange: species out of their modern range, in yellow: species just beyond their modern range. Saint-Pierre's list results from compilation of malacological data recorded during different excavation phases (Cliquet et al. 2009).

Vernon's list is the most complete up to now, however several identifications such as Balea buplicata need to be checked. Besides, presence of some taxa could result from Holocene contamination (Helicella sp., Cornu aspersum); these unreliable occurrences are underlined by a question mark in the table and have not been taken in account in the total sum of species.

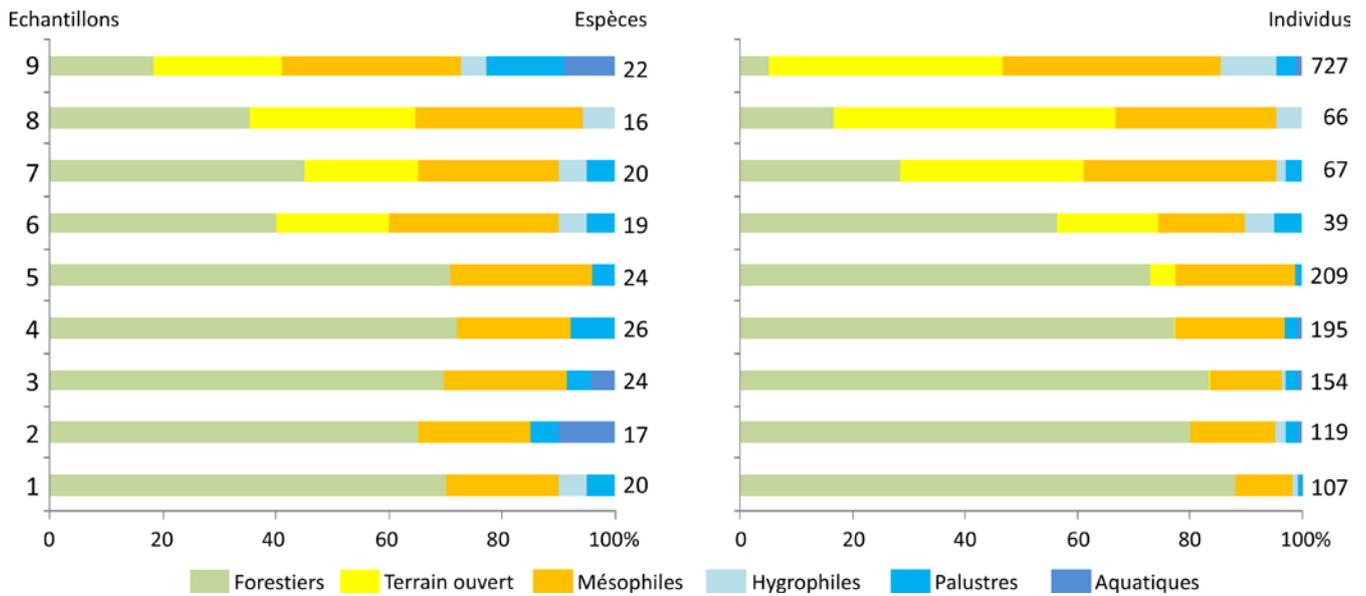


Figure 342 - Vernon, spectres des malacofaunes : variations du nombre d'espèces et d'individus au sein de chaque groupe écologique. Le biotope forestier bien établi à la base, cède peu à peu la place à un environnement plus ouvert (modifié d'après Rousseau *et al.* 1992).

*Figure 342 - Vernon, malacological spectra: variations of number of species and number of shells within ecological groups. The forest biotope at the bottom of the sequence is progressively replaced by an open-ground habitat (modified after Rousseau *et al.* 1992).*

dans la Somme (Antoine & Limondin-Lozouet 2004) ainsi que de récentes investigations pluridisciplinaires menées à La Celle (Limondin-Lozouet *et al.* 2006), ont permis d'amender la composition spécifique du "biome à *Lyrodiscus*". Ce dernier reste un assemblage particulier de faunes malacologiques à éléments exogènes (espèces centre-européennes, océaniques et méridionales) et de flores tempérées à taxons méditerranéens (buis, figuier) qui composent des biocénoses de forêts humides au cours du stade 11. Cependant son extension géographique doit être limitée à une province océanique incluant le nord de la France et le sud-est de la Grande-Bretagne (Limondin-Lozouet & Antoine 2006, fig. 343).

Actuellement l'interglaciaire du stade 11 est sans conteste l'un des mieux défini en termes de reconstitution des biotopes continentaux dans le nord de la France grâce en particulier aux données malacologiques des tufs calcaires. Dans ce contexte les sites normands jouent un rôle particulièrement important par leur richesse en coquilles. À cela s'ajoutent, pour la formation de Saint-Pierre la fiabilité du calage chronologique, pour celle de Vernon la présence d'em-

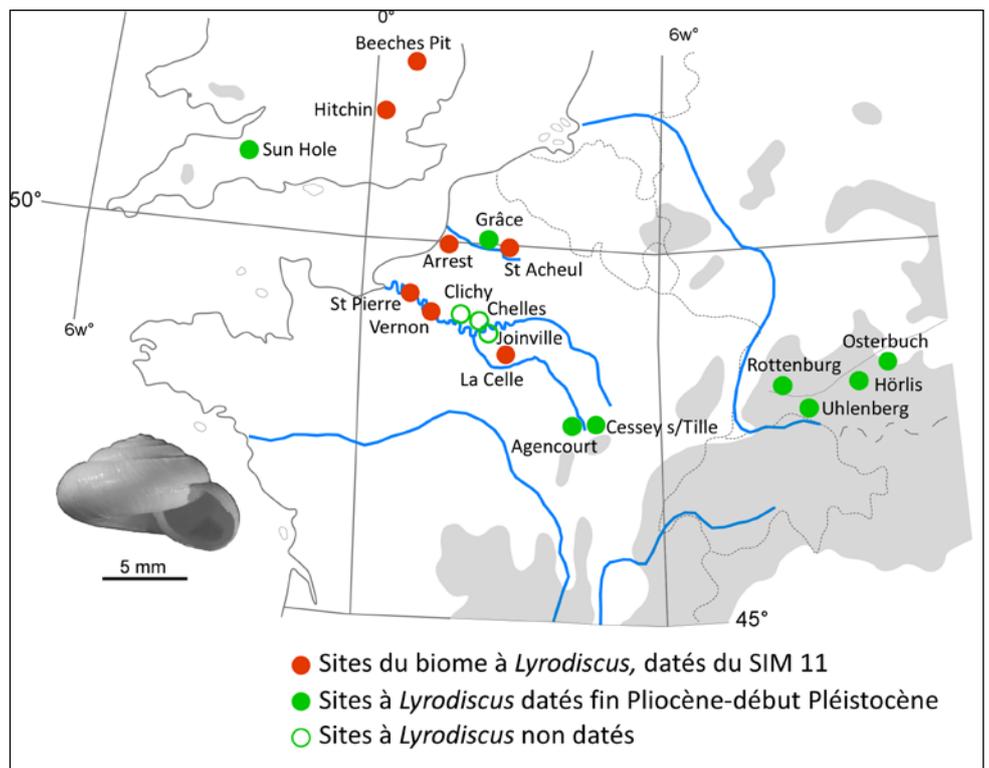


Figure 343 - Distribution du genre *Lyrodiscus* au Quaternaire dans le nord-ouest de l'Europe. L'extension du biome à *Lyrodiscus*, assemblage caractéristique des formations de l'interglaciaire 11, est clairement centrée sur la façade Atlantique de l'Europe du Nord-Ouest. En vignette : *Retinella (Lyrodiscus) elephantium* (Bourguignat 1869).

Figure 343 - North-Western European distribution of Lyrodiscus genus during the Quaternary. Extension of the Lyrodiscus biome, which characterizes stage 11, is concentrated on the Atlantic area of North-Western Europe. In window: Retinella (Lyrodiscus) elephantium (Bourguignat 1869).

preintes foliaires qui ne trouvent d'équivalent que sur le site de La Celle et qui sont le second groupe permettant la définition du biome caractéristique de cet interglaciaire.

Enfin le dernier élément remarquable est constitué par la présence d'un biface dans la formation de Vernon. En 2011 des silex taillés ont également été découverts dans le tuf de Saint-Pierre ainsi qu'un os de rhinocéros, qui attestent de la fréquentation du site par les hommes de la culture acheuléenne.

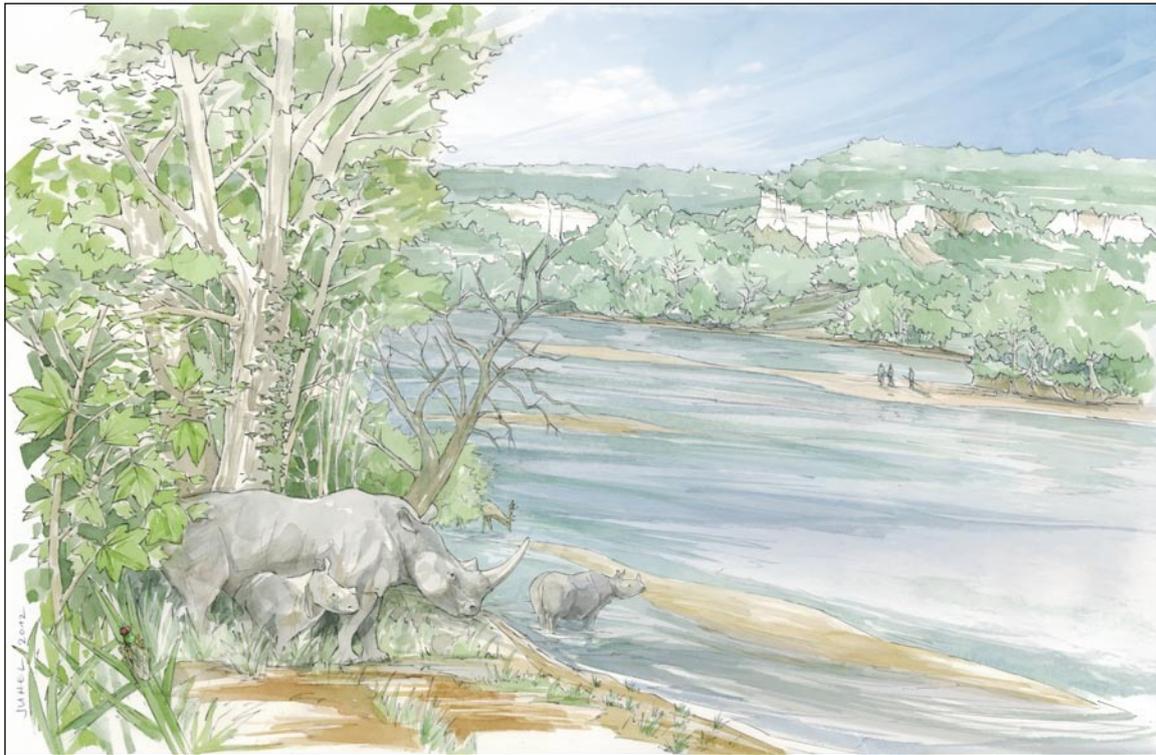


Figure 344 - Saint-Pierre-lès-Elbeuf, évocation de la vallée de la Seine au MIS 11 : milieu forestier sur versant de tuf (aquarelle L. Jubel).

Figure 344 - Saint-Pierre-lès-Elbeuf, evocation of the valley of the Seine at SIM 11: forest on slopes of tufa (watercolor Jubel L.).

Des témoignages de présence humaine contemporaine de l'édification de ces tufs existent aussi à Saint-Acheul et à La Celle (Limondin-Lozouet *et al.* 2010).

Archéologiquement ces observations sont ponctuelles et ne permettent pas d'appréhender l'étude des comportements de ces populations, elles n'en sont pas moins les preuves indiscutables de la présence des acheuléens en Normandie, comme dans le reste du Bassin parisien, et de leur adaptation aux milieux de forêt dense interglaciaire il y a 400 000 ans (fig. 344).

Le stade 7 : Tourville-la-Rivière et Tancarville

Dans la séquence alluviale de Tourville les malacofaunes proviennent de dépôts sablo limoneux datés aux alentours de 200 000 ans (Lautridou *et al.* 1999), soit en équivalence avec l'interglaciaire du stade isotopique marin 7 ou interglaciaire intra-Saalien (fig. 334). L'étude des mollusques a été réalisée par J.-J. Puisségur (1983). L'interprétation de ces premières analyses apparaît très fiable car elle s'appuie sur des échantillons riches et parfaitement bien calés dans la lithologie (fig. 345 & tab. 20, page 292). Le dépôt de sables limoneux D1 est représenté par trois échantillons dont les spectres malacologiques sont bien équilibrés ce qui indique la stabilité des conditions environnementales (fig. 346). Ces faunes contiennent des proportions importantes d'espèces de milieu forestier qui ne peuvent pas s'adapter à un climat autre qu'interglaciaire. D'après les malacofaunes le niveau D1 correspond donc à une phase optimale interglaciaire. Le prélèvement sommital de D1 et le niveau D2 livrent des assemblages marquant un changement environnemental important. Les forestiers chutent en quantité et en diversité, ne subsistent alors que des populations moribondes des espèces les plus résistantes de ce groupe et qui sont aussi celles qu'on trouve en dé-

but de recolonisation interglaciaire (*Aegopinella nitidula*, *Cepaea Arianta*). En parallèle on note l'explosion des populations de mollusques de milieu ouvert: les *Pupilla muscorum*, qui est l'espèce la plus courante des phases froides, les *Trochulus hispidus*, les *Vallonia*, qui sont caractéristiques des phases climatiques de transition comme cela a été démontré dans le modèle malacologique du Tardiglaciaire weichselien (Limondin 1995), et les *Arianta*. L'ensemble constitue un assemblage très bien adapté aux climats de fin interglaciaire/début glaciaire. En D3 les assemblages sont semblables à ceux de D2 avec une poussée des *Pupilla muscorum* et des *Succinella oblonga* qui aiment les phases froides et humides. Cet épisode est à placer sans équivoque en début de glaciaire.

La même série malacologique a été étudiée selon une autre méthode statistique basée sur des analyses multivariées afin de produire de manière indépendante un compte-rendu du signal climatique enregistré par les malacofaunes (Rousseau 1986). Les résultats obtenus sont cohérents avec ceux de la première analyse de J.-J. Puisségur. Les courbes de températures et d'humidité tirées de l'analyse des assemblages malacologiques illustrent bien le passage d'une phase tempérée vers un Glaciaire.

Récemment, à l'occasion de nouvelles fouilles archéologiques entreprises sur le site, plusieurs profils ont fait l'objet d'échantillonnages malacologiques dont le traitement est en cours (Limondin-Lozouet *in* Cliquet *et al.* 2011). Ces nouveaux résultats permettront de préciser dans le détail les contextes environnementaux liés aux nouvelles zones de fouilles. Les premières données soulignent dans la partie supérieure de D2, la présence assez abondante d'*Arianta arbustorum*, fréquente de *Trochulus hispidus* et plus ponctuelle de *Pomatias elegans*. La première de ces espèces est aujourd'hui plutôt répandue dans les zones de mon-

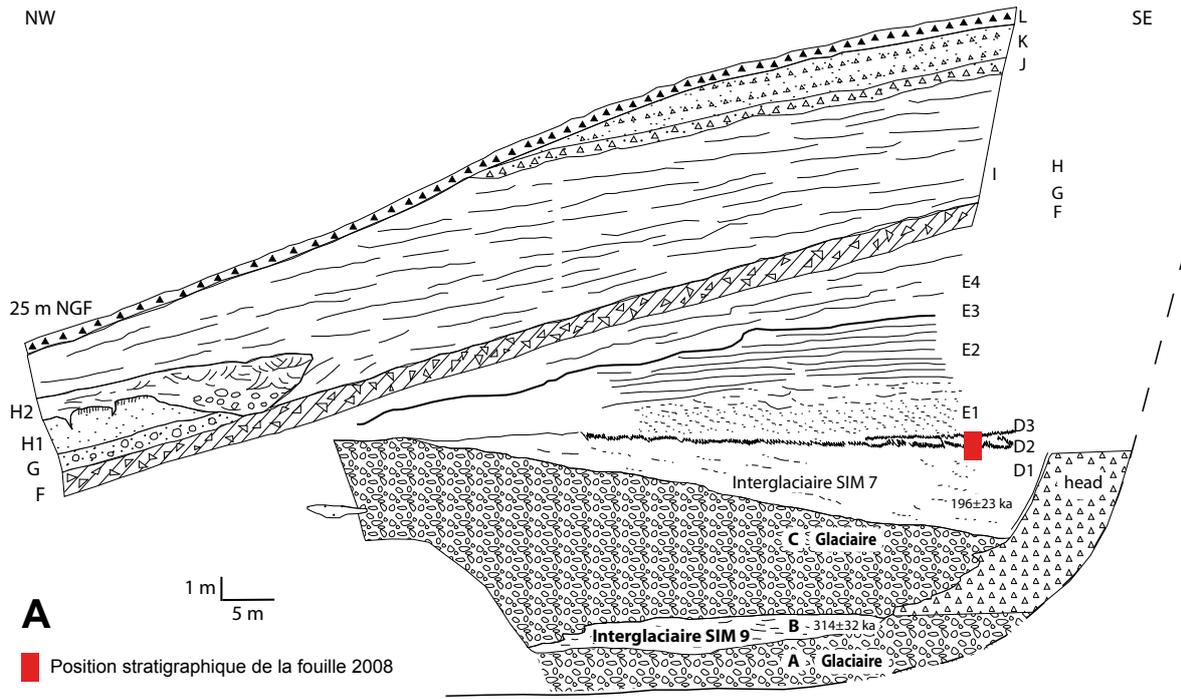


Figure 345 - A - Coupe de Tourville et localisation des échantillons malacologiques (d'après Lautridou 1983 modifié). B – Fouille à Tourville en 2008 et profil échantillonné pour de nouvelles analyses malacologiques.

Figure 345 - Tourville section and position of malacological samples (after Lautridou 1983 modified). B – Archaeological excavation at Tourville in 2008 and sampled profile for new malacological analyses.

		Tourville 1974						
		D 1				D 2		D 3
		7	6	5	4	3	2	1
Milieu fermé								
<i>Pomatias elegans</i>	(Müller, 1774)	2	12	55	185	12	8	25
<i>Carychium tridentatum</i>	(Risso, 1826)			2	6		1	
<i>Azeca goodalli</i>	(Férussac, 1821)		2	10	20	1		
<i>Acanthinula aculeata</i>	(Müller, 1774)					1		
<i>Merdigera obscura</i>	(Müller, 1774)			1	1			
<i>Balea biplicata</i>	(Montagu, 1803)		2	7	40	6	4	4
<i>Clausilia bidentata</i>	(Ström, 1765)				6			
<i>Cochlodina</i>	sp.		2	20	36	4	4	4
<i>Discus rotundatus</i>	(Müller, 1774)			5	40	4	2	1
<i>Vitrea crystallina</i>	(Müller, 1774)	2	4	24	32	7	2	9
<i>Aegopinella nitidula</i>	(Draparnaud, 1805)	2	13	92	123	4	10	1
<i>Aegopinella pura</i>	(Alder, 1830)	1	5	43	89	5	2	2
<i>Helicodonta obvoluta</i>	(Müller, 1774)			1	4			
<i>Arianta arbustorum</i>	(Linné, 1758)	1	8	22	22	50	80	25
<i>Cepaea</i>	sp.	5	18	150	250	14	12	12
<i>Helicigona lapicida</i>	(Linné, 1758)		1	5	8	1	1	1
Milieu ouvert								
<i>Vallonia costata</i>	(Müller, 1774)	1	12	67	189	135	90	220
<i>Vallonia pulchella</i>	(Müller, 1774)		17	89	234	190	120	525
<i>Pupilla muscorum</i>	(Linné, 1758)		7	48	175	107	90	520
<i>Vertigo pygmaea</i>	(Draparnaud, 1801)			5	5	1	2	22
<i>Helicella</i>	sp.		1	25	70	23	20	18
<i>Xerocrassa geyeri</i>	(Soos, 1926)						6	
Mésophiles								
<i>Cochlicopa lubrica</i>	(Müller, 1774)	3	5	24	28	22	23	29
<i>Clausilia rugosa</i>	(Draparnaud, 1801)			70	49	5	7	8
<i>Punctum pygmaeum</i>	(Draparnaud, 1801)			7	11	6	2	14
<i>Vitrea contracta</i>	(Westerlund, 1871)			1				3
<i>Nesovitrea hammonis</i>	(Ström, 1765)			3	7	6	1	
<i>Oxychilus</i>	sp.			5				
<i>Limax</i>	sp.			2	4	9	1	1
<i>Trochulus hispidus</i>	(Linné, 1758)	12	80	245	400	535	465	990
Hygrophiles								
<i>Succinella oblonga</i>	(Draparnaud, 1801)					3	1	42
Aquatiques								
<i>Ancylus fluviatilis</i>	(Müller, 1774)	3		2				
Total individus		32	194	1065	2090	1151	954	2476
Total espèces		10	17	28	26	24	24	22

Tableau 20 - Liste des malacofaunes échantillonnées à Tourville en 1974. La publication de Puisségur en 1983 fournit un tableau complet de toutes les récoltes de malacofaunes effectuées dans les dépôts de Tourville ; ici ne sont reproduits que les données de la coupe de 1974 qui est la plus riche en coquilles et sur laquelle aucun problème de remaniement postérieur des dépôts n'est intervenu.

Table 20 - List of malacofaunas sampled at Tourville in 1974. In Puisségur's publication (1983), a complete table of all the faunas collected at Tourville is given; we present here only the results from the section studied in 1974, which is the richest in shells and shows no evidence of reworking processes.

tagne (Kerney *et al.* 1983), durant le Quaternaire on la rencontre dans les contextes interstadiaires frais, voire les débuts glaciaires (Puisségur 1976). Le second taxon, *Trochulus hispidus*, est un ubiquiste de milieu herbeux à large valence écologique, on le trouve sous tous les climats mais c'est aussi une des espèces les plus courantes des faunes glaciaires (Puisségur 1976). Le troisième gastéropode est un animal de milieu forestier qui ne fait pas partie des faunes pionnières au moment des recolonisations malacologiques en début de phase tempérée (Limondin 1995). Sa présence dans le niveau D2 de Tourville pourrait s'accorder à deux interprétations climatiques, soit un interglaciaire, soit une transition vers un glaciaire où il serait alors en position de déclin. Étant donnée la répartition quantitative des trois taxons, la deuxième hypothèse apparaît comme la plus plausible. Ces observations préliminaires seront à confirmer lors de l'analyse complète mais elles sont d'ores et déjà en bonne cohérence avec les interprétations données par les premiers auteurs (Puisségur 1983; Rousseau 1986).

Les malacofaunes du site de Tancarville, étudiées dans les années 1970 (Lautridou 1977; Lautridou & Puisségur 1977), proviennent d'une coupe située à proximité de la pile Nord du pont de Tancarville (fig. 230). La liste de faune reproduite dans le tableau 21, permet d'apprécier le contraste entre les assemblages de phase froide représentés par peu d'espèces et un nombre limité d'individus, et les associations qui sont attribuées aux épisodes tempérés beaucoup plus riches en quantité et en diversité. Ces dernières correspondent à des paléosols numérotés I et II (tab. 21, page 294). Les malacofaunes de ces paléosols présentent des caractéristiques spécifiques qui permettent de les mettre en correspondance avec des ambiances climatiques tempérées d'intensité différente. Ainsi l'assemblage du paléosol I dont plus d'un tiers de l'effectif est représenté par des mollusques de biotope forestier est interprété comme le témoin d'une phase interglaciaire. À la base du paléosol II les faunes sont beaucoup moins riches en mollusques forestiers alors que les gastéropodes de milieux ouverts ou les taxons mésophiles

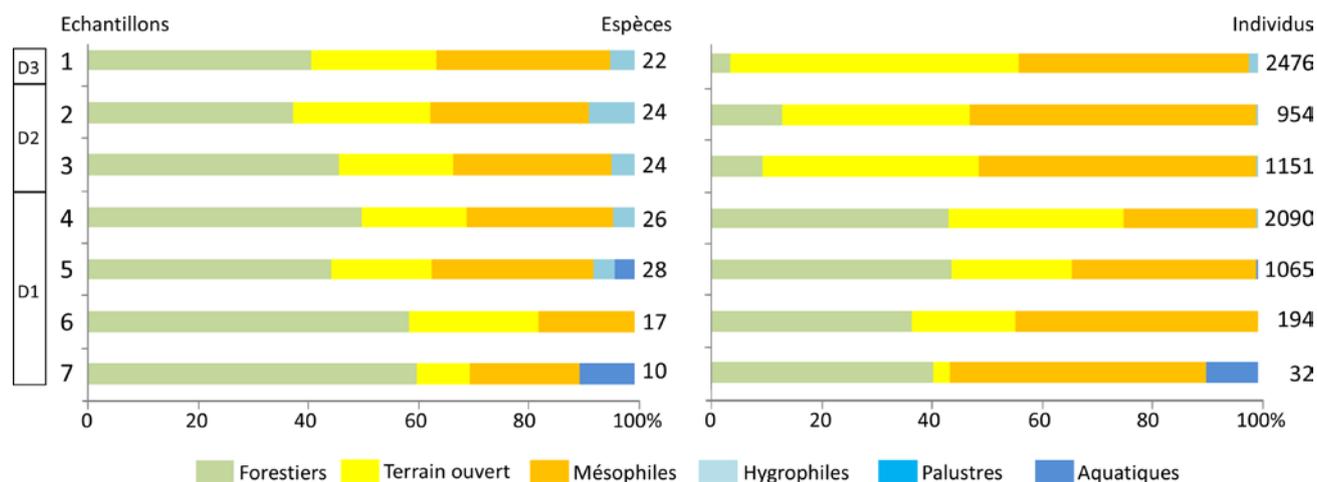


Figure 346 - Spectres malacologiques de la séquence de 1974 de Tourville. À gauche, les cartouches rappellent le nom des niveaux stratigraphiques échantillonnés. L'évolution des mollusques forestiers en vert illustre bien le passage de biotopes fermés sous conditions interglaciaires en D1 vers des environnements beaucoup plus ouverts qui se développent dans une ambiance climatique de Début Glaciaire en D2.

Figure 346 - Malacological spectra of the 1974 sequence at Tourville. On the left, names of sampled stratigraphical units. Evolution of forest snails in green reflects the transition from interglacial closed habitats (D1) to open-ground biotopes that develop under Early Glacial climate (D2).

apparaissent mieux représentés. Au sommet du sol II les forestiers disparaissent complètement tandis que se développent nettement des taxons franchement xérophiles (*Abida secale*, *Pupilla muscorum*). Le paléosol II contient des faunes qui renvoient l'image d'un paysage plus ouvert et progressivement plus sec, qui est interprété comme représentatif d'une période interstadaire (Lautridou & Puisségur 1977).

L'enregistrement de l'interglaciaire équivalent du stade 7 en Normandie est restreint à ces deux séquences fluvio-estuariennes. La qualité des données malacologiques apparaît sans conteste bien supérieure à Tourville où les coquilles sont plus abondantes, mieux préservées et plus diversifiées qu'à Tancarville. Néanmoins ces récoltes sont loin de pouvoir rivaliser avec les faunes de tuf. Moins d'une trentaine d'espèces à Tourville contre presque 60 à Saint-Pierre-lès-Elbeuf et des proportions de mollusques forestiers qui varient de 40 % dans le premier site contre près de 80 % dans les cortèges du second.

Plusieurs éléments sont à considérer en regard de cette différence. Le premier est lié à la lithologie des dépôts, les tufs sont des contextes très riches en carbonate de calcium et qui se forment en milieu humide, deux conditions particulièrement favorables au développement des communautés de mollusques. À cet égard la moindre qualité des contextes limono-sableux joue non seulement sur l'installation des populations malacologiques mais aussi sur la conservation post-dépositionnelle des coquilles.

Le second argument pour expliquer la différence de richesse faunistique tient à la dynamique interglaciaire. Les faunes de Tourville et Tancarville correspondent surtout aux phases terminales de l'interglaciaire, les environnements sont plus ouverts et les espèces à valence écologique étroite ne sont déjà plus présentes. En revanche, Vernon et Saint-Pierre-lès-Elbeuf livrent des cortèges développés pendant un optimum tempéré dans des biotopes forestiers qui favorisent une forte diversité spécifique.

Enfin dans le cas des faunes normandes les tufs sont liés à l'interglaciaire du stade 11 qui a été non seulement au moins aussi

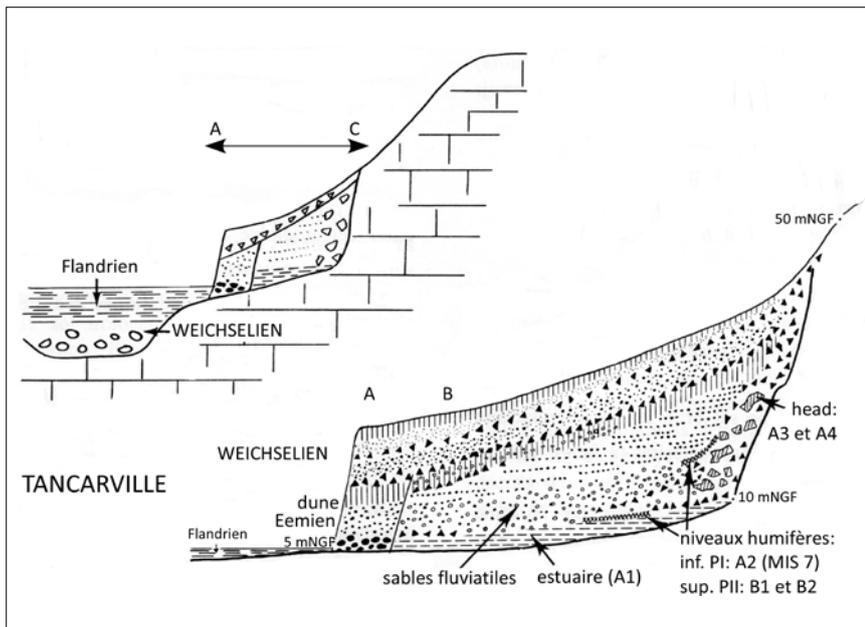
chaud que l'actuel si ce n'est plus, mais a duré particulièrement longtemps (30 000 ans), en revanche parmi les cinq derniers cycles climatiques, l'interglaciaire du stade 7 est la phase la moins chaude comme le montrent en particulier les enregistrements polliniques de longues séquences (Reille *et al.* 2000).

Régionalement l'interglaciaire du stade 7 est mal représenté, seul le tuf de Longpré-les-Corps-Saints dans la Somme pourrait correspondre à cette phase tempérée (Antoine 1994). La malacofaune de ce site qui vient d'être révisée (Limondin-Lozouet, inédit) est composé d'un cortège de 37 espèces terrestres dont 13 forestiers ce qui reste bien en deçà des valeurs obtenues pour les faunes des autres tufs pléistocènes de la région (Limondin-Lozouet *et al.* 2006; Antoine *et al.* 2006) et conforte l'assertion d'une période tempérée moins accusée. Dans ces circonstances les sites de Normandie, même s'ils ne représentent pas les meilleurs contextes pour le développement des faunes de mollusques continentaux, constituent par la rareté des témoins de cette époque des jalons importants.

Par ailleurs à Tourville en particulier, les faunes de mollusques sont suffisamment bien préservées pour permettre d'identifier et de caractériser sans ambiguïté une ambiance climatique de phase de transition fin interglaciaire/début glaciaire au moment de l'occupation du site par les hommes préhistoriques.

Le stade 5 : la dune de Tancarville

À ce jour en Normandie seule la dune de Tancarville (Lautridou 1982; Leuret *et al.* 1984) peut être citée comme l'unique dépôt à avoir livré un cortège malacologique attribué à l'Eemien, encore celui-ci est-il bien modestement composé de 62 coquilles réparties en 19 espèces (Lautridou & Puisségur 1977). La relation avec l'avant-dernier interglaciaire est fondée sur la présence de *Ruthenica filograna* (tab. 21) considérée par J.-J. Puisségur comme une espèce directrice de l'Eemien (Puisségur 1976) (fig. 347). Néanmoins les études malacologiques développées ces dernières années sur les interglaciaires du Pléistocène moyen ont montré que *Ruthenica filograna* est également présente au cours d'autres épisodes tempérés que le seul stade 5e



(Limondin-Lozouet *et al.* 2006). Pour apprécier correctement ce que furent les malacofaunes de cette période la meilleure référence régionale est sans conteste le site de Caours dans la Somme où un tuf récemment étudié livre une série malacologique tout à fait exceptionnelle, riche de 63 espèces dont 25 forestiers (Limondin-Lozouet *in* Antoine *et al.* 2006). À Caours les mollusques permettent de reconstituer un environnement de fond de vallée bien drainé et colonisé par une forêt dense au moment de l'optimum. Ce paysage typiquement interglaciaire était peuplé de grands herbivores qui ont été chassés par l'Homme de Néandertal (Antoine *et al.* 2006).

Figure 347 - Coupe de Tancarville avec description lithologique et position des échantillons malacologiques (d'après Lautridou & Puisségur 1977 modifié).

Figure 347 - Tancarville section with lithological description and position of malacological samples (modified after Lautridou & Puisségur 1977 modified).

Tancarville 1977	Estuaire A1	P.I A2	Head A3	Head A4	P.II B1	P.II B2
Milieu fermé						
<i>Balea biplicata</i> (Montagu, 1803)		130				
<i>Clausilia bidentata</i> (Ström, 1765)					7	
<i>Cochlodina</i> sp.		10				
<i>Macrogastra plicatula</i> (Draparnaud, 1801)					1	
<i>Macrogastra rolphii</i> (Turton, 1826)		10				
<i>Ruthenica filograna</i> (Rossmässler, 1836)						
<i>Discus rotundatus</i> (Müller, 1774)						
<i>Vitrea crystallina</i> (Müller, 1774)					9	
<i>Aegopinella minor</i> (Stabile, 1864)		1	1		2	
<i>Aegopinella nitidula</i> (Draparnaud, 1805)						
<i>Aegopinella pura</i> (Alder, 1830)		3			1	
<i>Arianta arbustorum</i> (Linné, 1758)	1	20	1		25	12
<i>Cepaea</i> sp.						
Milieu ouvert						
<i>Vallonia costata</i> (Müller, 1774)		3	2		90	45
<i>Vallonia pulchella</i> (Müller, 1774)					101	14
<i>Pupilla muscorum</i> (Linné, 1758)	1	9	5	23	3	29
<i>Abida secale</i> (Draparnaud, 1801)					2	13
<i>Truncatellina cylindrica</i> (Férussac, 1807)						3
<i>Vertigo pygmaea</i> (Draparnaud, 1801)					2	
<i>Helicella</i> sp.						2
Mésophiles						
<i>Cochlicopa lubrica</i> (Müller, 1774)		7			4	
<i>Clausilia rugosa</i> (Draparnaud, 1801)	4	10	2	1	2	3
<i>Punctum pygmaeum</i> (Draparnaud, 1801)		2			10	
<i>Nesovitrea hammonis</i> (Ström, 1765)					3	
<i>Oxychilus</i> sp.	1	2			1	
<i>Vitrina</i> sp.		1				1
<i>Limax</i> sp.	6	5			5	
<i>Trochulus hispidus</i> (Linné, 1758)	3	17	40	135	260	60
Hygrophiles						
<i>Quickella arenaria</i> (Potiez & Michaud, 1835)		56			9	
<i>Succinella oblonga</i> (Draparnaud, 1801)		11				
<i>Succinella</i> sp.	3	10				
Aquatiques						
<i>Sphaerium</i> sp.		1				
<i>Pisidium</i> sp.						
<i>Belgrandia marginata</i> (Michaud, 1831)						
<i>Bithynia tentaculata</i> (Linné, 1758)		3				
<i>Valvata piscinalis</i> (Müller, 1774)			1			
<i>Valvata cristata</i> (Müller, 1774)	1					

Tableau 21 - Liste des malacofaunes échantillonnées dans la coupe près de la pile nord du Pont de Tancarville (d'après Lautridou & Puisségur 1997).

Table 21 - List of malacofaunas sampled near the northern pier of Tancarville bridge (after Lautridou & Puisségur 1997).

Conclusion sur les malacofaunes interglaciaires

Comme il a été souligné au début de cette partie les malacofaunes interglaciaires du Pléistocène sont très partiellement représentées en Normandie, pour laquelle on ne recense de données de bonne qualité que pour deux phases tempérées (les stades 11 et 7). Dans le reste du Bassin parisien les témoins des réchauffements climatiques quaternaires se distribuent depuis 1 million d'années jusqu'à l'actuel mais aussi de façon très inégale. Le stade 11 et l'Holocène apparaissent incontestablement comme les épisodes les mieux documentés par des tufs épais et riches en coquilles. Tous les autres interglaciaires sont représentés de manière beaucoup plus ponctuelle, et si certains bénéficient de la découverte de séquences exceptionnelles, comme le tuf eemien de Caours, qui permettent de retracer toute la dynamique interglaciaire, d'autres ne sont connus que par des séries assez partielles tel le stade 9 à Soucy dans l'Yonne où seule la fin de l'interglaciaire apparaît conservé dans une séquence limono-sableuse (Limondin-Lozouet 2001). Dans ce contexte, le bilan final sur l'inventaire des malacofaunes interglaciaires de Normandie tient en deux remarques.

Les sites normands rapportés au stade 11 sont essentiels à la définition du modèle des malacofaunes caractéristiques de cet interglaciaire. Ils livrent des données de première qualité pour documenter le "biome à *Lyrodiscus*" qui permet de décrire un biotope forestier singulier à cet épisode climatique et qui a constitué l'environnement familier des peuplements des hommes de la culture acheuléenne.

Actuellement les séquences normandes du stade 7 constituent l'assise la plus solide de nos connaissances sur les faunes de mollusques continentaux de cette période. En effet la datation du tuf de Longpré-les-Corps-Saints dans la Somme demande encore à être confirmée. Les données de Tourville en particulier sont les plus intéressantes, elles permettent non seulement de restituer l'ambiance climatique au moment de l'occupation néandertalienne mais également de replacer cette dernière dans la dynamique environnementale de la période quand les conditions climatiques commencent à se dégrader en fin de phase de réchauffement.

Dans l'abord de la relation homme/environnement, l'étude des malacofaunes reste un indicateur de premier intérêt dans les contextes de vallées pour sa bonne conservation dans presque tous les types de dépôts alluviaux, mais aussi pour sa capacité à reconstituer les paléoenvironnements locaux comme à restituer les contextes climatiques globaux.

Malacofaunes glaciaires pléistocènes de Normandie

O. Moine

Constance des malacofaunes glaciaires

Durant les périodes glaciaires, l'Europe du Nord et la majeure partie des îles anglo-saxonnes et de l'Irlande sont recouvertes par les calottes de glace continentales (inlandsis) scandinave et britannique (Elhers *et al.* 2011). Chacune de leurs phases d'extension majeure provoque une baisse du niveau marin de plus d'une centaine de mètres, et le recul de la ligne de côte jusqu'aux abords du talus continental. De vastes zones côtières peu profondes comme la Manche et la Mer du Nord sont alors exondées.

Dans la Grande Plaine européenne, l'installation de conditions climatiques plus froides et plus sèches, accompagnées d'un raccourcissement de la période estivale, provoquent un important recul vers le sud des environnements forestiers. Au sud de la zone de désert polaire située en marge des inlandsis, les forêts laissent place à des paysages ouverts plus homogènes et beaucoup moins diversifiés en habitats (Andersen & Borns 1994; Andersen 2005). Leur végétation mêle des essences de steppe et de toundra, parfois arbustive lorsque la topographie ou l'humidité sont favorables. La malacofaune de la Grande Plaine européenne décroît alors de près d'une centaine d'espèces en période interglaciaire à quelques dizaines d'espèces. Malgré cette relative pauvreté, il est rare qu'un échantillon pris individuellement renferme la totalité des espèces d'un site ou de la région environnante. Les espèces de mollusques sont donc sensibles aux moindres changements, même locaux, des paysages glaciaires de steppe / toundra en apparence homogènes.

La majorité des espèces des malacofaunes glaciaires sont actuellement présentes en Europe, et parfois même à proximité des sites où sont échantillonnés les individus fossiles. D'après leur répartition géographique en Europe de l'ouest et centrale (Kerney *et al.* 1983), ces espèces peuvent être ubiquistes (présentes dans toute l'Europe, excepté tout ou partie de la Scandinavie), alpines (restreintes aux Alpes), boréo-alpines (restreintes aux Alpes et aux montagnes scandinaves), ouest-européennes (Irlande, Grande-Bretagne et frange ouest de l'Europe continentale), et centre-européennes (Alpes, Carpates et régions périphériques). Elles ne sont donc pas confinées aux régions froides de Scandinavie et/ou des Alpes, et les malacofaunes de ces régions, bien que ressemblantes aux malacofaunes glaciaires, ne constituent pas d'exactes analogues à ces dernières. Les différents milieux et biomes boréaux ou continentaux actuellement privilégiés par ces espèces sont plus clairement mis en évidence par leur distribution spatiale à l'échelle de l'Eurasie (Likhachev & Rammelmeier 1962; Sümeği 2005; Sysoev & Schileyko 2009), notamment pour les espèces alpines ou boréo-alpines qui ont une distribution restreinte en Europe. De récentes campagnes d'échantillonnages ont confirmé que c'est aux moyennes latitudes, mais plus à l'est notamment, dans les montagnes de l'Altai, que les malacofaunes et les environnements actuels les plus ressemblants aux environnements glaciaires européens doivent être recherchés (Meng & Hoffmann 2009; Horsák *et al.* 2010).

La transition d'une période interglaciaire à une période glaciaire est marquée par deux phénomènes affectant la malacofaune de la Grande Plaine européenne. D'une part, le recul des environnements forestiers provoque le retrait des espèces thermophiles vers des zones refuges situées au sud de l'Europe. De nombreuses niches écologiques sont libérées et profitent aux espèces les plus résistantes, à valence écologique large, qui persistent sur place et peuvent ainsi accroître leurs populations. La majeure partie des espèces présentes durant les interglaciaires migrent dès le début des refroidissements. D'autre part, on observe la recolonisation des zones de basse altitude par des espèces alpines et boréo-alpines, réfugiées en montagne pendant les périodes interglaciaires, et par quelques espèces réfugiées dans des régions plus éloignées d'Eurasie. Au final c'est plus une dynamique de reflux migratoire, qu'une dynamique de colonisation par des espèces adaptées au froid, qui caractérise les mouvements de la malacofaune de la

Grande Plaine européenne lors des transitions interglaciaire-glaciaire. Les malacofaunes glaciaires sont donc peu diversifiées et très ressemblantes d'une glaciation à l'autre.

La position de la région Normandie sur la façade ouest-européenne explique la relative pauvreté de sa malacofaune durant les périodes glaciaires (Rousseau *et al.* 1990). Située dans une péninsule bordée par le désert polaire au nord et l'océan Atlantique à l'ouest, les espèces colonisatrices n'ont pas d'autre choix que de venir d'éventuelles zones de refuge situées assez loin à l'est, ce qui limite l'arrivée de nouvelles espèces en Normandie. En outre, la recolonisation de cette région et la survie des espèces de mollusques déjà présentes est rendue difficile voire impossible par des conditions environnementales très froides et très humides dans un contexte topographique peu accidenté de basse altitude qui favorisent la formation de glace. L'humidité du milieu a en effet engendré plusieurs phases d'installation d'un pergélisol accompagné de réseaux de coins de glace de profondeur métrique créant des systèmes de polygones de gel. Cet environnement est très défavorable au développement d'une végétation variée ce qui limite d'autant la diversité en micro-habitats et donc en espèces de mollusques.

Les données malacologiques sur les phases glaciaires de Normandie disponibles dans la littérature et issues d'analyses réalisées par Babeau, Favre, Guillaume, Kennard, Sparks, Remy, Lechevalier, Maury, Puisségur et Rousseau ont été compilées d'une manière qui se veut exhaustive et accompagnées d'indications pédo- et chronostratigraphiques, géographiques et bibliographiques (tab. 22 & 23).

Un manque ou un oubli n'est toutefois pas exclu. Elles indiquent la présence de 8 espèces terrestres au Saalien moyen (SIM 8), 23 au Saalien supérieur (SIM 6) et 37 au Weichselien (SIM 4 à 2). La prédominance et l'ubiquité de quelques unes de ces espèces soulignent la faible diversité de ces malacofaunes. Excepté le cas particulier de Saint-Côme-de-Fresné, la quasi-absence des espèces aquatiques n'a rien de surprenant dans les environnements loessiques. Une compilation antérieure de données malacologiques à l'échelle de l'Europe de l'ouest et centrale (Moine 2008) a montré l'existence, pour le refroidissement majeur bien documenté du Weichselien supérieur (SIM 2), d'un gradient de richesse malacologique, orienté ouest-est, entre le pourtour de la Manche (6 taxons) et l'Allemagne (39 taxons).

Deux domaines malacobiogéographiques nommés respectivement "ouest" et "central" ont en outre été définis sur la base de la composition spécifique des malacofaunes. Suite aux ajouts faits dans la présente compilation (tab. 22; cf. Weichselien supérieur), 14 taxons terrestres ont été répertoriés au Weichselien supérieur en Normandie. La richesse malacologique ainsi recensée reste néanmoins inférieure de plus de la moitié à celle de l'Allemagne, ce qui ne remet donc pas en cause l'existence du gradient ouest-est précédemment mis en évidence. Au Saalien supérieur, les malacofaunes montrent un gradient similaire mais le découpage biogéographique n'est pas exactement identique (Moine & Meijs 2011). La comparaison des malacofaunes des quatre derniers cycles glaciaires de Achenheim (France) avec celles de Cervený Kopec (République Tchèque) suggère même l'occurrence d'un gradient de diversité malacologique ouest-est plus ou moins prononcé à chacune de ces glaciations (Rousseau *et al.* 1990).

L'influence océanique est donc nettement sensible sur tout le pourtour de la Manche pendant chaque période glaciaire malgré l'éloignement de la ligne de côte. Elle se traduit par des apports d'humidité importants mais épisodiques, à l'origine de plusieurs phases d'ouverture de grands coins de glace (Van Vliet-Lanoë & Hallegouët 1998) associées à l'installation d'un pergélisol marqué par le développement de sols géliques dans la couche active (Antoine *et al.* 2009). Ces sols géliques de type gleys de toundra s'avèrent peu favorables au maintien des espèces de mollusques qui nécessitent un couvert végétal diversifié (Moine *et al.* 2008). L'alternance d'unités purement loessiques avec ces sols géliques pendant les périodes glaciaires, et avec des sols bruns boréaux ou arctiques pendant le Weichselien moyen (SIM 3), met en évidence la réponse des environnements à la variabilité climatique au cours du temps. L'échantillonnage des malacofaunes glaciaires est donc dorénavant effectué en colonnes continues avec un pas réduit (5 à 10 cm) afin d'aborder la reconstitution de la dynamique environnementale à l'échelle millénaire dans la vallée du Rhin (Remy 1968; Schiermeyer 2000; Moine *et al.* 2005, 2008) et plus récemment dans le nord de la France (Moine *et al.* 2011). Cette approche mériterait d'être testée sur des séquences sédimentaires adéquates en Normandie.

Contexte sédimentaire

La majorité des prélèvements provient de dépôts loessiques ou limono-loessiques (Lautridou 1968a & b; Lautridou *et al.* 1976). Seuls quelques-uns ont été réalisés dans des niveaux argileux, sableux ou de head (dépôt périglaciaire hétérogène mis en place par gélifluction dans les formations côtières et qui mélange une fraction grossière de cailloux gélifractés avec du loess). Le mot "loess" dérive du mot allemand "löss" qui signifie lâche, sans consistance, conformément à leur texture friable. Les loess sont formés de grains très fins (20-50 microns), plus fins que des grains de sable, et de natures diverses (siliceuse, carbonatée, etc.). Les dépôts loessiques de Normandie sont plus limoneux et argileux (granulométrie plus fine), et de texture plus collante que ceux du nord de la France et de la vallée du Rhin au faciès typiquement éolien plus poudreux. Il n'est donc pas rare que le terme "limon" soit employé pour les décrire plutôt que celui de "loess".

Ces particules proviennent de deux types de zones géographiques dont le couvert végétal n'était pas, ou très peu, développé durant les périodes glaciaires: (1) les plateaux continentaux exondés de la Manche et de la Mer du Nord (Lautridou 1985), lorsque le niveau des mers était, en période glaciaire, environ 120 m plus bas que le niveau actuel, et (2) les paléo-vallées des grands fleuves européens, notamment ceux qui drainaient les particules produites par les calottes glaciaires scandinave, britannique et alpine, et par les glaciers recouvrant les massifs de moyenne montagne comme par exemple le Massif Central, les Vosges, la Forêt Noire (Antoine *et al.* 2001; Smalley *et al.* 2009).

L'écoulement de ces fleuves s'effectuait alors dans de larges vallées sous la forme d'un réseau de lits mouvants entrecroisés, ou chenaux en tresse, affectés de crues importantes à la fonte des neiges (Bibus 1980; Antoine *et al.* 2003). La dynamique des vents d'ouest, plus intense pendant les périodes glaciaires (Renssen *et al.* 2007), a alors permis la mise en suspension, le transport et le dépôt de grandes quantités de ce matériel fin plus à l'est, entre

Sites	Age	Dépôts	Auteurs	Malacologie	Latitude °N	Longitude °E (sauf mention contraire)	Echantillons	Nombre de taxons Terrestres + Aquatiques
Saint-Côme-de-Fresné	WS	Limon		Sparks	49°20'	0°36' W	SC-25	2
	WS	Limon					SC-50	1 + 1
	WS	Limon					SC-75	2 + 3
	WS	Limon					SC-100	4 + 3
	WS	Limon					SC-125	1
	WS	Transition boue à limon					SC-165	1
	WS	Transition boue à limon					SC-170	1
	WS	Boue détritico brune limoneuse					SC-180	1
	WS	Boue détritico brune limoneuse					SC-190	1
	WS	Argiles					SC-4	4 + 9
Asnelles	WS	Limon vert-gris					AS2-10	4 + 3
	WS	Limon vert-gris					AS2-20	6 + 4
	WS	Limon vert-gris					AS2-27	4 + 6
	WS	Limon vert-gris					AS2-30	4 + 5
	WS	Limon vert-gris					AS1-6	4 + 4
	WS	Limon vert-gris					AS1-13	4 + 2
	WS	Limon sombre tacheté					AS1-20	2 + 2
	WS	Limon vert					AS1-30	1 + 3
	WS	Limon vert					AS1-40	1 + 1
	WS	Limon vert					AS1-50	1 + 2
Luc-sur-Mer	WS	Loess récent inférieur					LSM-5bis	5
	WS	Loess récent inférieur (sommel)					LSM-5	2
	WS	Loess récent inférieur (base)					LSM-9	2
	WS	Loess					CAE 1	1
	WS	Loess récent inférieur					ROU-4aC3	3
	WS	Loess récent inférieur					GRA-MOL-B	1
	WS	Loess récent inférieur					GRA-MOL-E	2
	WS	Loess récent inférieur					GRA-DUB-A	3
	WS	Limon gris clair					EPO-13d	4
	WS	Limon gris clair					EPO-13c	4
Gonfreville-l'Orcher	WS	Limon belge jaune					EPO-13b	4
	WS	Limon					EPO-13a	4
	WS	Loess récent supérieur					GON	3
	W	Loess					HON1	3
	WS	Loess					GOD-D	4
	WS	Loess (= niveau ci-dessous)					TAN2	7
	WS	Limon fin sur un cailloutis géoliffracté					TAN-1c-C6	2
	WS	Loess sableux (= niveau ci-dessous)					TAN1	3
	WS	Limon sableux calcaire					TAN-1b-C6	2
	WS	Limon brun sableux					TAN-1a-C6	2
Roumare	WS	Sable calcaire					TAN-3-C2	3
	WS	Sables stratifiés plus ou moins argileux					TAN-dune	11 + 9
	SS	Paléosol en lambeaux					TAN-P2-C2	6
	SS	Paléosol gris					TAN-B2	11
	SS	Paléosol brun					TAN-B1	19
	SS	Head					TAN-2c-C2	2
	SS	Head					TAN-2b-C2	2
	SS	Head					TAN-A4	3
	SS	Head					TAN-2a-C2	2
	SS	Limon crayeux					TAN-A3	7 + 1
Bihorel, NO Rouen	SIM 7	Paléosol gris foncé à zones noires					TAN-A2	18 + 5
	SIM 7	Paléosol gris foncé à zones noires					TAN-P1-C2	8 + 3
	SM	Argile polyédrique					TAN-A1	7 + 2
	SM	Argile sableuse					TAN-1a-C2	1
	WS	Loess					ROU9-C1	1
	WS	Loess (gley)					ROU10-C1	1
	WM	Limon brun feuilleté					ROU11-C1	1
	WS	Loess					BIH-H	4
	WS	Loess (sommel unité)					ME-6	3
	WS	Liseré brun au sommet du gley de toundra					ME-6-7	1
Tourville-la-Rivière	WS	Gley de toundra					ME-7	2
	WM	Limon granuleux					ME-8	1
	WS	Loess					ME-12	1
	SS	Sables fins					TOU-H	7
	SS	Sol humifère					TOU-H2	7
	SS	Sables fins					TOU-H1	4
	SS	Horizon argileux entre unités E1 et E2					TOU81-E2b	15
	SS	Horizon argileux entre unités E1 et E2					TOU81-E2a	11
	SS	Sables					TOU81-E1-1	7
	DGSS	Lit argileux noir (sommel du sol grisâtre)					TOU81-D3-2	9
Dissel	DGSS	Sol gris limoneux					TOU74-D3-1	22
	DGSS	Sol limono-argileux grisâtre discontinu					TOU81-D3-3	14
	DGSS	Sable limoneux humifère brun-noirâtre					TOU81-D2-4	16
	DGSS	Sable limoneux humifère brun-noirâtre					TOU74-D2-2	24
	DGSS	Sable limoneux humifère brun-noirâtre					TOU74-D2-3	23
	DGSS	Sable limoneux humifère brun-noirâtre					TOU81-D2-5	21
	SIM 7	Sable limoneux/argileux et qqs galets					TOU81-D1-6	22 + 1
	SIM 7	Sable limoneux/argileux et qqs galets					TOU74-D1-4	25
	SIM 7	Sable limoneux/argileux et qqs galets					TOU74-D1-5	26 + 1
	SIM 7	Sable limoneux/argileux et qqs galets					TOU74-D1-6	16 + 1
Saint-Pierre-lès-Elbeuf	SIM 7	Sable limoneux/argileux et qqs galets					TOU74-D1-7	7
	WS	Loess récent moyen					OIS-1	3
	WS	Loess					OIS-F	4
	WS	Loess					OIS-G	6
	DGSS	Limons					CLE-H	7 + 1
	DGSS	Limons					CLE-M	8
	DGSS	Limons					CLE-B	6
	WS	Loess récent moyen					SPE-E	3
	WM	Loess					SPE-A	6
	WS	Loess					SPE-B	6
Saint-Pierre-lès-Elbeuf I	SS	Loess					SPE-J	5
	WS	Loess					SPE-K	5
	WS	Loess					SPE-L	5
	WS	Loess					SPE-M	5
	WS	Loess					SPE-N	5
	WS	Loess					SPE-O	5
	WS	Loess					SPE-P	5
	WS	Loess					SPE-Q	5
	WS	Loess					SPE-R	5
	WS	Loess					SPE-S	5

Tableau 22 : Tableau synthétique des informations relatives aux sites et aus assemblages malacologiques compilés.

Table 22 - Synthetic table of information to compiled sites and assemblages molluscan.

les calottes glaciaires britannique et scandinave au nord et alpine au sud. Les loess sont ainsi les sédiments les plus communs des périodes glaciaires. Ils recouvrent quasiment toute la superficie de la Grande Plaine européenne de la Bretagne à l'Oural et à la Mer Noire, ainsi que le Bassin pannonien et la plaine du Bas-Danube à cheval sur la Roumanie et la Bulgarie (Grahmann 1932; Haase *et al.* 2007).

Le sédiment loessique est ensuite formé par l'action combinée du gel, de l'humidité, de la végétation, de la microfaune et de la

microflore du sol, qui vont maintenir au sol et agglomérer les particules, ainsi que tous les micro- et macroéléments piégés durant leur dépôt, dont les coquilles de mollusques continentaux. La faible intensité pédologique de ce processus appelé "loessification", et de la compaction subie par le sédiment, est à l'origine de la texture meuble et de la nature carbonatée du loess, et donc de la bonne préservation des coquilles. Les grains de pollen ont au contraire été le plus souvent oxydés et désagrégés par la circulation de l'air durant leur séjour dans les niveaux peu compactés proches de la surface. En raison de la quasi-absence de pollen,

6x	Taxons terrestres classés par groupes et sous-groupes écologiques										Taxons aquatiques classés par groupes et sous-groupes écologiques									
	7M	7M(fr)	7M(b)	7	8H	8H/9P	9P	I			10A1	10A1/A2/A3/A4	10A2	10A3	10A3/A4/A5	10A5	10-I			
	<i>Cochlicopa lubricella</i> (Rossmässler, 1834)																			
	<i>Trochilus hispidus</i> (Linnaeus, 1758)																			
	<i>Punctum pygmaeum</i>																			
	<i>Vireo contracta</i> (Westermund, 1871)																			
	<i>Virena</i> sp. Draparnaud, 1801																			
	<i>Clausilia rugosa</i> (Draparnaud, 1801)																			
	<i>Abida vesica</i> (Draparnaud, 1801)																			
	<i>Cochlicopa lubrica</i> (O.F. Müller, 1774)																			
	<i>Nesovirena hammondi</i> (Stem, 1765)																			
	<i>Helicogona lapicida</i> (Linnaeus, 1758)																			
	<i>Linnaeus</i> (7); <i>Aronidae</i> J.E. Gray, 1840																			
	<i>Limacidae</i> (Lamarck, 1801) <i>Milacidae</i> Ellis, 1926																			
	<i>Succinea oblonga</i> (Draparnaud, 1801)																			
	<i>Carychium viduatum</i> (Risso, 1826)																			
	<i>Succinea</i> sp. Draparnaud, 1801 (8H ou 9P) (no = non oblonga)																			
	<i>Purilla alpica</i> (Charpentier, 1837)																			
	<i>Oxyoloma elegans</i> (Risso, 1826)																			
	<i>Zonitoides nitidus</i> (O.F. Müller, 1774)																			
	<i>Clausilia</i> sp. Draparnaud, 1805																			
	<i>Cochlicopa</i> sp. Férrière, 1833 (1F, 2(fm), 4S ou 7M) (no = non sylvatica : 7M(fr), autres : 1F ou 3FH)																			
	<i>Cochlicopa</i> sp. A. Férrière, 1821 (1F1-1F2-2(f)-7M) (no = non sylvatica : 7M(fr), autres : 1F ou 3FH)																			
	<i>Valvona</i> sp. Risso, 1826 (5P ou 9P)																			
	<i>Helix</i> sp. (<i>Livornensis</i> ancienne <i>livornensis</i>) (I)																			
	<i>Galba palliatrix</i> (O.F. Müller, 1774)																			
	<i>Valvona cristata</i> O.F. Müller, 1774																			
	<i>Planorbis planorbis</i> (Linnaeus, 1758)																			
	<i>Stagnicola palustris</i> (O.F. Müller, 1774)																			
	<i>Anisus septemgratus</i> (Rossmässler, 1835)																			
	<i>Pisidium</i> sp. C. Pfeiffer, 1821 (10A1-A2-A3-A4)																			
	<i>Galba truncatula</i> (O.F. Müller, 1774) (10A1-A2-A3)																			
	<i>Pisidium obtusale</i> (Lamarck, 1818) (10A1-A2)																			
	<i>Pisidium caeserianum</i> (Poh, 1791) (10A1-A2)																			
	<i>Sphaerium</i> sp. Scopell, 1777 (10A1-A3-A4)																			
	<i>Galba</i> sp. Schrank, 1803 (10A1-A2-A3)																			
	<i>Anisus leucostoma</i> (Millet, 1813) (10A2)																			
	<i>Gyraulus brevis</i> (Adler, 1838)																			
	<i>Gyraulus crista</i> (Linnaeus, 1758)																			
	<i>Pisidium vinctissimum</i> Woodward, 1933																			
	<i>Gyraulus albus</i> (O.F. Müller, 1774)																			
	<i>Planorbis carinatus</i> O.F. Müller, 1774																			
	<i>Radix labiata</i> (Rossmässler, 1835) (10A3-A4)																			
	<i>Pisidium milium</i> Heck, 1836 (10A3-A4)																			
	<i>Radix sabulica</i> (Linnaeus, 1758) (10A3-A4)																			
	<i>Valvona pectinella</i> (O.F. Müller, 1774) (10A3-A4)																			
	<i>Sphaerium comeum</i> (Linnaeus, 1758) (10A3-A4)																			
	<i>Bythotrephes tentaculata</i> (Linnaeus, 1758) (10A3-A4)																			
	<i>Radix</i> sp. Montfort, 1810 (A3-A4)																			
	<i>Ancylus fluviatilis</i> (O.F. Müller, 1774) (10A4-A5)																			
	<i>Belgrandia</i> sp. Bourguignat, 1869 (10A5)																			
	<i>Ercobia ventrosa</i> (Montagu, 1803) (10A5)																			
	<i>Perrinitia ulvae</i> (Perrinit, 1777) (10A5)																			
	<i>Hydrobia</i> sp. (E. ventrosa ou P. ulvae) (10A5)																			
	<i>Limnaea</i> sp. (terminologie groupant des espèces appartenant à différents genres)																			

principal indicateur de la végétation, dans les dépôts loessiques d'Europe de l'ouest et centrale, ce sont les faunes de mollusques terrestres, courantes et bien préservées, qui nous renseignent sur les paléoenvironnements glaciaires continentaux.

Au cours du Début Glaciaire weichselien, et des débuts glaciaires précédents, des phases de pédogenèse alternent avec des phases de dégradation climatique responsables d'érosions importantes (cf. chapitre 5). Deux types de sols se rencontrent: les sols gris forestiers et les sols steppiques. Les premiers sont des sols lessivés développés sous un couvert forestier de type forêt boréale. Il s'agit souvent de sols cumuliques, c'est-à-dire de sols dont l'épaisseur est

due aux dépôts successifs de sédiment qui se sont accumulés suffisamment lentement pour être incorporés au sol par la pédogenèse. Les sols steppiques se développent aux transitions Début Glaciaire - Pléniglaciaire, sous une végétation herbacée, par accumulation de matière organique. La texture loessique des sols steppiques les plus récents témoigne d'un climat continental, plus froid et plus sec. Le complexe pédo-sédimentaire des débuts glaciaires est de manière générale peu propice à la conservation des malacofaunes en raison de son faible taux en carbonate de calcium.

Au cours du Pléniglaciaire moyen weichselien, certaines phases climatiques plus clémentes permettent le développement

de sols (sols bruns boréaux ou arctiques, sols de prairie...) sur apports loessiques ou colluvions. Ils sont généralement décarbonatés dans le nord-ouest de la France en raison de l'acidité des eaux de fonte de la neige et de l'action des acides organiques produits en période estivale et entraînés en profondeur par lessivage.

Répartition géographique et temporelle des données

Les séquences de dépôts glaciaires, principalement loessiques, ayant livré des malacofaunes se répartissent dans les environs de Rouen, du Havre et de Caen. Leur positionnement sur une carte topographique (fig. 348) les situe pour la plupart sur les bords des plateaux loessiques entaillés par la vallée de la Seine, ce qui s'explique par l'implantation favorisée des carrières de loess. En termes de faciès loessique, la vallée de la Seine correspond à une extension vers l'ouest de la province séquanienne (Lautridou & Sommé 1974). Les loess s'y sont principalement déposés en

die était donc l'occasion d'affiner cette approche spatiale dans la région.

L'ensemble des données malacologiques glaciaires compilées pour la Normandie représente 85 assemblages répartis dans 18 localités (tab. 23). Avec une moyenne d'environ 5 prélèvements par site, la quantité de données disponibles est très faible, et limite les reconstitutions paléoenvironnementales. Toutes ces données ont été acquises avant 1990 à une époque où les prélèvements n'étaient pas réalisés en colonnes continues car les problématiques de recherche ne le nécessitaient pas. L'objectif était plutôt la caractérisation environnementale d'unités stratigraphiques plutôt que celle de la dynamique environnementale à haute résolution associée à la mise en place des dépôts. Dans certains cas, aucun comptage n'a même été réalisé. Seule la présence, ou la proportion des espèces présentes, est mentionnée. La méthodologie de prélèvement n'est pas toujours précisée, notamment le volume de sédiment prélevé qui contrôle l'abondance en coquilles mais également la richesse en espèces.



Figure 348 - Localisation des sites à malacofaunes glaciaires dans la topographie régionale.

Figure 348 - Location of glacial malacofauna sites in the regional topography.

contexte de versant. Ils ont donc été moins affectés par la décarbonatation accompagnant le développement du sol interglaciaire holocène que ceux des provinces vexinienne et normande occidentale déposés en contexte de plateau. Seuls deux sites de la province vexinienne (Mesnil-Esnard et Roumare) et un site de la province normande occidentale (Goderville) ont livré des malacofaunes.

À l'échelle du nord de la France, les caractéristiques sédimentaires opposent les loess typiques calcaires de la province séquanienne (Bassin parisien, est des régions Picardie et Nord) aux "limons à doublets" et aux loess lités des provinces normande occidentale et nord (Normandie, ouest des régions Picardie et Nord) (Lautridou & Sommé 1974). Elles permettent d'établir un découpage climatique opposant les provinces maritimes jalonant la côte de la Normandie à la Belgique, au caractère plus humide, à la province séquanienne à l'intérieur des terres, au caractère plus sec (fig. 349). Ce découpage établi pour le Weichsélien supérieur est tout à fait cohérent avec celui fondé sur la composition des malacofaunes de cette époque qui a permis la définition des domaines malacobiogéographiques "ouest" et "central" reflétant la même opposition climatique (Moine 2008; Moine *et al.* 2011). En outre, le caractère plus humide des provinces maritimes est aussi reflété par une plus grande densité en coquilles, isolés ou en réseaux, alternant avec les phases de dépôt loessique (Van Vliet-Lanoë & Hallégouët 1998). La compilation des données malacologiques glaciaires de Norman-

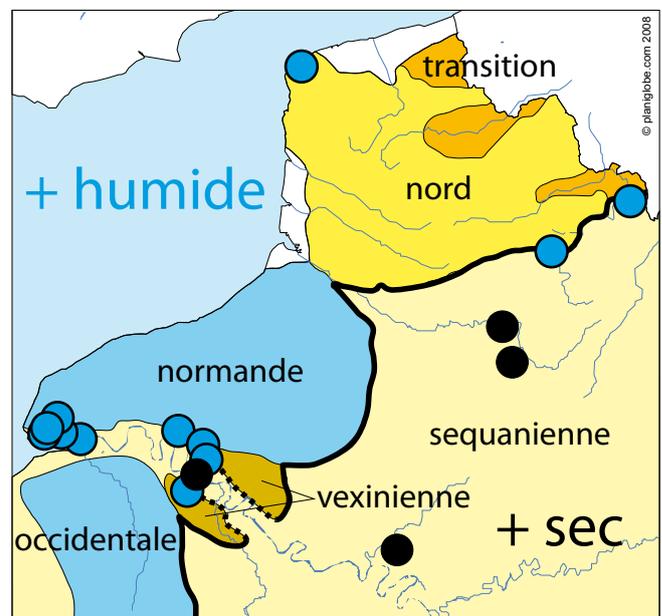


Figure 349 - Carte des provinces sédimentaires loessiques du nord-ouest de la France au Weichsélien supérieur (Lautridou & Sommé 1974) et enregistrements malacologiques associés des domaines "ouest" (cercles bleu) et "central" (cercles noir) (Moine 2008). Les deux indicateurs mettent en évidence le même découpage climatique et environnemental régional (ligne noire).

Figure 349 - Map of sedimentological loess provinces from north-western-Europe during the Upper Weichselian (Lautridou & Sommé 1974) and associated molluscan records from "western" (blue circles) and "central" (black circles) domains (Moine 2008). Both indicators evidence the same regional climatic and environmental zonation (black line).

Les dépôts loessiques les mieux représentés sont donc les plus récents. Ce sont les plus près de la surface et les plus épais car ayant subi le moins d'érosion. La quantité de sites et de prélèvements disponibles est moindre pour le Saalien supérieur et anecdotique pour le Saalien moyen, et mériterait d'être accrue.

Le constat est similaire à l'échelle de l'Europe de l'ouest au vu du faible nombre de prélèvements attribués au Saalien supérieur (Moine & Meijs 2011). Le nombre d'espèces nettement plus élevé au Début Glaciaire saalien supérieur et pendant les interstades du Saalien supérieur reflètent des conditions climatiques moins rudes que pendant les sous-périodes pléniglaciaires et stadiaires du Weichselien et du Saalien.

Étant donné la quasi-absence de datations numériques récentes ou fiables, les attributions chronologiques des assemblages reposent sur des bases chronostratigraphiques étayées d'éléments de pédologie et d'industrie lithique. À l'aide de cette méthode, seuls trois assemblages issus chacun d'un site différent n'ont pu être attribués précisément (tab. 23). Suite aux progrès récents effectués sur les protocoles permettant d'obtenir des âges numériques à partir du radiocarbone ou par luminescence optiquement stimulée, de nouvelles campagnes de datations seraient essentielles au renforcement des canevas stratigraphiques et paléoenvironnementaux développés au cours des cinquante dernières années dans la région.

Saalien moyen

Les deux seules malacofaunes antérieures au Saalien supérieur proviennent de niveaux argileux de la base du site de Tancarville, qui sont situés sous un paléosol attribué au stade isotopique marin (SIM) 7 (fig. 347). En l'absence de datations numériques, et d'éléments chronologiques attestant d'éventuelles discontinuités dans cette séquence, ces deux malacofaunes ont donc été attribuées à la glaciation du Saalien moyen (fig. 333).

L'assemblage inférieur (TAN-1a-C2) n'inclut que *Succinella oblonga*. Il reflète un milieu humide et ouvert. Toutefois, les raisons conduisant à l'existence d'assemblages fossiles monospécifiques restent incertaines: contraintes environnementales, conditions de préservation des coquilles ou biais d'échantillonnage. Leur interprétation paléoenvironnementale doit donc être considérée avec précaution. Les quelques coquilles de l'assemblage supérieur (TAN-A1) sont en mauvais état

de conservation et les espèces présentes reflètent un biotope semi-aquatique (Lautridou & Puisségur 1977). L'assemblage renferme trois taxons ubiquistes des loess (*Pupilla muscorum*, *Trochulus hispidus* et des limaces), mais aussi *Arianta arbustorum* et *Clausilia* sp. (non sylvatiques, i.e., des *Clausilies* indéterminées mais différentes de celles appartenant aux groupes écologiques forestiers et semi-forestiers) qui nécessitent un couvert herbacé assez dense, voire des arbustes, et une composante de milieu humide (*Succinea* sp. et *Oxychilus* sp.) à aquatique (*Valvata cristata* et *V. piscinalis*). Cette malacofaune reflète une végétation de steppe-tundra herbacée proche d'un marécage peu profond. Ses faibles effectifs ne suggèrent pas d'augmentation nette de la température préfigurant le développement de la riche malacofaune interglaciaire du paléosol immédiatement sus-jacent (cf. Le stade 7 : Tourville et Tancarville), mais tout au plus une saisonnalité plus favorable au développement de la végétation.

Ces deux malacofaunes suggèrent l'existence d'une variabilité environnementale au Saalien moyen comme pendant les autres périodes glaciaires mieux documentées (fig. 350). Une répartition plus dense des données malacologiques dans le temps et dans l'espace, à l'échelle de la région et de l'Europe de l'ouest, est toutefois nécessaire à la reconstitution de la dynamique environnementale à cette époque. Les données disponibles sont rares et les conditions côtières à Tancarville ne reflètent peut-être pas celles ayant prévalu à l'intérieur des terres.

Saalien supérieur

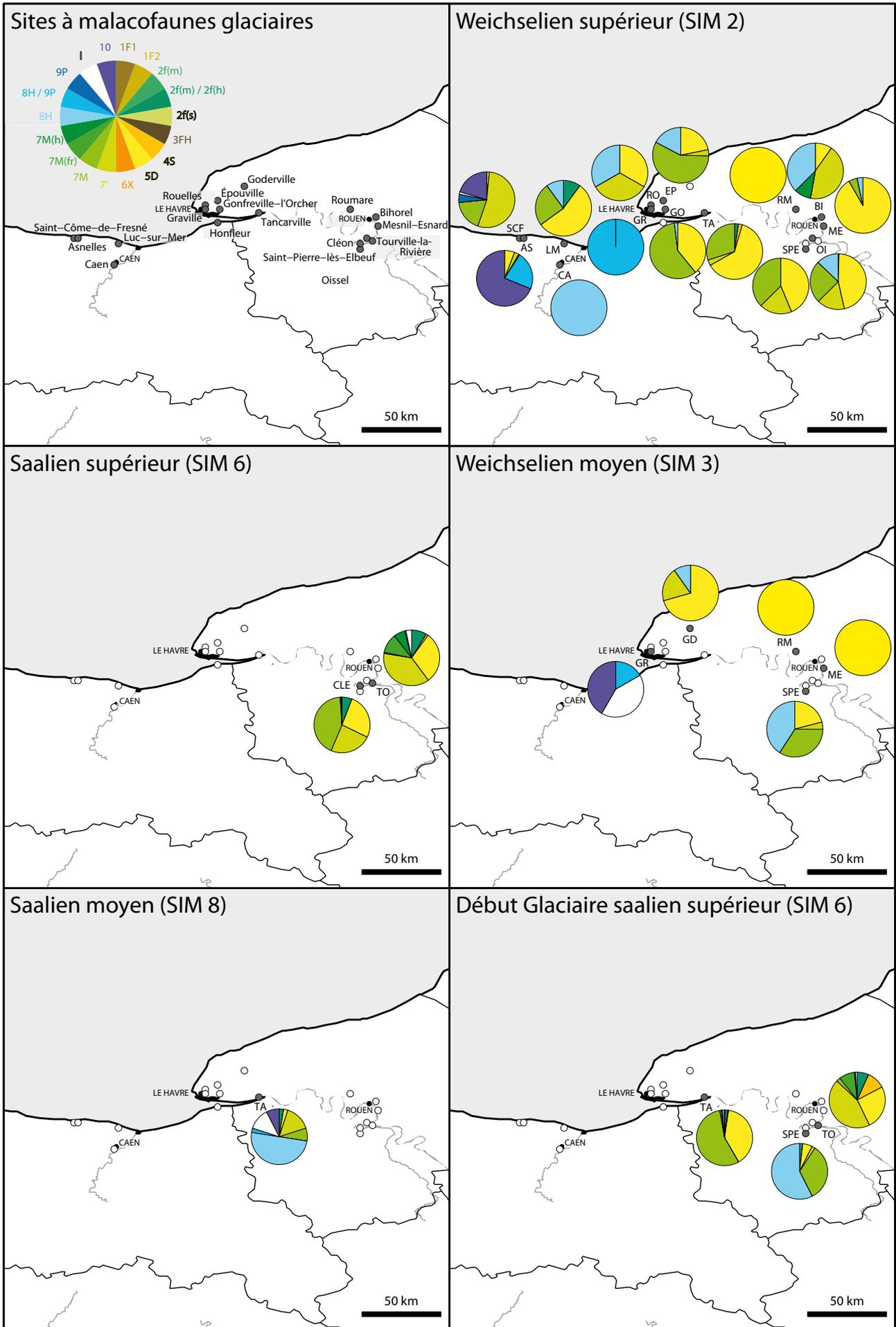
Les données malacologiques de cette période glaciaire se divisent en deux groupes: celles de Cléon et de Tourville caractérisant la période de transition interglaciaire-glaciaire SIM 7-SIM 6, et celles de Tourville, Tancarville, Saint-Pierre-lès-Elbeuf caractérisant la phase pléniglaciaire du SIM 6.

Les trois assemblages du Début Glaciaire du site de Cléon proviennent d'un horizon limoneux à la transition entre la formation estuarienne interglaciaire de Saint-Aubin-lès-Elbeuf et un sol humifère noirâtre sus-jacent (Carpentier & Lautridou 1982b). Attribuées au SIM 10 sur la base de la corrélation de la formation estuarienne avec le paléosol interglaciaire Elbeuf IV de Saint-Pierre-lès-Elbeuf (Lautridou 1983), une confrontation récente des données stratigraphiques et biochronologiques issues de la grande faune conduit à attribuer les limons ayant livré les malacofaunes au Saalien supérieur (Auguste *et al.* 2003). Les ma-

PERIODES GLACIAIRES	Nombre de localités Nombre de prélèvements		Mollusques terrestres		Mollusques aquatiques		SUBDIVISIONS DES PERIODES GLACIAIRES	Nombre de localités Nombre de prélèvements		Mollusques terrestres		Mollusques aquatiques	
			Nombre d'espèces	Nombre moyen d'espèces par prélèvement	Nombre d'espèces	Nombre moyen d'espèces par prélèvement				Nombre d'espèces	Nombre moyen d'espèces par prélèvement	Nombre d'espèces	Nombre moyen d'espèces par prélèvement
Weichselien	16	58	16	2,71	17	0,86	Weichselien supérieur	13	48	14	2,63	17	0,94
							Weichselien (supérieur / moyen ?)	1	1	2	2,00	0	0,00
							Weichselien moyen	4	7	8	3,29	1	0,00
							Weichselien (inférieur / moyen ?)	1	1	3	3,00	0	0,00
							Weichselien indéterminé	1	1	3	3,00	0	0,00
Saalien supérieur	4	25	28	8,00	2	0,08	Pléniglaciaire saalien supérieur - S	3	9	13	4,67	1	0,11
							Pléniglaciaire saalien supérieur - IS	2	6	23	9	0	0
							Début Glaciaire saalien supérieur	2	10	20	10,40	1	0,10
Saalien moyen ?	1	2	8	1,00	2	0,00	Saalien moyen ?	1	2	8	1,00	2	0,00

Tableau 24 - Distribution des sites, prélèvements et espèces de mollusques terrestres et aquatiques pour les trois dernières périodes glaciaires en Normandie. Les prélèvements d'âge incertain ont été mis à part dans leurs catégories respectives.

Table 24 - Distribution of sites, samples and aquatic and terrestrial mollusc species for the last three glacial periods in Normandy. Uncertain age samples have been set apart in their respective categories.



lacofaunes de Cléon datent donc du Début Glaciaire saalien supérieur comme celles de Tourville dont l'âge et la corrélation avec celles de Tancarville (Carpentier & Lautreidou 1982a) ont été récemment confirmés par la biostratigraphie des restes de rongeurs (Cordy *et al.* 2003).

À **Cléon**, les espèces qui composent les trois malacofaunes sont presque toutes les mêmes que celles des assemblages pléniglaciaires, mais leurs proportions sont différentes (tab. 23, pages 298-299). Les espèces dominantes sont *Trochulus hispidus* et les limaces. *Arianta arbustorum*, *Vallonia costata* et *Vallonia pulchella* montrent des effectifs notables, en particulier *Vallonia costata* qui prédomine dans l'échantillon supérieur (CLE-H). *Pupilla muscorum* n'est que faiblement représentée, voire absente. *Succinella oblonga* est absente. La faible présence de *Cochlicopa lubrica*, qui requiert un peu plus de végétation et d'humidité que les autres taxons, semble caractéristique des dépôts du Début Glaciaire weichselien en Normandie d'après les données compilées (tab. 23, pages 298-299). La faune à *Arianta* de ces trois assemblages est caractéristique d'un interstade relativement froid du Début Glaciaire, et les deux malacofaunes supérieures reflètent soit une situation du site progressivement plus élevée par rapport à la rivière liée à une émergence plus marquée des dépôts, soit une tendance à un climat plus sec (accroissement des populations de *V. costata* et *P. muscorum*, et la diminution de celle de *T. hispidus*; Puisségur 1983). L'environnement à Cléon apparaît donc aussi ouvert que durant les phases pléniglaciaires, mais moins humide et avec une composante arbustive plus développée. Sa malacofaune relativement pauvre et similaire à celles des périodes glaciaires suggère une mise en place des dépôts de Cléon à un stade avancé de cette transition Début Glaciaire.

À **Tourville**, 10 prélèvements proviennent de dépôts du Début Glaciaire saalien supérieur. Leur malacofaune, plus riche qu'à Cléon, comprend entre 5 et 16 espèces. Ces richesses ainsi que les interprétations n'ont pas tenu compte des espèces des groupes écologiques forestiers et semi-forestiers, excepté le complexe *Arianta / Fruticicola*. Leur mauvais état de conservation par rapport aux autres espèces suggère le remaniement du sable interglaciaire sous-jacent (Puisségur 1983). La richesse en espèces steppiques et mésophiles à tendance forestière est plus importante qu'à Cléon. À la base de la séquence (fig. 345, page 291), le sable humifère brun-noir a livré 3 associations malacofaunes à *Arianta / Fruticicola* typiques des environnements de Début Glaciaire, qui reflètent un biotope ouvert de climat clément assez

Figure 350 - Proportions moyennes par site des groupes écologiques basées sur les abondances pour chacune des périodes glaciaires distinguées, de la plus ancienne (Saalien moyen) à la plus récente (Weichselien supérieur). Les 3 échantillons d'âge indéterminés n'ont pas été pris en compte. Pour les calculs, les modifications suivantes ont été apportées au tableau récapitulatif des données malacologiques. Les valeurs qualitatives "qqs" de l'échantillon ME-6 ont été arbitrairement remplacées par 1, celle de l'échantillon ME-7 par 5, et celle du site de Honfleur par 50. Pour le site de Tancarville, nous avons attribué les valeurs 1 à r, 10 à c et 30 à a. Les simples présences (croix seule) ont été remplacées par la valeur 1, et les présences accompagnées d'une proportion ont été remplacées par la valeur de cette proportion.

Figure 350 - Average proportions of ecological groups per site based on abundances for every glacial period, from the oldest one (Middle Saalian) to the most recent (Upper Weichselian). The 3 samples of undetermined age have not been taken into account. For calculations, the following modifications have been applied to the summary table of molluscan data. Qualitative values "qqs" from ME-6 sample have been arbitrarily replaced by 1, that of ME-7 sample by 5, and that of Honfleur site by 50. For Tancarville, we attributed values 1 to r, 10 to c and 30 to a. Simple presences (single cross) have been replaced by 1, and presences accompanied by a proportion have been replaced by the value of this proportion.

sec avec une composante arbustive bien développée (riche faune d'espèces de terrain découvert et mésophiles dans l'échantillon TOU81-D2-5) qui se maintient malgré des conditions plus sèches (abondance croissante du complexe *Arianta / Fruticicola*, déclin de *Vallonia pulchella* et des limaces, et apparition de taxons steppiques dans les échantillons TOU74-D2-3 et TOU74-D2-2). Étant donné l'état d'usure des fragments de coquilles récoltés au sommet du sable humifère brun-noir (TOU81-D2-4), dans le sol limono-argileux grisâtre discontinu (TOU81-D3-3) et dans l'horizon argileux noir à son sommet (TOU81-D3-2), Puisségur (1983) considère que ces 3 malacofaunes ont remaniées à 90% des niveaux sous-jacents et ne propose aucune interprétation. Seule une malacofaune plus abondante et plus diversifiée appartenant au sol gris limoneux (TOU74-D3-1) rappelle celle du sable humifère brun-noir, mais avec toutefois une nuance froide et humide plus accentuée (Puisségur 1983), et un couvert végétal moins développé, le complexe *Arianta / Fruticicola* ne rivalisant plus avec les espèces de milieu ouvert en termes d'abondance.

Les malacofaunes du pléniglaciaire saalien supérieur sont en général plus pauvres, et n'ont en commun que deux espèces ubiquistes des loess: *Pupilla muscorum* et *Trochulus hispidus*. À **Tourville**, la malacofaune des sables immédiatement sus-jacents au complexe de sol Début Glaciaire (TOU81-E1-1) est aussi considérée comme remaniée à 90% et n'a pas été interprétée (Puisségur 1983). Bien qu'à peine plus abondantes, les deux malacofaunes (TOU81-E2a et TOU81-E2b) de l'horizon argileux intercalé entre les unités de sable E1 et E2 sont plus cohérentes et plus diversifiées que celle des sables E1, et reflètent un léger réchauffement (Puisségur 1983) et des conditions à peine plus humides. Plus haut dans la stratigraphie des dépôts du Saalien supérieur, un sol humifère est présent entre deux horizons de sable fin (fig. 345). Les deux espèces ubiquistes *P. muscorum* et *T. hispidus* sont accompagnées de *V. costata*, *A. arbustorum*, *Punctum pygmaeum*, *Pupilla alpicola* et *Helicella* sp. (association à *Helicella*). La malacofaune reflète un contexte sec et ensoleillé à végétation arbustive dans les sables fins (échantillons TOU-H1 et TOU-I). La nature sableuse du sédiment, peu favorable à la rétention d'humidité en surface, explique l'absence de la troisième espèce ubiquiste des loess (*S. oblonga*) et des limaces. La formation du niveau humifère central (TOU-H2) est associée à un épisode plus chaud (effectifs accrus), et un peu plus humide de développement de la végétation (apparition prédominante de *Vallonia pulchella* et présence de *Punctum pygmaeum*) dans un contexte toujours froid et sec (effectifs élevés de *Helicella* sp.) (Puisségur 1983). Cette oscillation climatique pourrait être un interstade.

À **Tancarville**, la malacofaune du limon crayeux immédiatement sus-jacent au paléosol interglaciaire attribué au SIM 7 (TAN-A3) renferme en plus des deux espèces ubiquistes, *S. oblonga*, *A. arbustorum*, *Vallonia costata*, *Aegopinella minor*, et *Clausilia* sp. Le mauvais état du matériel suggère qu'il soit en partie remanié du paléosol interglaciaire sous-jacent. Les conditions environnementales plus rudes (disparition des taxons forestiers et quasi-disparition des semi-forestiers; tab. 23, pages 298-299) et le maintien d'un certain degré d'humidité (persistance de l'espèce aquatique *Valvata piscinalis*) reflétés par la malacofaune ne correspondent donc peut-être pas exactement à l'environnement local au moment du dépôt du limon crayeux (Lautreidou & Puisségur 1977). La malacofau-

ne du head (*P. muscorum* et *T. hispidus*) reflète un environnement froid et faiblement végétalisé mais toujours quelque peu humide (Maury *in* Lautridou & Dupeuple 1967; Lautridou & Puisségur 1977). Au-dessus du head s'est développé un second paléosol formé d'un horizon brun à sa base et d'un gris à son sommet. Une première analyse de sa malacofaune a livré une association très pauvre témoignant d'un climat rude (Maury *in* Lautridou & Dupeuple 1967). Reprise ultérieurement par Puisségur, l'analyse malacologique (riche malacofaune à *Arianta* avec une faible représentation des espèces forestières et semi-forestières) a conclu à des conditions environnementales plus sèches durant la formation de l'horizon brun (échantillon TAN-B1) que durant celle du paléosol interglaciaire du SIM 7. Sa présence résulte d'une évolution pédologique importante mais de courte durée probablement due à un interstade net mais relativement bref au cours du Saalien supérieur (Lautridou & Puisségur 1977). La valence écologique des espèces apparues au cours de cet interstade reflète aussi une densification du couvert végétal. Le paléosol gris sus-jacent (échantillon TAN-B2) est caractérisé par le passage à une faune à *Abida secale* associée avec *Vallonia costata* (disparition totale des taxons forestiers, et partielle des taxons semi-forestiers et mésophiles humides au profit des taxons de terrain découvert et stepiques) qui reflète un climat plus sec mais pas plus froid, et donc un recul de l'influence atlantique (Lautridou & Puisségur 1977).

À **Saint-Pierre-lès-Elbeuf**, la malacofaune de l'échantillon SPE-J inclut aussi des limaces, *Succinella oblonga* et *Arianta arbustorum*.

Elle est typique des loess et reflète un milieu de steppe-toundra herbacée avec quelques arbustes.

Les deux dépôts du Début Glaciaire saalien supérieur et les trois dépôts pléniglaciaires du Saalien supérieur ne sont probablement pas strictement contemporains en raison de leur durée de mise en place sûrement courte par rapport à la durée totale de cette période glaciaire. Les différences de composition de leurs malacofaunes caractérisent donc plus probablement des conditions locales du milieu dans chaque site que de l'existence d'un gradient environnemental entre Rouen et l'embouchure de la Seine difficile à mettre en évidence avec si peu de données (fig. 350). Les malacofaunes du Début Glaciaire saalien supérieur reflètent en outre une végétation un peu plus développée qu'au Pléniglaciaire saalien supérieur.

Les malacofaunes connues des loess du Saalien supérieur d'Europe de l'ouest (contexte pléniglaciaire) suggèrent l'existence d'un domaine biogéographique atlantique pauvre en espèces, à caractère moyennement humide et à la végétation peu développée dans le nord-ouest de la France, et d'un domaine rhénan plus riche en espèces, plus sec et à la végétation plus diversifiée (Moine & Meijs 2011; fig. 351). La malacofaune du head de Tancarville ressemble à celles des sites de Cagny-la-Garenne dans la Somme (1 assemblage; *Trochulus hispidus*, *Pupilla muscorum* et *Pupilla alpicola*) (Bourdier *et al.* 1974), et du Chamesson à Villiers-Adam dans l'Oise (14 assemblages; *Pupilla muscorum*,

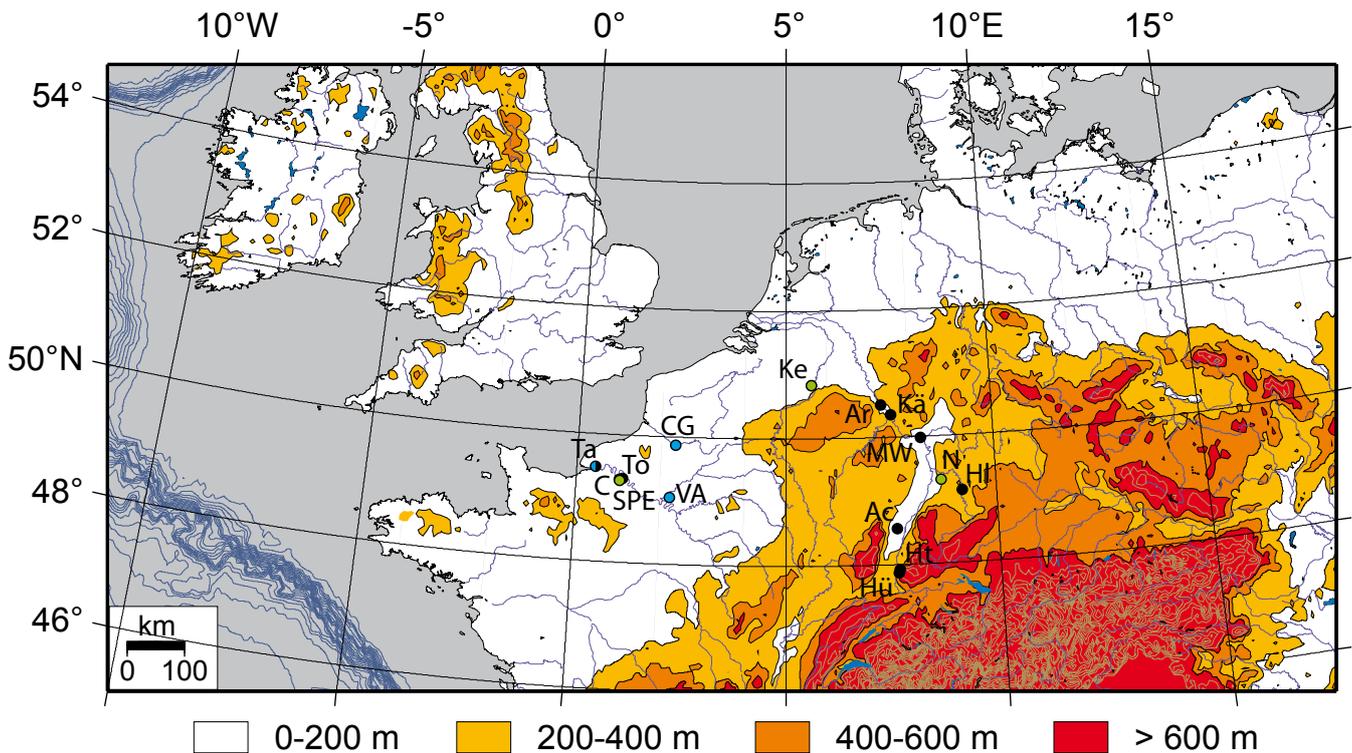


Figure 351 - Localisation des enregistrements malacologiques attribués au Saalien supérieur. Cercles bleus : malacofaunes typiques du domaine ouest n'incluant que tout ou partie des taxons suivants : *Pupilla muscorum*, *Pupilla alpicola*, *Columella columella*, *Trochulus hispidus*, *Succinella oblonga*, limaces. Sites : Tancarville (Ta, en partie), Villiers-Adam (VA), Cagny-la-Garenne (CG). Cercles verts : même composition que celle du groupe précédent + *Arianta arbustorum*. Sites : Saint-Pierre-lès-Elbeuf (SPE), Kesselt (Ke), Nussloch (N). Cercles noirs : malacofaunes plus diversifiées que celles des groupes précédents. Sites : Ariendorf (Ar), Kärlich (Kä), Mainz-Weisenau (MW), Tancarville (Ta, en partie), Tourville (To), Heillbronn (HI), Achenheim (Ac), Heitersheim (Ht), Hügelheim (Hü).

Figure 351 - Location of Upper Saalian molluscan records. Blue circles: malacofaunas typical from western domain including all or part of the following taxa: *Pupilla muscorum*, *Pupilla alpicola*, *Columella columella*, *Trochulus hispidus*, *Succinella oblonga*, slugs. Sites: Tancarville (Ta, partly), Villiers-Adam (VA), Cagny-la-Garenne (CG). Green circles: same composition than for previous group + *Arianta arbustorum*. Sites: Saint-Pierre-lès-Elbeuf (SPE), Kesselt (Ke), Nussloch (N). Black circles: malacofaunas more diversified than those from previous groups. Sites: Ariendorf (Ar), Kärlich (Kä), Mainz-Weisenau (MW), Tancarville (Ta, partly), Tourville (To), Heillbronn (HI), Achenheim (Ac), Heitersheim (Ht), Hügelheim (Hü).

Trochulus hispidus, Limaces, *Succinella oblonga* et *Lymnaea truncatula*) (Limondin-Lozouet & Gauthier 2003) caractéristiques d'environnements humides à végétation pauvre. La malacofaune de Saint-Pierre-lès-Elbeuf est identique à celles de Kesselt (Belgique) (Moine & Meijs inédit) et Nussloch (Allemagne) (Moine *et al.* 2005) (5 assemblages chacune), excepté l'absence de *Columella columella*. Dans la vallée du Rhin, en plus des espèces ubiquistes des loess, les malacofaunes de Heillbronn (Münzing 1971), Kärlich (Remy 1959) et Heitersheim (Münzing 1976) (respectivement 3, 1 et 3 assemblages) incluent plusieurs espèces annexes parmi *V. costata*, *V. pulchella*, *Clausilia parvula* et *C. dubia*, et reflètent ainsi une ambiance moins humide que dans le nord de la France. Les malacofaunes de Hügelsheim (Zollinger 1985), Achenheim (Puisségur 1978), Ariendorf (Brunnacker *et al.* 1975) et Mainz-Weisenau (Bibus *et al.* 1996; Rähle 2004) (respectivement 1, 3, 8 et 2 assemblages), sont encore plus diversifiées en espèces annexes, et reflètent des ambiances encore moins humides (*Chondrula tridens*, *Helicopsis striata*, *Pupilla sterri*, *Abida secale*...) et des environnements à végétation arbustive plus développée (*Vitrea crystallina*, *Nesovitreia hammonis* et *Clausilia parvula*).

Les malacofaunes interstadias de Tourville (8 espèces) et de Tancarville (22 espèces) sont beaucoup plus riches que les autres malacofaunes du Saalien supérieur de Normandie et du nord-ouest de la France. Plus ressemblantes à celles de Ariendorf (surtout concernant l'aspect ouvert et steppique pour celle de Tourville), elles donnent un aperçu de l'intensité des changements climatiques et environnementaux à l'origine de la formation des paléosols échantillonnés dans ces deux sites normands.

En outre, l'effet de ces deux interstades sur ces malacofaunes locales suggère une certaine variabilité de la composition des malacofaunes au cours du temps, donc de la position des limites séparant les domaines malacobiogéographiques dans le nord-ouest de la France au Saalien supérieur. Le peu de données disponibles ne permet toutefois pas de déterminer si des phases de recolonisation doivent être envisagées à l'échelle de la région, ou seulement dans des sites localisés près de zones de refuge régionales, telles que les reliefs du sud de la Normandie, ou les zones côtières, a priori moins sensibles au gel. Toutefois, la mise en évidence claire d'un découpage malacobiogéographique similaire au Weichselien supérieur suggère que celui esquissé pour le Saalien supérieur soit fondé. Il nécessite maintenant l'acquisition de nouvelles données pour être renforcé, de même que la caractérisation de la variabilité climatique et environnementale rapide associée et de son effet sur ses limites, au cours de cette période glaciaire.

Weichselien

Phases du Pléniglaciaire weichselien indéterminées

À **Honfleur**, une malacofaune atypique (HON1) extraite d'un limon fin lœssique et dominée par *Zonitoides nitidus* a été interprétée comme le signe d'une relative sécheresse environnementale (Maury *in* Elhai 1963). Si la présence de *Z. nitidus* n'est pas anachronique, cette composition peu commune refléterait plutôt un environnement palustre très humide allant de pair avec la faible abondance des deux seuls autres taxons présents (*Pupilla muscorum* et *Helicella* sp.) préférant des milieux secs et ensoleillés. Ces conditions pourraient découler d'un événement climatique

particulièrement humide ou de conditions locales ayant favorisé la persistance d'eau en surface. En l'absence de datations numériques et d'un cadre chronostratigraphique précis des dépôts échantillonnés, l'âge de cette malacofaune ne peut être précisé au sein de la glaciation weichselienne.

À **Tancarville**, la malacofaune du sable calcaire (TAN-3-C2; Lautridou & Dupeuple 1967) dont l'âge pourrait être Pléniglaciaire weichselien inférieur ou moyen, a une composition reflétant un milieu ouvert et sec au couvert végétal peu développé. La nature sableuse du sédiment peut expliquer l'aspect sec du milieu et l'absence de taxons hygrophiles et palustres.

À **Luc-sur-Mer**, malgré une stratigraphie détaillée, l'absence de datations numériques et d'éléments chronologiques diagnostiques ne permet pas de préciser si l'âge de l'échantillon LSM-9, ne renfermant que *Pupilla muscorum* et *Trochulus hispidus*, est Pléniglaciaire weichselien moyen ou supérieur. Sa composition, similaire à celle de l'échantillon LSM-5 sus-jacent attribué au Pléniglaciaire weichselien supérieur, implique des conditions environnementales froides et sèches aussi rigoureuses (Coutard *et al.* 1970). Les mêmes auteurs indiquent que le niveau LSM-5bis, identifié comme le niveau LSM-5, a aussi livré *Arianta arbusorum*, *Vallonia pulchella* et peut-être *Succinella oblonga* (Guillaume 1923). Toutefois, leur contemporanéité n'est assurée par aucun élément chronologique.

Pléniglaciaire moyen

Dans les environs de Rouen, les deux malacofaunes de **Saint-Pierre-lès-Elbeuf** (SPE-A et SPE-B) sont issues du même niveau échantillonné dans deux carrières différentes. Elles reflètent comme au Début Glaciaire saalien à Cléon, un couvert végétal de type steppe-tundra, mais sans sa composante arbustive (absence de plusieurs espèces caractéristiques dont *Arianta arbusorum*). Les conditions climatiques sont devenues plus froides et plus humides (présence de *Columella columella* et *Succinella oblonga*, très faibles effectifs de *Vallonia costata*).

À **Mesnil-Esnard** et à **Roumare**, sites peu éloignés, seul persiste *Pupilla muscorum*. Cette malacofaune monospécifique reflète des conditions climatiques rudes (Lautridou 1968b), et un environnement froid et sec avec peu de végétation. Cette pauvreté environnementale est probablement due au contexte de plateau plus exposé des loess de Mesnil-Esnard, par opposition au contexte de pente des loess de Saint-Pierre-lès-Elbeuf.

Le site de **Goderville** au nord-est du Havre est également situé en contexte de plateau. Sa malacofaune est néanmoins un peu plus riche et dominée par des espèces reflétant un milieu ouvert plutôt sec (*Pupilla muscorum* et *Vallonia costata*, faibles proportions de *S. oblonga*) à végétation faiblement développée (absence de *Trochulus hispidus*).

Malgré le contexte global de réchauffement interpléniglaciaire du SIM 3 (fig. 216), la composition des malacofaunes du Pléniglaciaire weichselien moyen reflète un appauvrissement général de la végétation dans la région par rapport aux conditions reflétées par les malacofaunes du Début Glaciaire weichselien d'Europe de l'ouest à Lambersart (Limondin *in* Deschodt 2008), Bréau et Sergines (Puisségur *in* Lautridou 1985), Achenheim (Puisségur

1978), Böcking (Rähle 2004), Nussloch (Moine *et al.* 2005) et Mainz-Weisenau (Bibus *et al.* 2002). Le nombre moyen d'espèces par assemblage (3,29) est donc peu élevé. En raison du peu de données disponibles et de l'absence de datations numériques, il n'est pas possible d'assurer que les différences entre les malacofaunes de ces quatre sites reflètent l'existence de plusieurs domaines biogéographiques, dans la vallée de la Seine et sur les plateaux adjacents au nord, ou l'occurrence d'une variabilité climatique et/ou environnementale intrinsèque au Pléniglaciaire weichselien moyen, telle que celle mise en évidence par les malacofaunes de Nussloch (Allemagne) (Moine *et al.* 2005).

Pléniglaciaire supérieur

La majorité des malacofaunes a une composition pauvre incluant tout ou partie des quatre espèces ubiquistes des loess (*Pupilla muscorum*, *Trochulus hispidus*, *Succinella oblonga* et les limaces). Les analyses quantitatives montrent que *P. muscorum* prédomine le plus souvent seule (**Mesnil-Esnard, Oissel, Roumare, Tancarville, Luc-sur-Mer**) dans les malacofaunes reflétant des conditions climatiques rudes et des milieux steppiques pauvres, froid et sec, mais parfois aussi en association avec *T. hispidus* (**Saint-Pierre-lès-Elbeuf, Oissel, Gonfreville-l'Orcher**) impliquant une végétation un peu plus développée. Les autres combinaisons, comme une prédominance de *S. oblonga* (**Caen**) ou de *T. hispidus* (**Épouville**), ou une co-dominance de *T. hispidus* et de *S. oblonga* (**Bihorel**), sont beaucoup plus rares, et impliquent localement une végétation un peu plus dense et des conditions plus humides. Les limaces n'ayant, au vu des comptages, pas toujours été triées, leur présence/absence

est moins diagnostique. Seules les malacofaunes de **Rouelles** et de **Graville**, situées à l'ouest de la zone d'étude, n'incluent ni *P. muscorum* ni *T. hispidus* mais renferme respectivement *Columella columella*, et *Succinea* sp. et *Galba truncatula* (espèce aquatique). Encore plus à l'ouest, le long de la côte, les sites de **Saint-Côme-de-Fresné** et de **Asnelles** ont livré *Pupilla alpicola*, *Oxyloma elegans* et une dizaine d'espèces aquatiques. Ces quatre sites reflètent des environnements froids et humides comme l'indique la présence de *Columella columella* à **Rouelles** (Lechevalier 1975).

Le nombre, la qualité et la dispersion des malacofaunes attribuées au Pléniglaciaire weichselien supérieur permettent une approche spatiale moins hasardeuse de leur composition à l'échelle de la région, bien qu'elles ne soient pas exactement contemporaines. La distinction entre les malacofaunes situées en contexte de plateau au nord de la Seine et celles situées dans la vallée de la Seine n'est pas évidente. Au contraire, l'existence d'un gradient d'humidité croissante de l'est vers l'ouest, accompagné d'une végétation un peu plus développée dans quelques localités des environs de Rouen (Oissel, Bihorel), ou en bordure de la zone humide (Épouville), semble se dégager (fig. 350, page 302).

Nous avons vu précédemment que les malacofaunes du Pléniglaciaire supérieur ont récemment permis la caractérisation de deux domaines biogéographiques dans le nord-ouest de l'Europe (Moine 2008 *et al.*; fig. 349 & 352). Par rapport à cette étude, huit taxons supplémentaires apparaissent dans la liste établie pour la Normandie dans la présente compilation (tab. 23, pages 298-299), mais différentes raisons suggèrent une présence ana-

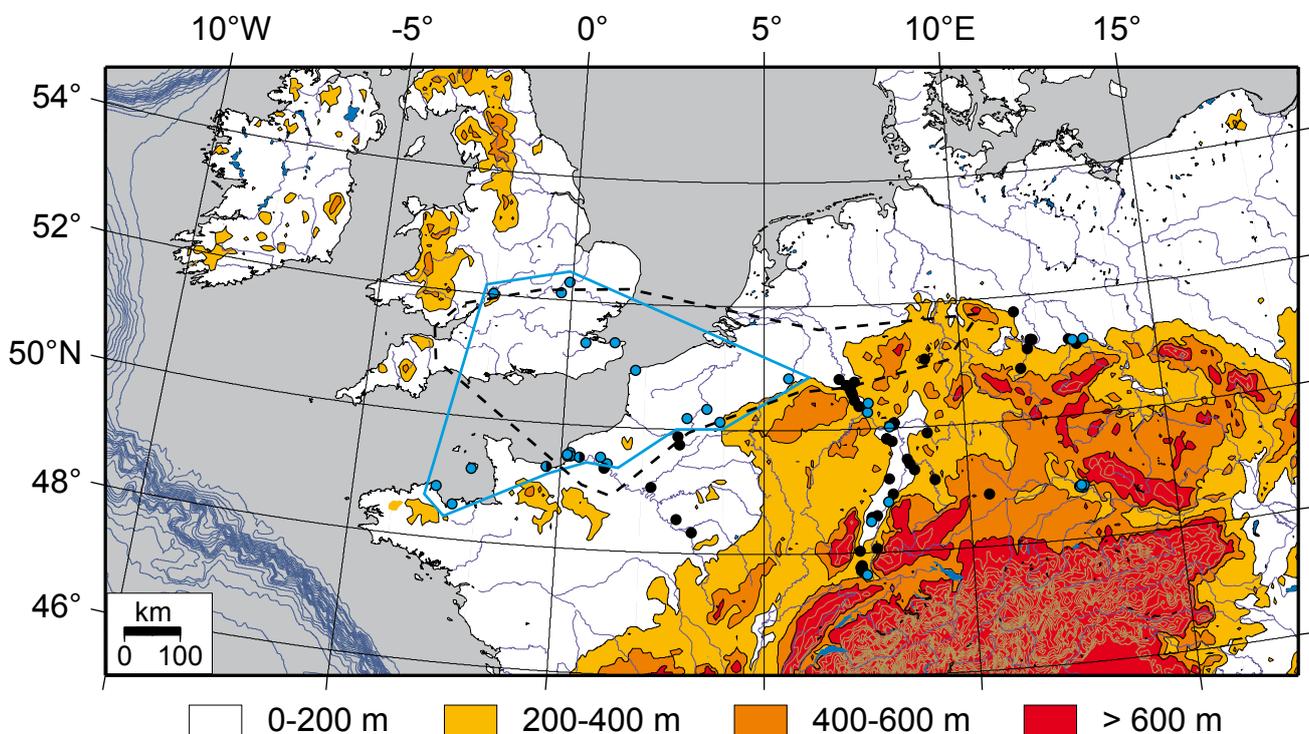


Figure 352 - Localisation des enregistrements malacologiques attribués au Weichselien supérieur. Cercles bleu : malacofaunes typiques du domaine ouest, mais non exclusives, n'incluant que tout ou partie des taxons suivants : *Pupilla muscorum*, *Pupilla alpicola*, *Columella columella*, *Trochulus hispidus*, *Succinella oblonga*, limaces. Cercles noir : malacofaunes plus diversifiées. On notera la bonne correspondance entre les limites sud-est du domaine ouest (cadre bleu) et de la zone à forte concentration en sites ayant préservé des coins de glace (cadre noir en pointillés).

Figure 352 - Location of Upper Weichselian molluscan records. Blue circles: malacofaunas typical from the western domain, but not being exclusive, and including all or part of the following taxa: *Pupilla muscorum*, *Pupilla alpicola*, *Columella columella*, *Trochulus hispidus*, *Succinella oblonga*, slugs. Black circles: more diversified malacofaunas. Note the good correspondence between south-eastern limits of western domain (blue frame) and of the area of high concentration in sites having preserved ice-wedges (black dotted frame).

chronique pour certains de ces taxons. Le prélèvement OIS-G de Oissel (Remy 1968) n'avait pas été inclus dans la compilation ouest-européenne de 2008 par manque d'information sur la stratigraphie locale. La présence de *Vallonia costata* et *Pupilla sterri* dans sa malacofaune, alors qu'elles sont absentes des autres sites normands, suggère de placer à l'ouest de Oissel la frontière entre les deux domaines malacobiogéographiques d'Europe de l'ouest. Le matériel coquillier des prélèvements GRA-2 et GRA-DUB-A de Graille attribué à *Succinea* sp. (Babeau 1905; Babeau & Dubus 1906) pourrait appartenir à l'espèce *Succinella oblonga*. L'âge, ou la position, du prélèvement LSM-5bis de Luc-sur-Mer (Guillaume 1923) restent incertains malgré un repositionnement dans un contexte stratigraphique plus récent (Coutard *et al.* 1970) mais l'absence de datations numériques n'exclut pas qu'il soit d'âge Weichselien moyen. Quant au prélèvement TAN2 de Tancarville (Lautridou 1985), il pourrait être d'âge Tardiglaciaire weichselien.

Les malacofaunes plus riches de ces deux sites peuvent être dues à leur position en bordure sud du domaine ouest ou en bord de mer. Enfin, les prélèvements de Saint-Côme-de-Fresné et d'Asnelles (West & Sparks 1960; Guillaume inédit *in* Elhäi 1963) nous étaient alors inconnus. Ils proviennent en outre de dépôts argileux, donc non lœssiques, et l'âge radiocarbone de $20\ 800 \pm 1\ 500$ BP du niveau tourbeux présent dans ces séquences (Delibrias & Larssonneur 1966) reste douteux en raison de sa réalisation déjà un peu ancienne.

L'approche de la variabilité environnementale au cours du temps n'est permise que dans une minorité de sites disposant de plusieurs échantillons répartis verticalement dans des unités sédimentaires différentes. À **Mesnil-Esnard**, les conditions environnementales très pauvres du Pléniglaciaire moyen (malacofaune monospécifique à *Pupilla muscorum*) perdurent (Lautridou 1968b), avec toutefois une faible augmentation d'humidité et de développement végétal (quelques individus de *Trochulus hispidus* et *Succinella oblonga* s'ajoutent à la présence prédominante de *P. muscorum*). À **Saint-Pierre-lès-Elbeuf**, l'unique malacofaune composée de quelques individus de *P. muscorum*, *T. hispidus* et de limaces reflète un milieu froid, plus sec (disparition de *S. oblonga* et de *C. columella*) et à couvert végétal plus pauvre (disparition de *V. costata*) qu'au Pléniglaciaire weichselien moyen. À **Tancarville**, les 5 échantillons successifs du Pléniglaciaire weichselien supérieur reflètent une période froide et sèche (Maury *in* Lautridou & Dupeuble 1967), mais montrent aussi un appauvrissement progressif du couvert végétal (inversion des proportions de *T. hispidus*, dominant à la base des dépôts, qui disparaît quasiment face à *P. muscorum* omniprésent au sommet). Le milieu ne devient pas complètement aride pour autant (présence de limaces dans l'échantillon TAN1). Si l'échantillon TAN2 est bien d'âge Pléniglaciaire supérieur, la séquence se termine alors par un épisode de diversification végétale (malacofaune plus diversifiée), mais toujours en contexte très froid (abondances unitaires des espèces présentes).

Les séquences de Saint-Côme-de-Fresné et d'Asnelles renferment un niveau tourbeux daté qui a permis de corréler les échantillons SC-90 et AS1-13 en plus de l'utilisation des critères malacologiques. Les deux sites ont uniquement livré des espèces terrestres et aquatiques à large valence écologique et tolérant des conditions pauvres, la plupart étant aussi présentes dans les lœss (West & Sparks 1960). L'échantillon SC4 prélevé immédiatement au-dessus

du niveau tourbeux est le seul ayant livré des taxons typiquement glaciaires : *Pupilla alpicola*, *Pisidium vincentianum* et *Pisidium obtusale* var. *lapponicum* (Favre *in* Guillaume inédit; Elhäi 1963), mais ces derniers n'ont pas été retrouvés par West & Sparks (1960). Au cours de la dynamique d'émersion qui affecte ces deux sites, l'horizon tourbeux marque la transition entre un contexte de lagune marine passant à des dépressions marécageuses sujettes au dessèchement périodique, et un contexte terrestre plus sec (proportions moindres en espèces aquatiques et plus élevées en espèces terrestres, notamment pour l'espèce de milieu sec et ouvert *Pupilla muscorum*). Malgré la datation radiocarbone du niveau tourbeux, la dynamique d'émersion caractérisant l'évolution paléoenvironnementale de ces deux sites entretient un doute quant à un possible âge Début Glaciaire weichselien de ces deux séquences (West & Sparks 1960).

À **Épouville**, la poche de loess échantillonnée a fourni 4 assemblages peuplés des 4 espèces ubiquistes des loess. Contrairement aux autres sites, les proportions importantes de *Succinella oblonga* soulignent une ambiance humide du milieu, probablement due à la microtopographie locale en forme de cuvette (Puisségur *in* Lechevalier 1966). De la base au sommet de la séquence, la végétation de steppe-toundra s'appauvrit (baisse des proportions de *T. hispidus* et *P. muscorum*) et l'humidité augmente (augmentation de la proportion de *S. oblonga*). La température s'adoucit au cours du remplissage de la cuvette mais baisse au sommet (variations de l'abondance totale). Une telle évolution de la malacofaune est similaire à celle observée dans les gleys de toundra cryoturbés des séquences de loess du nord de la France et de la vallée du Rhin associés à des phases de mise en place d'un pergélisol (Moine *et al.* 2008, 2011). La proportion des espèces hygrophiles (principalement *S. oblonga*) augmente d'abord progressivement puis brusquement au sommet du gley de toundra lorsque l'humidité est maximale.

Dans le même temps, on note une augmentation soudaine des effectifs de tous les taxons qui ont pu se maintenir malgré l'augmentation d'humidité. Chez *P. muscorum*, cet accroissement des effectifs découle d'une augmentation du taux de reproduction (plus grande proportion d'individus juvéniles) en réponse à une augmentation de température causant aussi le dégel saisonnier du pergélisol. Le retour de conditions plus froides et plus sèches accompagne la sédimentation loessique et la disparition du pergélisol et du gley de toundra, et cause la chute immédiate des effectifs de tous les taxons. Cette ressemblance suggère donc que des phases rapides de réchauffement ont affecté la région normande comme le reste de l'Europe de l'ouest au Pléniglaciaire supérieur weichselien. La durée de remplissage de la poche de loess serait donc d'environ 1 000-2 000 ans, c'est-à-dire à peu près celle d'un cycle loess-gley de toundra dans la séquence bien datée de Nussloch (Allemagne) (Antoine *et al.* 2009).

Malacofaunes, paléoenvironnements et préhistoire en contexte glaciaire

L'approche synthétique des données archéologiques provenant des dépôts glaciaires de Normandie (Lechevalier & Fosse 1977; Lautridou 1983; Lautridou & Cliquet 2006; Cliquet & Lautridou 2009) amène à différents constats. Le matériel provenant des dépôts loessiques des périodes glaciaires du Pléistocène moyen

(Saalien moyen et supérieur) et d'une partie du Pléistocène supérieur (Eemien, Début Glaciaire weichselien, Pléniglaciaire weichselien inférieur et moyen) est souvent incomplet (cas des collectes anciennes focalisées sur les pièces diagnostiques). Son calage chronostratigraphique est souvent approximatif. En effet, malgré l'évolution des canevas stratigraphiques, une partie des sites a aujourd'hui disparu, et les observations d'époque ne permettent pas toujours de retrouver la localisation précise des niveaux archéologiques. Malgré l'application récente de nouvelles méthodes de datation par luminescence, peu de niveaux d'occupation ont fait l'objet de datations numériques.

Enfin, les dépôts loessiques notamment anciens ont souvent été partiellement ou totalement remaniés et redistribués, ainsi que les artefacts archéologiques qu'ils contenaient au sein de dépôts sédimentaires plus récents, par des phénomènes d'érosion durant les périodes interglaciaires (SIM 9, SIM 7, Eemien) et interpléniglaciaires (SIM 3). Le matériel archéologique se trouve donc souvent inclus dans des dépôts, ou à l'interface d'unités sédimentaires, anachroniques, parfois beaucoup plus récents. Comme pour les assemblages malacologiques, il est donc difficile de présenter des cartes de distribution des sites d'occupation humaine par tranches chronostratigraphiques.

À l'échelle de l'Europe de l'ouest, une comparaison spatiale n'est envisageable que pour le Pléniglaciaire weichselien supérieur pour lequel les malacofaunes et les données archéologiques sont suffisamment représentatives (fig. 236). Durant les époques des industries aurignacienne et gravettienne, la Normandie semble, comme le nord de la France, avoir été totalement dépourvue de présence humaine. De rares sites comme celui d'Épouville, qui a livré une

industrie ressemblant à l'industrie aurignacienne du Bassin parisien, indiquent une présence ponctuelle de l'Homme au Paléolithique supérieur ancien dans la région (Guette-Marsac 2009).

Les peuplements humains sont ensuite totalement absents de Normandie, comme de la majeure partie de la Grande Plaine européenne, durant le Dernier Maximum Glaciaire. Les conditions environnementales des régions maritimes (couvert végétal moins diversifié, humidité plus élevée) ont peut-être été moins favorables à la présence pérenne des peuplements humains, faute de pouvoir soutenir une grande faune suffisamment importante et diversifiée.

Le repeuplement définitif de la Normandie n'intervient qu'au Tardiglaciaire weichselien, caractérisé par la présence de quelques sites préhistoriques.

Conclusion sur les malacofaunes glaciaires

La compilation et l'analyse détaillée des malacofaunes glaciaires de Normandie est en accord avec les observations générales réalisées à l'échelle européenne, à savoir qu'elles sont composées d'un nombre réduit d'espèces présentes à chaque glaciation et qui caractérisent des environnements de steppe-toundra plus ou moins secs à la composante arbustive généralement peu développée. Les changements de composition des malacofaunes constatés dans l'espace ou dans le temps sont d'ordre secondaire et découlent de particularités environnementales locales (topographie, nature du sol, ...) et de l'influence sur l'environnement de gradients climatiques régionaux, ou de variations climatiques millénaires globales. Les faibles effectifs (200-300 individus) de

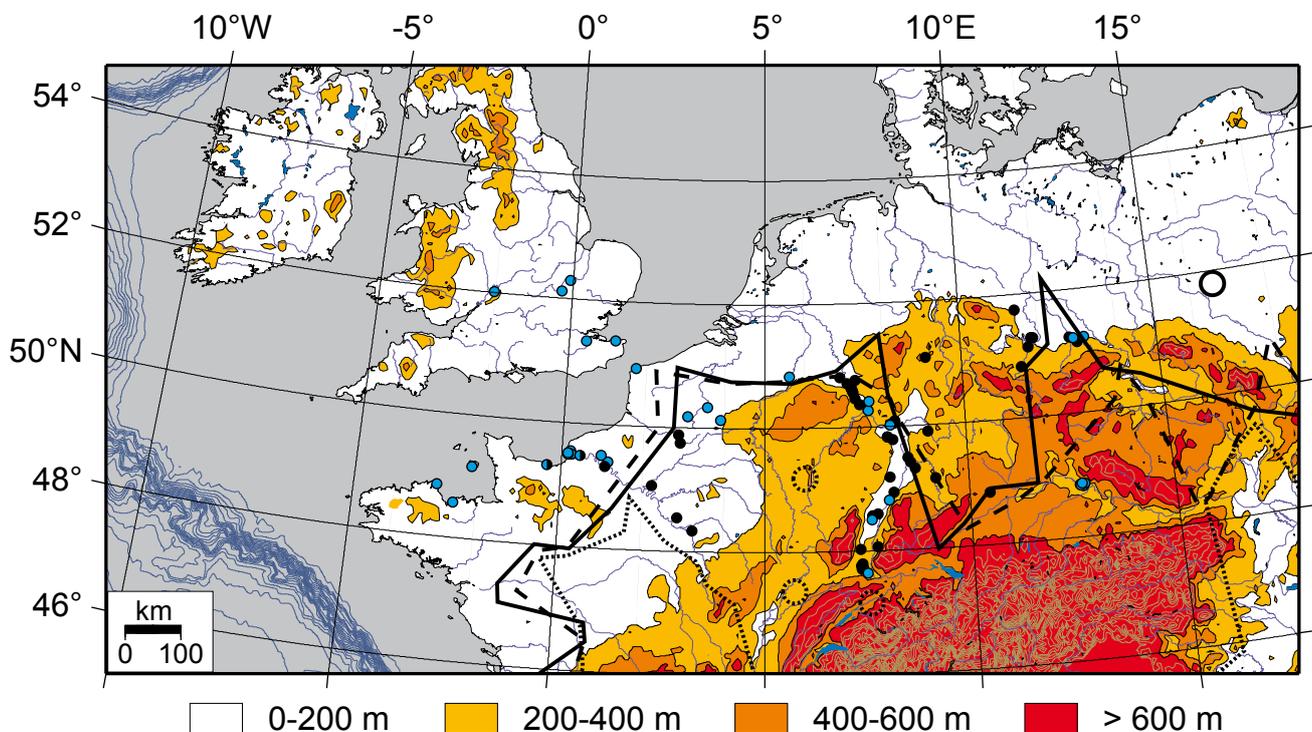


Figure 353 - Comparaison entre la frontière limitant les domaines malacobiogéographiques atlantique et central, et la limite nord d'expansion des industries lithiques au Paléolithique supérieur ancien et moyen (d'après Bocquet-Appel *et al.* 2005, modifié) : Aurignacien (ligne continue), Gravettien (ligne tiretée) et Dernier Maximum Glaciaire (ligne pointillée).

*Figure 353 - Comparison between the border separating atlantic and central malacobiogeographical domains and the northern expansion limit of Middle Palaeolithic and Early Upper Palaeolithic industries (from Bocquet-Appel *et al.*, 2005, modified): Aurignacian (solid line), Gravettian (dashed line) and Last Glacial Maximum (dotted line).*

la majorité des assemblages prélevés dans les loess suggèrent que les températures printanières et estivales sont restées faibles, sauf pendant l'épisode de réchauffement caractérisé à Épouville (plus de 1000 individus par assemblage).

Aucune malacofaune de Normandie n'a pu être attribuée au Début Glaciaire weichselien et au Weichselien inférieur, probablement en raison d'une lacune sédimentaire généralisée due au contexte environnemental régional érosif pendant ou après chacune de ces deux périodes. Le peu de données malacologiques disponibles pour les périodes glaciaires antérieures au Weichselien, la méconnaissance de l'âge numérique des prélèvements et leur répartition spatiale clairsemée limitent les comparaisons de reconstitutions paléoenvironnementales tant entre les différentes

périodes glaciaires qu'entre les différentes provinces paléoenvironnementales de la région, ainsi qu'avec les données de présence des peuplements préhistoriques.

Le caractère européen des changements environnementaux liés aux cycles climatiques glaciaire-interglaciaire, ou millénaires, implique une réponse des paléoenvironnements en Normandie qui n'a pu être mise en évidence qu'à Épouville. La caractérisation de la dynamique environnementale par les malacofaunes, et son effet sur l'occupation du territoire pendant les périodes glaciaires restent donc, au même titre que l'amélioration des canevas chronostratigraphiques, des thématiques de recherche à poursuivre pour une meilleure compréhension de la dynamique spatiale et temporelle des peuplements préhistoriques en Normandie.

Bibliographie

- Alexandrowicz W.P. (2004) - Molluscan assemblages of Late Glacial and Holocene calcareous tufas in southern Poland. *Folia Quaternaria*, 75, p. 3-309.
- Andersen B.G. & Borns H.W. (1994). The Ice Age World. *Scandinavian University Press*, Oslo, 208 p.
- Anderson R. (2005). An annotated list of the non-marine Mollusca of Britain and Ireland. *Journal of Conchology*, 38, (6), p. 607-637.
- Antoine P. (1994). The Somme Valley terrace system (Northern France); a model of river response to Quaternary climatic variations since 800 000 BP. *Terra Nova*, 6, (5), p. 453-464.
- Antoine P., Rousseau D.-D., Zöller L., Lang A., Munaut A.-V., Hatté C. & Fontugne M. (2001). High-resolution record of the last Interglacial-glacial cycle in the Nussloch loess-paleosol sequences, Upper Rhine Area, Germany. *Quaternary International*, 76/77, p. 211-229.
- Antoine P., Coutard J.-P., Gibbard P., Hallégouët B., Lautridou J.-P. & Ozouf J.-C. (2003). The Pleistocene rivers of the English Channel region. *Journal of Quaternary Science*, 18, (3-4), p. 227-243.
- Antoine P. & Limondin-Lozouet N. (2004). Identification of MIS 11 Interglacial tufa deposit in the Somme valley (France): new results from the Saint-Acheul fluvial sequence. *Quaternaire*, 15, (1-2), p. 41-52.
- Antoine P., Limondin-Lozouet N., Auguste P., Loch J.-L., Galehb B., Reyss J.-L., Escudé E., Carbonel P., Mercier N., Bahain J.-J., Falguères C. & Voinchet P. (2006). Le tuf de Caours (Somme, France) : mise en évidence d'une séquence eemienne et d'un site paléolithique associé. *Quaternaire*, 17, (4), p. 281-320.
- Antoine P., Rousseau D.-D., Moine O., Kunesch S., Hatté C., Lang A., Tissoux H. & Zöller L. (2009). Rapid and cyclic aeolian deposition during the Last Glacial in European loess: a high-resolution record from Nussloch, Germany. *Quaternary Science Reviews*, 28, (25/26), p. 2955-2973.
- Auguste P., Carpentier G. & Lautridou J.-P. (2003). La faune mammalienne de la basse terrasse de la Seine à Cléon (Seine-Maritime, France) : interprétations taphonomiques et biostratigraphiques. *Quaternaire*, 14, (1), p. 5-14.
- Babeau L. (1905). Note sur le Quaternaire des environs du Havre. *Bulletin de la Société Géologique de Normandie*, 25, p. 33-37.
- Babeau L. & Dubus A. (1906). Etude sur les limons des plateaux. *Bulletin de la Société Géologique de Normandie*, 26, p. 32-36.
- Bank R. A., Falkner G. & von Proschwitz T. (2001). CLECOM-PROJECT. A revised checklist of the non-marine Mollusca of Britain and Ireland. *Heldia*, 5, p. 41-72.
- Beaulieu (de) J.-L., Andrieu-Ponel V., Cheddadi R., Guiter F., Ravazzi C., Rielle M. & Rossi S. (2006). Apport des longues séquences lacustres à la connaissance des variations des climats et des paysages pléistocènes. *Comptes Rendus Palevol*, 5, (1-2), p. 65-72.
- Bibus E. (1980). Zur Relief-, Boden- und Sedimententwicklung am unteren Mittelrhein. *Frankfurter Geowissenschaftliche Arbeiten. Serie D. Physische Geographie*, 1, p. 1-295.
- Bibus E., Bludau W., Bross C. & Rähle W. (1996). Der Altwürm- und Rißabschnitt im Profil Mainz-Weisenau und die Eigenschaften der Mosbacher Humuszonen. *Frankfurter Geowissenschaftliche Arbeiten. Serie D. Physische Geographie*, 20, p. 21-52.
- Bibus E., Rähle W. & Wedel J. (2002). Profilbau, Molluskenführungen und parallelisierungsmöglichkeiten des Altwürmabschnitts im Lössprofil Mainz-Weisenau. *Eiszeitalter und Gegenwart*, 51, (1), p. 1-14.
- Bocquet-Appel, J.-P., Demars, P.-Y., Noiret, L. & Dobrowsky, D. (2005). Estimates of Upper Palaeolithic meta-population size in Europe from archaeological data. *Journal of Archaeological Science*, 32, (11), p. 1656-1668.
- Bourdier F. (1969). Excursion dans le bassin de Paris de l'Association Internationale pour l'étude du Quaternaire du 18 au 28 août 1969 - Etude comparée des dépôts quaternaires des bassins de la Seine et de la Somme. *Bulletin d'Information des Géologues du Bassin de Paris*, 21, p. 169-231.
- Bourdier F., Munaut A.-V., Prat F. & Puisségur J.-J. (1974). Les dépôts du complexe Rissien de la Somme. Quaternaire et Paléolithique des bassins de la Somme et de la Basse-Seine. *Bulletin de l'Association Française pour l'Etude du Quaternaire*, 11, (3-4), p. 219-227.

- Breuil H. (1952). Glanes comchyliologiques en France (Nord et Sud-Ouest) déterminées par A.S. Kennard. In *Congrès préhistorique de France, Compte rendu de la XIII^e session, Paris, 1950*. Monnoyer, Le Mans, p. 191-240.
- Brunnacker K., Löhr H., Boenigk W., Puisségur J.-J. & Poplin F. (1975). Quartär-Aufschlüsse bei Ariendorf am unteren Mittelrhein. *Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv*, 14, p. 93-141.
- Carpentier G. & Lautridou J.-P. (1982a). Tourville: the low terrace of the Seine; the alluvium, periglacial deposits, interglacial fluviomarine deposits, slope deposits and palaeosols, fauna. *Bulletin du Centre de Géomorphologie de Caen*, 26, p. 31-34.
- Carpentier G. & Lautridou J.-P. (1982b). Cléon: the low terrace of the Seine. *Bulletin du Centre de Géomorphologie de Caen*, 26, p. 35-36.
- Clet M., Helluin M., Pellerin J. & Pareyn C. (1990). Le tuf de Reviens (Calvados, France). *Bulletin du Centre de Géomorphologie de Caen*, 38, p. 199-213.
- Cliquet D. & Lautridou J.-P. (2009). Les occupations humaines du Pléistocène moyen de Normandie (France) dans leur cadre environnemental. *Quaternaire*, 20, (3), p. 305-320.
- Cliquet D., Lautridou J.-P., Antoine P., Lamothe M., Leroyer M., Limondin-Lozouet N. & Mercier N. (2009). La séquence lœssique de Saint-Pierre-lès-Elbeuf (Normandie, France) : nouvelles données archéologiques, géochronologiques et paléontologiques. *Quaternaire*, 20, (3), p. 321-343.
- Cliquet D., Lautridou J.-P., Coutard S., Bémilli C., Bahain J.-J., Mercier N., Limondin-Lozouet N. & Gauthier A. (2011). *Tourville-la-Rivière, Seine-Maritime. Carrières et ballastières de Normandie : La Fosse-Marmitaine*. Rapport final d'opération, Fouille archéologique, Inrap Grand-Ouest Décembre 2010, Cesson-Sévigné, 106 p.
- [Collectif] (2008). Les nouvelles cartes de l'atlas. *La Lettre de Germain, Groupe d'Etudes et de Recherche sur les Mollusques, Atlas et Inventaire Normands*, 5, p. 13-33.
- Cordy J.-M., Carpentier G. & Lautridou J.-P. (2003). Les paléo-estuaire du stade isotopique 7 à Tourville-la-Rivière et à Tancarville (Seine) : faune de rongeurs et cadre stratigraphique. *Quaternaire*, 14, (1), p. 15-23.
- Coutard J.-P., Helluin M., Lautridou J.-P., Ozouf J.-C. & Pellerin J. (1970). Les loess de la campagne de Caen. *Bulletin du Centre de Géomorphologie de Caen*, 8, p. 1-30.
- Delibrias G. & Larssonneur C. (1966). Datation absolue de dépôts organiques würmiens en Normandie. *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences. Série D, Sciences naturelles*, 263, (5), p. 1022-1024.
- Deschodt L., Munaut A.-V., Limondin-Lozouet N. & Boulen M. (2008). Lambersart «Les Conquérants» (Vallée de la Deûle, Nord de la France) : une transition versant-fond de vallée au début glaciaire et Pléniglaciaire weichsélien. *Quaternaire*, 19 (4), p. 309-333.
- Desprat S., Sánchez-Goni M.F., Naughton F., Turon J.-L., Duprat J., Malaizé B. & Peypouquet J.-P. (2007). Climate variability of the last five isotopic interglacials: Direct land-sea-ice correlation from the multiproxy analysis of north-western Iberian margin deep-sea cores. In F. Sirocko, M. Claussen, M.F. Sánchez-Goni T. & Litt (eds), *The climate of past interglacials*. Elsevier, Amsterdam & Boston, p. 375-386.
- Dollfus G.-F. (1898). Sur un tuf quaternaire reconnu à Montigny, près Vernon. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences*, 126, p. 1369-1371.
- Elhaï H. (1963). *La Normandie occidentale entre la Seine et le golfe normand-breton : étude morphologique*. Imprimerie Bière, Bordeaux, 624 p.
- Elhers J., Gibbard P.L. & Hugues P.D. (eds.) (2011). *Quaternary glaciations – Extent and chronology. A closer look*. Elsevier, Amsterdam, 1108 p.
- Falkner G., Ripken T. & Falkner M. (2002). *Mollusques continentaux de France. Liste de référence annotée et Bibliographie*. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 350 p.
- Grahmann R. (1932). Der Löß in Europa. *Mitteilungen der Gesellschaft für Erdkunde zu Leipzig*, 51, p. 5-24.
- Guette-Marsac C., Lautridou J.-P., Cliquet D., Lechevalier C., Schwenninger J.-L., Lamothe M., Mercier N. & Fosse G. (2009). Les occupations du Paléolithique moyen et supérieur d'Epouville (Pays de Caux) en contexte lœssique. *Quaternaire*, 20, (3), p. 305-320.
- Guillaume L. (1923) - Sur la présence de Gastropodes fossiles dans le loess de Normandie. *Bulletin de la Société Linéenne de Normandie*, 7^{ème} série, 6, p. 56.
- Guillaume L. (1932) - Dépôts monastriens et flandriens de Saint-Côme-de-Fresné et Asnelles-Belle-Plage (Calvados). *Comptes Rendus de la Société géologique de France*, 9, p. 118-126 & 10, p. 134-135.
- Haase D., Fink J., Haase G., Ruske R., Pécsi M., Richter H., Altermann M. & Jäger K.-D. (2007). Loess in Europe—its spatial distribution based on a European Loess Map, scale 1:2,500,000. *Quaternary Science Reviews*, 26, (9/10), p. 1301-1312.
- Horsák M., Chytrý M., Pokryszko B.M., Danihelka J., Ermakov N., Hájek M., Hájková P., Kintrová K., Kocí M., Kubešová S., Lustyk P., Otýpková Z., Pelánková B. & Valachovic M. (2010). Habitats of relict terrestrial snails in southern Siberia: lessons for the reconstruction of palaeoenvironments of full-glacial Europe. *Journal of Biogeography*, 37, (8), p. 1450-1462.
- Kerney M.P., Preece R.C. & Turner C. (1980). Molluscan and plant biostratigraphy of some Late Devensian and Flandrian deposits in Kent. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 291, 1044, p. 1-43.
- Kerney M.P., Cameron R.A.D. & Jungbluth J.H. (1983). *Die Landschnecken Nord- und Mitteleuropas*. Paul Parey, Hamburg & Berlin, 384 p.
- Lautridou J.-P. & Dupeuble P.-A. (1967). Les formations würmiennes de la pointe de Tancarville. *Bulletin de l'Association Française pour l'Etude du Quaternaire*, 4, (2), p. 113-130.
- Lautridou J.-P. (1968a). Les formations superficielles de Saint-Romain (Pays de Caux). Leur contribution à l'étude morphologique de la région. *Association des Publications de la Faculté des Lettres et Sciences Humaines de l'Université de Caen*, Caen, 199 p.
- Lautridou J.-P. (1968b). Les loess de Saint-Romain et de Mesnil-Esnard (Pays de Caux). *Bulletin du Centre de Géomorphologie de Caen*, 2, p. 1-55.

- Lautridou J.-P., Masson M., Paepé R., Puisségur J.-J. & Verron G. (1974a). Lœss, nappes alluviales et tuf de Saint-Pierre-les-Elbeuf, près de Rouen; les terrasses de la Seine de Muids à Caudebec. *Bulletin de l'Association Française pour l'Etude du Quaternaire*, 11, (3-4), p. 193-201.
- Lautridou J.-P. & Sommé J. (1974b). Les lœss et les provinces climato-sédimentaires du Pléistocène supérieur dans le Nord-Ouest de la France. Essai de corrélation entre le Nord et la Normandie. *Bulletin de l'Association Française pour l'Etude du Quaternaire*, 11, (3-4), p. 237-241.
- Lautridou J.-P., Kuntz G., Clozier L. & Giot D. (1976). Les loess des cartes géologiques à 1/50000 Doudeville, Saint-Saens, Yvetot (Pays de Caux). *Bulletin du Bureau de Recherches géologiques et minières. Section 1, Géologie de la France*, 1, p. 25-37.
- Lautridou J.-P. (1977). Loess et sables de la Basse-Seine. Lithostratigraphie et chronostratigraphie. *Bulletin trimestriel de la Société géologique de Normandie et des amis du Muséum du Havre*, 64, (4), p. 81-91.
- Lautridou J.-P. & Puisségur J.-J. (1977). Données nouvelles sur les microfaunes malacologiques et sur les rongeurs du Pléistocène continental de la Basse-Seine. *Bulletin trimestriel de la Société géologique de Normandie et des amis du Muséum du Havre*, 64, (4), p. 119-128.
- Lautridou J.-P. (1982). Tancarville : Marine and periglacial deposits, loess. *Bulletin du Centre de Géomorphologie de Caen*, 26, p. 23-26.
- Lautridou J.-P. (ed.) (1983). *Le Quaternaire de Normandie*. Département de Géologie, U.E.R. des Sciences, Université de Rouen, Centre de Géomorphologie du CNRS, Caen, 160 p.
- Lautridou J.-P. (1985). *Le cycle périglaciaire pléistocène en Europe du Nord-Ouest et plus particulièrement en Normandie*. Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Basse-Normandie, Caen, 908 p.
- Lautridou J.-P., Auffret J.-P., Baltzer A., Clet M., Lécalle F., Lefebvre D., Lericolais G., Roblin-Jouve A., Balescu S., Carpentier G., Descombes J.-C., Occhietti S. & Rousseau D.-D. (1999). Le fleuve Seine, le fleuve Manche. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 170, (4), p. 545-558.
- Lautridou J.-P. & Cliquet D. (2006). Le Pléistocène supérieur de Normandie et peuplements paléolithiques. *Quaternaire*, 17, (3), p. 187-206.
- Lebret P., Dumont J.-L., Gaquerel C., Huault M.-F., Lautridou J.-P., Le Coustumer M.-N., Lefebvre D., Levant M., Masson B. & Puisségur J.-J. (1984). Tancarville: la liaison Pléistocène moyen-Pléistocène supérieur en Basse-Seine. *Bulletin du Centre de Géomorphologie de Caen*, 29, p. 63-83.
- Lechevalier C. (1966). *Les dépôts quaternaires de la vallée de la Lézarde. Contribution à l'étude morphologique du Caux occidental*. Thèse de Diplôme d'Etudes Supérieures, Université de Rouen, Rouen, 162 p.
- Lechevalier C. (1975). *Plateau, vallées et littoral du Caux occidental. Etude morphologique*. Thèse de Doctorat, Université Paris 10 - Nanterre, Nanterre, 264 p.
- Lechevalier C. & Fosse G. (1977). Les gisements paléolithiques du Havre et de sa région. *Bulletin trimestriel de la Société géologique de Normandie et des amis du Muséum du Havre*, 64, 4, 135-150.
- Lécalle F. (1989). *Le cours moyen de la Seine au Pléistocène moyen et supérieur. Géologie et Préhistoire*. Groupe Seine, Caen, 549 p.
- Lécalle F., Rousseau D.-D., Lautridou J.-P., Puisségur J.-J., Occhietti S. & Quinif Y. (1990). Le tuf de Vernon : nouvelles données (stratigraphie, paléoclimatologie, datations, corrélations). *Bulletin du Centre de Géomorphologie de Caen*, 38, p. 131-149.
- Lespez L., Clet-Pellerin M., Limondin-Lozouet N., Pastre J.-F. & Fontugne M. (2005). Discontinuités longitudinales des dynamiques sédimentaires holocènes dans les petites vallées de l'Ouest du Bassin Parisien, l'exemple de la Mue (Basse Normandie). *Quaternaire*, 16, (4), p. 273-298.
- Likhachev I.M. & Rammelmeier E.S. (1962). *Terrestrial mollusks of the fauna of the U.S.S.R.* Oldbourne press, Jerusalem, 574 p.
- Limondin N. (1995). Late-glacial and Holocene malacofaunas from archaeological sites in the Somme Valley (North France). *Journal of Archaeological Science*, 22, (5), p. 683-698.
- Limondin-Lozouet N. (2001). Une malacofaune nouvelle du Pléistocène moyen à Soucy (Yonne - France) : biogéographie et paléocologie. *Geobios*, 34, (3), p. 303-313.
- Limondin-Lozouet N. (2002a). Les mollusques continentaux. In J.C. Miskovsky (ed.), *Géologie de la Préhistoire : méthodes, techniques, applications*. Géopré, Perpignan, p. 773-784.
- Limondin-Lozouet N. (2002b). Impact des oscillations climatiques du Tardiglaciaire sur l'évolution des malacofaunes de fond de vallée en Europe du Nord-Ouest. In H. Richard & A. Vignot (eds.), *Equilibres et ruptures dans les écosystèmes depuis 20 000 ans en Europe de l'Ouest*. Presses universitaires franc-comtoises, Besançon, p. 45-51.
- Limondin-Lozouet N. & Gauthier A. (2003). Biocénoses pléistocènes des séquences loessiques de Villiers-Adam (Val d'Oise, France): études malacologiques et palynologiques. *Quaternaire*, 14, (4), p. 237-252.
- Limondin-Lozouet N. & Antoine P. (2006). A new *Lyrodiscus* (Mollusca, Gastropoda) assemblage from Saint-Acheul (Somme Valley): a reappraisal of MIS 11 malacofaunas from northern France. *Boreas*, 35, (4), p. 622-633.
- Limondin-Lozouet N., Antoine P., Auguste P., Bahain J.-J., Carbonel P., Chaussé C., Connet N., Dupéron J., Dupéron M., Falguères C., Freytet P., Ghaleb B., Jolly-Saad M.-C., Lhomme V., Lozouet P., Mercier N., Pastre J.-F. & Voinchet P. (2006). Le tuf calcaire de La Celle-sur-Seine (Seine et Marne) : nouvelles données sur un site clé du stade 11 dans le Nord de la France. *Quaternaire*, 17, (2), p. 5-29.
- Limondin-Lozouet N., Gauthier A. & Preece R. (2005). Enregistrement des biocénoses de la première moitié de l'Holocène en contexte tufacé à Saint-Germain-le-Vasson (Calvados). *Quaternaire*, 16, (4), p. 265-271.
- Limondin-Lozouet N., Nicoud E., Antoine P., Auguste P., Bahain J.-J., Dabkowski J., Dupéron J., Dupéron M., Falguères C., Ghaleb B., Jolly-Saad M.-C. & Mercier N. (2010). Oldest evidence of Acheulean occupation in the Upper Seine valley (France) from an MIS 11 tufa at La Celle. *Quaternary International*, 223-224, p. 299-311.

- Limondin-Lozouet N. & Preece R.C. (2004). Molluscan successions from the Holocene tufa of St Germain-le-Vasson, Normandy (France) and their biogeographical significance. *Journal of Quaternary Science*, 19, (1), p. 55-71.
- Ložek V. (1986). Quaternary malacology and fauna genesis in Central Europe. *Proceedings of the 8th International Malacological Congress*, Budapest, 1983, p. 143-145.
- Ložek V. & Čilek V. (1995). Late Weichselian-Holocen sediments and soils in mid-European calcareous areas. *Sborník geologických ved. Antropozoikum*, 22, p. 87-112.
- Meng S. & Hoffmann M.H. (2009). *Pupilla loessica* LOŽEK 1954 (Gastropoda: Pulmonata: Pupillidae) - "A Living Fossil" in Central Asia? *Eiszeitalter und Gegenwart*, 58, (1), p. 55-69.
- Moine O., Rousseau D.-D. & Antoine, P. (2005). Terrestrial molluscan records of Weichselian Lower to Middle Pleniglacial climatic changes from the Nussloch loess series (Rhine Valley, Germany): the impact of local factors. *Boreas*, 34, (3), p. 363-380.
- Moine O., Rousseau D.-D. & Antoine, P. (2008). The impact of Dansgaard-Oeschger cycles on the loessic environment and malacofauna of Nussloch (Germany) during the Upper Weichselian. *Quaternary Research*, 70, (1), p. 91-104.
- Moine O. (2008). West-European malacofauna from loess deposits of the Weichselian Upper Pleniglacial: compilation and preliminary analysis of the database. *Quaternaire*, 19, (1), p. 11-29.
- Moine O. & Meijs E.P.M. (2011). Terrestrial molluscan fauna from north-western Europe Upper Saalian loess: new palaeoenvironmental insights. *XVIII^e INQUA Congress*, 21-27 juillet 2011, Bern, Suisse. Abstract 2591.
- Moine O., Antoine P., Deschodt L. & Sellier-Segard N. (2011). Enregistrements malacologiques à haute résolution dans les less et les gleys de toundra du Pléniglaciaire weichselien supérieur : premiers exemples du nord de la France. *Quaternaire*, 22, (4), p. 307-325.
- Münzing K. (1971). Pleistozäne Molluskenfaunen aus dem Heilbronner Raum. *Jahreshefte des Geologischen Landesamtes in Baden-Württemberg*, 13, p. 151-163.
- Münzing K. (1976). Zur Stratigraphie der Breisgauer Löss (Südbaden). *Mitteilungen des Badischen Landesvereins für Naturkunde und Naturschutz e. V. Freiburg im Breisgau*, 11, p. 257-272.
- Preece R.C. & Bridgland D.R. (1999). Holywell Coombe, Folkestone: A 13,000 year history of an English Chalkland Valley. *Quaternary Science Reviews*, 18, (8-9), p. 1075-1125.
- Preece R.C. & Meijer T. (2002). A review of the Pleistocene occurrence of the extinct land snail *Zonitoides* sepultus in Europe, including the first records from Britain and France. *Journal of Conchology*, 37, (6), p. 627-633.
- Puisségur J.-J. (1976). Mollusques continentaux quaternaires de Bourgogne. *Mémoires Géologiques de l'Université de Dijon*, 3, p. 1-241.
- Puisségur J.-J. (1978). Les mollusques des séries lœssiques à Achenheim. *Recherches Géographiques à Strasbourg*, 7, p. 71-96.
- Puisségur J.-J. (1983). Additif 2: Faunes malacologiques pléistocènes de Normandie. *Bulletin du Centre de Géomorphologie de Caen*, 26, p. 151-160.
- Rähle W. (2004). Mollusken aus zwei bedeutenden mittel- und jungpleistozänen Lößprofilen des mittleren Neckarraumes (Baden-Württemberg) und ihre ökologisch-stratigraphische Aussage. *Tübinger Geowissenschaftliche Arbeiten. Reihe D, Geoökologie und Quartärforschung*, D10, p. 219-240.
- Reille M. & de Beaulieu J.-L. (1994). Long Pleistocene pollen records from the Praclaux Crater, South-Central France. *Quaternary Research*, 44, (2), p. 205-215.
- Reille M., de Beaulieu J.-L., Svobodova H., Andrieu-Ponel V. & Goeury C. (2000). Pollen analytical biostratigraphy of the last five climatic cycles from a long continental sequence from the Velay Region (Massif Central, France). *Journal of Quaternary Science*, 15, (7), p. 665-685.
- Remy H. (1959). Zur Gliederung des Lösses bei Kärlich und Bröl am unteren Mittelrhein mit besonderer Berücksichtigung der Faunen. *Fortschritte in der Geologie von Rheinland und Westfalen*, 4, p. 323-330.
- Remy H. (1968). Zur Stratigraphie und Klimaentwicklung des jüngeren Pleistozäns in Mittel- und Westeuropa unter besonderer Berücksichtigung des Lösses. *Decheniana* 121, p. 121-145.
- Renssen H., Kasse C., Vandenberghe J. & Lorenz S.J. (2007). Weichselian Late Pleniglacial surface winds over northwest and central Europe: a model-data comparison. *Journal of Quaternary Science*, 22, (3), p. 281-293.
- Rocroi J.-P., Bichain J.-M. & Gargominy O. (2007). De *Trichia* à *Trochulus* (Gastropoda, Hygromiidae). *MalaCo*, 4, p. 150.
- Rousseau D.-D. (1986). Application de la méthode d'analyse factorielle des correspondances aux malacofaunes de Tourville (Saalien). *Bulletin du Centre de Géomorphologie de Caen*, 31, p. 5-20.
- Rousseau D.D. & Puisségur J.-J. (1989). *Aegopinella bourdieri* nov. sp. (Gastropoda: Zonitidae), une espèce nouvelle du Pléistocène normand (France). *Geobios*, 22, (1), p. 123-128.
- Rousseau D.-D. & Puisségur J.-J. (1990). Phylogénèse et biogéographie de *Retinella* (*Lyrodiscus*) Pilsbry (Gastropoda: Zonitidae). *Geobios*, 23, (1), p. 57-70.
- Rousseau D.-D., Puisségur J.-J. & Lautridou J.-P. (1990). Biogeography of the Pleistocene pleniglacial malacofaunas in Europe. Stratigraphic and climatic implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 80, (1), p. 7-23.
- Rousseau D.-D., Puisségur J.-J. & Lécalle F. (1992). West-European terrestrial molluscs assemblages of isotopic stage 11 (Middle Pleistocene): climatic implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 92, (1-2), p. 15-29.
- Schiermeyer J. (2000). *Wärmzeitliche Lössmollusken aus der Eifel*. Doctoral thesis, Universität Düsseldorf, Düsseldorf, 125 p.

-
- Smalley I., O'Hara-Dhand K., Wint J., Machalett B., Zdzislaw J. & Jefferson I. (2009). Rivers and loess: the significance of long river transportation in the complex event-sequence approach to loess deposit formation. *Quaternary International*, 198, (1-2), p. 7-18.
- Sparks B.W. (1961). The ecological interpretation of Quaternary non-marine mollusca. *Proceedings of the Linnean Society of London*, 172, (1), p. 71-80.
- Sümeği P. (2005). *Loess and Upper Paleolithic environment in Hungary*. Aurea, Nagykovácsi, 312 p.
- Sysoev A. & Schileyko A. (2009). *Land snails and slugs of Russia and adjacent countries*. Pensoft Publishers, Sofia & Moscow, 312 p.
- Turner H., Kuiper J.G.J., Thew N., Bernasconi R., Rüetschi J., Wüthrich M. & Gosteli M. (1998). *Atlas der Mollusken der Schweiz und Liechtensteins*. Centre suisse de cartographie de la faune ; Schweizerische Entomologische Gesellschaft ; Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft, Neuchâtel, 527 p.
- Van Vliet-Lanoë B. & Hallegouët B. (1998). *Cartographie ANDRA-CNF-INQUA 1999*.
- West R.G. & Sparks B.W. (1960) - Coastal interglacial deposits of the English Channel. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 243, (701), p. 95-133.
- Zollinger G. (1985). Löß-Boden-Sequenzen am südlichen Oberrhein (Markgräflerland) und ihre Interpretation. *Jahreshefte des Geologischen Landesamtes in Baden-Württemberg*, 27, p. 113-143.

